ecologia mediterranea

Revue Internationale d'Ecologie Méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology

Vèmes journées de l'écologie du paysage

TOME 23 - fascicule 1/2 - 1997

Thierry TATONI
Philip ROCHE
Frédéric MAGNIN

REALISATION

Sophie BOUDEMAGHE, IMEP

COMITE DE LECTURE

ARONSON J., CEFE-CNRS Montpellier
BAUDRY J., INRA SAD Armorique, Rennes
BLONDEL J., CEFE-CNRS Montpellier
BROCHIER J.E., Université de Provence, Marseille
BRUN J.J., CEMAGREF Grenoble
BUREL F., Laboratoire ENSM, Université Rennes I
BUTET A., Laboratoire ENSM, Université Rennes I
DE BEAULIEU J.-L., IMEP, FST St Jérôme, Marseille
DELATTRE P., Université de Montpellier
DELCROS P., CEMAGREF Grenoble
DELETTRE Y., Station Biologique de Paimpont
FROCHOT B., Université de Bourgogne, Dijon
GILC O., Parc Naturel des Ballons des Vosges
GIRAUDOUX P., Université de Bourgogne, Dijon
MANIERE R., IMEP, FST St Jérôme Marseille
MEDAIL F., IMEP, FST St Jérôme Marseille
PAUTOU G., Université de Grenoble I
PONEL P., IMEP, FST St Jérôme Marseille
QUEZEL P., IMEP, FST St Jérôme Marseille
RICHARD P., Université de Montréal, Canada
THENAIL C., INRA SAD Armorique, Rennes
VERNET J.L., Institut de Botanique de Montpellier

ecologia mediterranea
Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461
13397 MARSEILLE Cedex 20
FRANCE
Fax : + 33 4 91 28 80 51

Abonnements

Dès le tome 24 (1998), l'abonnement pour l'année sera de 400 F (pour la France comme pour l'étranger). Le port sera à ajouter (2 numéros /an) : France, 60 F ; Europe, 80 F ; Amérique, Afrique et Asie, 120 F.

Tous les fascicules de la revue sont disponibles. Pour les commander, et pour tout renseignement, nous contacter à l'adresse ci-dessus.

AVANT-PROPOS

Les 21 et 22 septembre 1994, l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP) recevait les V^{ièmes} journées de l'Ecologie du Paysage dans les locaux de la Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme à Marseille.

Ce colloque était l'occasion pour le groupe français du IALE (International Association for Landscape Ecology) de faire le point sur les avancées conceptuelles et méthodologiques de l'écologie du paysage en France, à partir des travaux menés par différentes équipes dans ce domaine.

Suivant cet objectif, ces journées comprenaient trois sessions thématiques :
- modèles biologiques et écologie du paysage,
- intégration des activités humaines,
- vers une paléoécologie du paysage.

Si les deux premières sessions correspondent à des préoccupations relativement courantes désormais en écologie, la troisième quant à elle ouvre sur un axe nouveau en proposant une réflexion multiscalaire dans l'espace mais aussi, et surtout, dans le temps. La dernière session de ces journées constitue en fait une date de référence à partir de laquelle s'est développé un nouveau champ d'investigation en paléoécologie.

Au regard de l'intérêt des thématiques abordées, la revue Ecologia Mediterranea nous a proposé de consacrer un numéro entier à la publication des meilleures communications, même si les sujets proposés ne sont pas en relation directe avec la région méditerranéenne. Cette exception à la règle de publication de la revue se trouve tout à fait justifiée par les propos de Marcel BARBERO (cf. pages suivantes) qui font ressortir l'importance des travaux en cours et en devenir dans le domaine de l'écologie des paysages méditerranéens.

Mise à part cette ouverture biogéographique, les articles publiés dans ce numéros ont tous été évalués suivant les règles de la revue, c'est-à-dire qu'ils ont été examinés par au moins deux lecteurs chacun, choisis majoritairement en France mais quelques uns à l'étranger.

Dans un souci de cohérence, l'édition de ce numéro a été confiée aux organisateurs du colloque, à savoir : Thierry TATONI, Philip ROCHE et Frédéric MAGNIN.

Enfin, la direction de la revue tient à présenter toutes ses excuses pour le retard accumulé dans la publication de ce numéro, mais espère sincèrement que la qualité, ou du moins le caractère novateur, des articles proposés permettra de faire oublier ces problèmes de délais.

Le Comité de Rédaction

Ecologie du paysage : expression synthétique des hétérogénéités spatio-temporelles et fonctionnelles

Marcel BARBERO*

PREAMBULE ET DEFINITIONS

Manifestation spatiale des rapports entre la Nature et la Société, le paysage est devenu un objet d'étude essentiel de l'écologie moderne. Cette affirmation tient au fait que les structures spatiales et temporelles du paysage interviennent directement sur le déroulement des processus biologiques, tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif.

L'écologie du paysage incite à prendre en compte, à chaque moment de la recherche, plusieurs niveaux spatio-temporels d'organisation pour être à même de mieux comprendre les phénomènes écologiques.

Cette discipline bouscule et apparaît imperméable pour certains parce qu'elle va à contre-courant de la monodisciplinarité, des idées douillettes et bien établies, des protocoles faciles, dupliqués et répliqués commodément. Elle constitue une approche synthétique à l'interface des géosciences, des écosciences et des sciences humaines. En recoupant l'écologie des peuplements et la biologie des populations, l'écologie du paysage propose des concepts et des outils essentiels pour aborder les questions aujourd'hui posées par les niveaux d'organisation de la biodiversité et les enjeux de la conservation de la diversité biologique.

En amont, ce sont les études sur les facteurs locaux (organisation d'un élément du paysage à une échelle donnée) et les facteurs globaux (agencement des éléments de paysage en morphostructures paysagères) qui sont déterminantes pour aborder et comprendre la distribution spatiale des espèces, elle-même déterminée par leurs caractéristiques biologiques, leurs traits de vie et l'histoire naturelle.

ORGANISATION DU PAYSAGE

La réaction des populations à l'organisation spatiale est fonction de leurs attributs vitaux : type biologique, pouvoir de dispersion, phénologie, anatomophysiologie, réponses écophysiologiques et structures démographiques.

Les paramètres environnementaux vont alors contraindre les populations dans les limites de leur plasticité écologique :

- les paramètres abiotiques, stress et contraintes climato-édaphiques notamment, dont les forts écarts entraînent des perturbations naturelles de différentes intensités ;
- les paramètres biologiques, particulièrement les perturbations anthropiques qui ont un rôle moteur dans la fragmentation des paysages avec des incidences souvent fortes sur le statut biologique des espèces, et quelquefois sur leur patrimoine génétique ou leurs paramètres d'état (amplification démographique) dont les conséquences sont de nouvelles espèces, de nouveaux assemblages d'espèces, de nouveaux paysages et donc de nouvelles fonctions.

* IMEP, case 461, Faculté des Sciences de St Jérôme 13397 Marseille Cedex 20

Compte tenu de toutes ces modalités et fluctuations, le paysage est le cliché biologique du présent et une mémoire de l'histoire des changements, qu'ils soient d'ordre climatique ou anthropique. Mais son devenir est aussi directement contrarié, notamment dans tous nos espaces plus ou moins humanisés, par les paramètres sociaux et économiques qui sont en amont de formidables processus de transformations spatiales.

Les paysages sont aussi pour nous écologues des objets fonctionnels. Si les structures de paysages sont facilement identifiables, les niveaux d'organisation ne sauraient marquer une universalité de rapports entre structures et flux biologiques ou biogéochimiques. Ces niveaux ne sauraient, alors, être définis *a priori* puisqu'ils sont dépendants des processus biologiques et écologiques étudiés.

En France, les premières études en Ecologie du Paysage ont répondu à une demande sociale d'aménagement et de gestion du milieu. Les agrosystèmes bocagers ont été le modèle complexe étudié en Bretagne (LEFEUVRE, BUREL, BAUDRY). L'approche systémique trouvait un élan significatif et mobilisateur de la communauté française.

Ce furent ensuite les recherches sur les grands systèmes de vallées fluviales avec la thématique « corridors fluviaux », axes où convergent en intensité différente les processus anthropiques à l'origine des phénomènes de fragmentation et de morcellement dont la rapidité des mécanismes est la caractéristique essentielle (DECAMP, TABACCHI).

Mais beaucoup de chercheurs, sans le savoir ou tout en le sachant sans le dire, faisaient de l'écologie du paysage, je veux citer les travaux de BLONDEL sur les relations structure et dynamique des peuplements végétaux et populations d'oiseaux, les travaux de PAUTOU et BRAVARD sur le Rhône montrant à l'échelle historique récente les effets des aménagements sur l'hydraulique, la sédimentologie, l'organisation des communautés végétales suivant les gradients longitudinaux, transversaux et verticaux du fleuve dans sa partie amont (travail du PIR Environnement).

Enfin si l'écologie du paysage a pris au cours de la dernière décennie un élan significatif en France on le doit aussi au Comité EGPN et à ses différents appels d'offre : écologie du paysage, déprise rurale, biodiversité, systèmes linéaires, populations fragmentées.

Ainsi, avec le soutien matériel apporté par les programmes de recherche du Ministère de l'Environnement, de nouvelles équipes ont pu se développer (notamment au CEMAGREF de Grenoble ou au sein de l'IMEP) autour de thématiques relevant de l'écologie du paysage.

POURQUOI UN RETARD THEMATIQUE ?

Je voudrais d'ailleurs faire ici mention de divers points qui m'ont frappé en tant que spécialiste de la phytosociologie au début de mes recherches par rapport aux sciences de l'écologie du paysage. D'abord il faut remarquer que si les végétalistes et souvent les géographes ont été à l'étranger les précurseurs d'une approche surtout géosystémique du paysage, en France ce sont surtout les animalistes qui ont assuré cette promotion en montrant tout l'intérêt qu'avaient les approches « populationnelles » pour la compréhension des niveaux d'organisation des systèmes biologiques. C'est bien là le point central vers lequel convergent les préoccupations de nombreux « écologues du paysage » qui, au delà de l'étude des facteurs d'organisation, abordent les questions fondamentales de relations entre niveaux d'organisation et processus : dynamique de population, flux d'énergie et de nutriments.

Ensuite, un autre point tient au fait que les végétalistes travaillant les modalités du relevé floristique ont privilégié dans leur approche, comme le recommandait la méthode sigmatiste, la réalisation de relevés sur des **zones homogènes** en testant en même temps la donnée aire minimale. Si cette proposition a eu un intérêt pour comparer entre eux des éléments spatialement dispersés et de mêmes caractéristiques végétales, elle ne permet nullement d'investir le champ des hétérogénéités spatiales des mosaïques qui bien souvent structurent la majorité des grains spatiaux.

Cette méthode de comparaison d'éléments homogènes a un attrait descriptif indéniable pour les études biogéographiques, et l'analyse phytosociologique, malgré son caractère abstractif, a permis de bonnes bases de classification comparative. Toutefois, cette méthode a été par contre stérilisante en matière de biologie des populations en particulier lorsqu'il s'est agit de caractériser les paramètres d'état de celles-ci à l'intérieur d'un élément de structure mais aussi et surtout dans

les structures environnantes pour bien appréhender les mécanismes de compétition d'échanges et de flux biologiques qui souvent trouvent leurs bases explicatives dans les milieux hétérogènes.

Enfin un troisième point a été la confusion opérée par nombre d'écologues eux-mêmes entre le concept de **groupe écologique** marquant des organisations structurales d'espèces ayant les mêmes exigences au regard des paramètres de l'environnement, et le concept de **groupe sociologique**. Dans le groupe écologique rappelons que les espèces accomplissent leur vie dans des situations peu changeantes et entre des bornes de caractéristiques physico-chimiques peu fluctuantes : nature de la matière organique, statut de l'humus, rapport C/N. Les modalités compétitives dans ces milieux marquent souvent de bonnes relations interférentielles pour un même niveau trophique. On touche là des thématiques qu'aborde le concept de groupe fonctionnel.

A l'opposé, le groupe sociologique ne saurait être confondu avec le précédent. Il caractérise des assemblages d'espèces généralement expansionnistes, de forte occupation spatiale, souvent en indépendance compétitive, et fréquemment localisées dans les milieux initiaux, pionniers, dans les milieux fortement perturbés ou fortement utilisés par l'homme. Les espèces dans les structures sont souvent en situation de relative indépendance et n'exploitent pas du tout dans l'élément les mêmes niveaux trophiques (cas des systèmes préforestiers, des fruticées, de certaines pelouses).

C'est là une différence fondamentale qui permet donc dans les paysages d'établir un distinguo clair entre d'une part des structures à forte contraintes abiotiques (e.g. stress hydrique) ou à dépendance interférentielle, et d'autre part des structures où le relâchement de contraintes biotiques et bien souvent anthropiques libère les processus de colonisation et offre un champ libre aux espèces expansionnistes.

LES PAYSAGES MEDITERRANEENS

Je voudrais pour conclure insister sur l'écologie du paysage en zone méditerranéenne où un groupe de chercheurs se structure en associant les disciplines de l'histoire et de l'actuel.

L'écologie marseillaise trouve un champ de recherche prometteur qui tient à la spécificité du biome méditerranéen :

- spécificité bioclimatique avec des forçages dus aux fortes amplitudes de variation des paramètres physiques du climat, et donc des stress influençant directement l'organisation structurale et spatiale des grands peuplements ;

- variabilité géomorphologique et géopédologique due à cette expression de la diversité bioclimatique mais aussi aux fortes transformations des interfaces pédosphère-lithosphère dont le moteur a été les actions anthropiques ;

- présence d'un matériel spécifique très diversifié : tous les types biologiques sont représentés et plusieurs types physioanatomiques (laurifoliés, sclérophylles, caducifoliés, semi-caducifoliés) se partagent ou s'associent dans les territoires ;

- une grande adaptabilité des espèces aux perturbations (recepage, levée de germination, occupation des biovolumes) avec, suivant les matériaux biologiques, des mécanismes lents ou rapides de colonisation et de succession ;

- une histoire anthropique extrêmement ancienne ayant successivement eu des incidences directes sur la construction à grande échelle des terrasses, l'organisation des systèmes de versants et de vallées avec des ensembles polyculturaux très complexes et des réseaux très anastomosés.

Mais ce qui caractérise surtout la zone méditerranéenne, c'est l'importance de l'espace intermédiaire du *saltus*, c'est-à-dire hermès, fruticées, maquis, ensembles préforestiers. Lieu d'expression de l'originalité des paysages méditerranéens, cet espace intermédiaire est en effet un véritable essaim d'hétérogénéités pour l'étude des relations entre les processus écologiques et l'organisation des paysages. Lieu de déprises successives, l'espace intermédiaire est un laboratoire en vraie grandeur de l'expression des nouvelles hétérogénéités que connaîtront beaucoup d'espaces abandonnés de l'hexagone soumis, suite à la chute des activités agrosylvopastorales, à de nouveaux régimes de perturbations.

Entre des forêts naturelles extrêmement réduites spatialement et la plupart des taillis, et les plaines agricoles et leurs systèmes linéaires, l'espace intermédiaire (dont les morphostructures sont très différentes) peut donner lieu, plus que les méthodes floristiques traditionnelles, à l'application pertinente des outils de l'écologie du paysage.

Mais par dessus tout, la compréhension des paysages actuels doit passer par l'analyse des processus historiques qui ont affecté les espaces et paysages méditerranéens. Une des forces majeures de l'équipe « écologie du paysage méditerranéen » est de pouvoir disposer en son sein de paléoécologues qui ont apporté déjà dans le domaine de la modélisation des paléopaysages et de l'histoire de l'anthropisation beaucoup de résultats qui ont contribué à mieux comprendre et analyser les caractéristiques des paysages méditerranéens actuels et la diversité des réponses d'organisation et de fonctionnement de leur matériel biologique.

Espace et modèles en écologie du paysage

Philip ROCHE*

Les interrogations soulevées par les problèmes écologiques globaux (conservation des espèces et des écosystèmes, changements des activités humaines et changements climatiques) conduisent, et conduiront de plus en plus, les écologues à proposer des modèles prédictifs. L'intérêt de ceux-ci n'est pas tant leur capacité à reproduire plus ou moins fidèlement la réalité que de permettre, grâce aux capacités de simulations, de tester des hypothèses et d'explorer des scénarios quand l'expérimentation est rendue difficile ou impossible par les échelles de temps et d'espace concernées. Il convient cependant de distinguer, au sein du vaste ensemble des modèles, deux sous-ensembles : les outils de calcul et les modèles théoriques (LOEHLE, 1982). Le premier groupe rassemble les outils statistiques permettant d'analyser les données et de bâtir des modèles descriptifs qui pourront fournir les paramètres pertinents pour alimenter les modèles mécanistes, et serviront également à analyser les sorties de ces derniers. Le deuxième groupe est constitué par les modèles théoriques. Ils sont en principe basés sur des hypothèses fonctionnelles ou mécanistes du fonctionnement interne du système à étudier. Dans certains cas, le modèle ne fait que mimer le fonctionnement sans que les paramètres de contrôle du modèle n'existent dans la réalité. Ils sont des métaphores. En général, ces modèles ont pour principal attrait de pouvoir être construits en l'absence de connaissances approfondies du système.

Les modèles mécanistes sont basés sur une reproduction plus ou moins simplifiée des processus et des variables de contrôle des systèmes étudiés. Ils sont plus délicats à mettre en oeuvre car ils nécessitent une bonne connaissance des paramètres pertinents. Les modèles mécanistes peuvent permettre de pousser les variables de contrôle dans leurs valeurs extrêmes et ainsi simuler différents scénarios écologiques difficiles ou impossibles à reproduire dans la réalité, du fait de problèmes physiques (échelles de temps et d'espace trop grandes) ou éthiques (incendie, catastrophes écologiques...). Les modèles sont susceptibles de devenir à leur tour des outils d'expérimentation et servir à proposer de nouvelles hypothèses ou à identifier des variables-clés qu'il convient alors de vérifier sur le terrain.

La place des modèles et d'une façon plus générale de la théorie en écologie, n'est pas facile à trouver entre - l'abstraction - (qui peut gêner les naturalistes par ses aspects écologiquement simplistes) et - l'empirisme - (fidèle aux observations, mais qui peut être scientifiquement stérile par excès de spécificité). D'une façon générale, il apparaît que le dialogue entre les tenants de l'écologie de terrain et ceux de l'écologie de terrain est difficile voire absent (CASWELL, 1988). Pourtant, le va et vient entre observations et théories est une des caractéristiques de la science. Cette antagonisme entre les deux approches est historique ; ELTON (1927) définissait l'écologie comme une histoire naturelle scientifique. Or, l'histoire naturelle n'est pas une science, il s'agit plutôt d'un art dépendant des vues et des capacités personnelles d'un expert (HUTCHINSON, 1983). La confusion entre les deux résulte de racines et d'objets d'étude communs. Mais si l'histoire naturelle vise à accroître les connaissances de la nature et plus souvent celles des savants qui l'étudient (PETERS, 1980), l'écologie est une - science - qui a pour but d'établir des théories cohérentes (PETERS, 1991).

La modélisation est une activité qui peut découler de la recherche théorique ou d'un besoin de prédiction appliqué. Elle n'est pas elle-même une théorie (CASWELL, 1988). Elle dépend donc du corpus des connaissances acquises et des concepts qui guident l'interprétation des patrons observés à un instant donné. Ainsi, si l'on considère un domaine privilégié de la recherche en écologie du paysage : l'espace.

* IMEP. F.S.T. St Jérôme. Case 461. F-13397 Marseille cedex 20.

Il apparaît que les besoins en modèles ont changé au cours du temps. Initialement, l'espace a été considéré au travers des variations du couvert végétal à la surface du globe (géobotanique), puis l'écologie naissante s'est intéressée aux fluctuations temporelles des populations ou à la description statique des communautés, pour enfin arriver aux besoins actuels d'une compréhension des patrons dynamiques spatialisés.

Si l'on considère à titre d'exemple deux disciplines de l'écologie, la dynamique des populations et l'écologie écosystémique, il est possible de mettre en évidence des tendances similaires.

En dynamique des populations, les premiers paramètres pris en compte ont été les bilans fécondité et mortalité, à l'exclusion des flux migratoires (LEBRETON, 1996). Toute la recherche initiale est alors focalisée sur la dynamique temporelle des populations à l'exclusion de leurs structures spatiales. En écologie écosystémique, la structure spatiale des communautés n'a pas été considérée initialement comme un aspect fonctionnel de la théorie des écosystèmes et la notion d'écosystème n'a pas de contenu spatial (SHUGART, 1990 ; BLANDIN, 1993). La notion de modèle n'est pas loin puisque TANSLEY (1935) insiste sur le fait qu'un écosystème, qu'il définit comme l'assemblage des communautés d'organismes (biome) et des facteurs du milieu (biotope), n'est pas constitué par les données brutes, mais correspond plutôt à une abstraction permettant de l'isoler du reste de l'univers. Il inclut également la nécessité d'étudier les chevauchements, les synergies et les interactions entre les écosystèmes (DELEAGE, 1991). Depuis longtemps, les écologues avaient noté l'importance écologique de la distribution spatiale des espèces (voir notamment les travaux de GREIG-SMITH, 1952). Néanmoins, beaucoup parmi eux ont agi comme si les patrons spatiaux n'avaient aucun rôle.

La complexité des mathématiques impliquées et le manque de maturité des théories écologiques ont retardé l'intégration de l'espace au sein des modèles écologiques et occulté la prise en compte de l'hétérogénéité des systèmes naturels. Cette complexité inhérente à l'espace peut être contournée par des approches simplifiées ne prenant en compte dans un premier temps que des paramètres spatiaux simples, soit directs : distance entre populations ou habitats, soit indirects : flux d'immigration ou d'émigration. Les problèmes posés par les perturbations anthropiques et la fragmentation des habitats ont contribué à la prise en compte de la structure spatiale des systèmes écologiques pour l'analyse de leur fonctionnement (KAREIVA et WENNERGEN, 1995). Les modèles spatialisés sont généralement plus complexes que leurs homologues a-spatiaux et peuvent, soit devenir trop complexes et donc inutilisables, soit fournir des résultats biologiquement inexacts difficilement détectables.

Que ce soit en dynamique des populations ou en écologie écosystémique, la prise en compte de l'espace comme paramètre fonctionnel ouvre de nouvelles perspectives. Ainsi, il semble acquis que l'hétérogénéité spatiale a des effets stabilisants sur les populations (HASTINGS, 1990 ; KAREIVA, 1990) en limitant les interactions compétitives ou les relations proies-prédateurs, encore qu'il faille tenir compte d'éventuels effets d'échelle (BURKEY ET STENSETH, 1994). Les individus surnuméraires peuvent migrer vers d'autres habitats (modèles puits-sources, PULLIAM, 1988). Les modèles en métapopulations au niveau monospécifique (HANSKI ET GILPIN, 1986) ou plurispécifique (TILMAN, 1996) mettent l'accent sur les distances intertaches au travers de la capacité de dissémination des espèces considérées. L'espace intervient comme élément de stabilisation en permettant la recolonisation de zones d'extinction. Ainsi des travaux montrent que les populations s'organisent en métapopulations sous l'influence de la structure du paysage et de la capacité de dispersion des espèces étudiées. Les espèces de carabes ou les petits mammifères, selon leurs affinités avec la matrice agricole, utilisent ou non les réseaux de haies pour se déplacer (PETIT et BUREL, 1997 ; PAILLAT et BUTET, 1997). Ce qui est en accord avec la différence établie par BAUDRY et MERRIAM (1988) entre la connectivité biologique (*connectivity*) et la connectivité physique (*connectivness*).

Deux concepts de l'espace peuvent se rencontrer : l'espace relatif et l'espace absolu (MEENTMEYER, 1989). L'espace relatif est caractérisé par rapport à la problématique et est simplifié (distance inter-populations, arbres de voisinage, plus proche voisin...). L'espace absolu fait quant à lui référence à la réalité géographique, la position des objets d'étude est définie par des coordonnées. Cet espace-là est celui de l'écologie du paysage.

Les recherches sur la dissémination des espèces et l'approche propre à l'écologie du paysage ont conduit à considérer l'espace dans sa dimension géographique, qui seule permet d'envisager des résultats cartographiques et interfaçables avec des logiciels de S.I.G. (Systèmes d'In-

formation Géographique). Si l'espace relatif permet d'analyser des phénomènes spatio-dépendants, seul l'espace absolu permet de considérer l'hétérogénéité spatiale du milieu et des biocénoses. L'hétérogénéité et les problèmes d'échelles deviennent des sujets de recherche à part entière (ALLEN et STARR, 1984 ; DELCOURT et DELCOURT, 1988 ; WIENS *et al.*, 1986 ; KOTLIAR et WIENS, 1990), et sans revenir sur les caractéristiques de l'écologie du paysage qui ont déjà été énumérées (FORMAN et GODRON, 1986 ; RISSER *et al.*, 1987), la structure spatiale du paysage, qui n'est pas un objet biologique, a motivé de nombreux travaux (GARDNER *et al.*, 1987 ; O'NEILL *et al.*, 1988 ; TURNER *et al.*, 1989; LAVOREL *et al.*, 1993). Bien souvent d'ailleurs ces recherches se sont distanciées de la réalité du paysage pour travailler sur des matrices numériques. L'abondance de ces travaux abstraits, malgré leur indéniable intérêt méthodologique, a pu masquer l'écologie et conduire un certain nombre d'écologues de terrain à ne voir dans l'écologie du paysage que l'aspect « cogitations informatiques ». Il convient alors de rattacher les travaux propres à l'écologie du paysage à ceux, nombreux, qui se rapportent à l'organisation spatiale et temporelle des biocénoses et des biotopes.

Divers modèles de propagation des espèces dans l'espace ont été proposés et notamment des modèles issus de la physique, tels la théorie de la percolation (STAUFFER, 1985 ; ORBACH, 1986 ; GARDNER *et al.*, 1987) ou les modèles de diffusion (JOHNSON *et al.*, 1992). Ces modèles peuvent être basés sur une conception réaliste du paysage, c'est-à-dire avec une diversité des modes d'occupation du sol et une variété de qualités des taches pour les espèces, ou bien être binaires, dans l'acception de taches favorables et de taches non-favorables. La structure du paysage est également étudiée pour connaître son influence sur le déplacement ou le comportement des animaux (WIENS et MILNE, 1989 ; HYMAN *et al.*, 1991 ; CRIST et WIENS, 1994 ; CHENAVIER *et al.*, 1997). Le paysage est perçu comme une mosaïque d'habitats et de populations en mouvement (« shifting-mosaic ») (BORNMANN et LIKENS, 1979 ; SHUGART, 1984). Les perturbations et la dynamique spatio-temporelle des populations sont les deux « moteurs » de cette mouvance. Les régimes et la nature des perturbations diffèrent d'une unité de paysage à l'autre. Les perturbations, en éliminant les espèces dominantes, libèrent des niches ou des sites de régénération (HARPER, 1977 ; GRUBB, 1977) et synchronisent localement les cohortes de diverses populations (SHUGART, 1984 ; TURNER *et al.*, 1989). La fragmentation des populations, qui résulte de la fragmentation des habitats, entraîne pour certaines espèces une structure en métapopulations, pour peu que cette espèce possède une niche écologique restreinte et de capacité de dissémination inférieure à l'échelle spatiale des perturbations. Dans les écosystèmes forestiers, ces considérations ont amené le développement des « gap-models » (BOTKIN *et al.*, 1972) et la considération de la stochasticité de l'occurrence spatio-temporelle des perturbations. Il ressort de ces considérations que non seulement l'organisation spatiale des composantes d'un système écologique est importante, mais aussi la séquence temporelle des événements. Celle-ci va déterminer la disponibilité d'une espèce pour la colonisation d'un site vacant, et moduler les capacités de succès et de croissance en fonction des organismes déjà en place (GREEN, 1983 ; CLARK, 1991). Dans les systèmes anthropisés tels que les zones agricoles, la stochasticité des perturbations (du point de vue des organismes sauvages) ne peut être retenue car les exploitants agricoles interviennent en fonction de calendriers d'opérations propres aux cultures, de critères locaux (nature des sols, orientation...) et de critères plus globaux (économie et politiques agricoles). Ce qui conduit à rechercher des variables de contrôle pertinentes et des échelles adaptées pour la compréhension des patrons spatiaux des populations (voir les travaux de MENNECHEZ et CLERGEAU, 1997 ; DUBS et BUREL, 1997). En général, les écologues s'intéressent au devenir des taches d'habitats « naturels » au sein d'une matrice agricole considérée comme globalement défavorable (JOHNSON *et al.*, 1981). Ces taches d'habitats ont entraîné le transfert des théories de biogéographie insulaire (MAC ARTHUR et WILSON, 1963) vers les îles d'habitat (BURGESS et SHARPE, 1981; SIMBERLOFF, 1976, 1982, 1984) et la considération qu'une trop grande fragmentation des habitats est susceptible d'entraîner des pertes de biodiversité. Des études montrent que les disparitions des populations fragmentées dépendent localement des exigences écologiques des espèces et, au niveau du paysage, de leur capacité de dissémination (DARLEY-HILL et JOHNSON, 1981 ; JOHNSON et ADKISSON, 1984).

Cet inventaire non exhaustif des théories et modèles faisant référence à l'espace ou à la dynamique des populations dans l'espace montre tout l'intérêt et la diversité des approches possibles. Les travaux qui ont été présentés lors de ce colloque, et qui sont en partie rapportés au sein de ce volume, s'inscrivent totalement dans cette perspective. Ils portent, ce qui est une des caractéristiques de l'approche française de l'écologie du paysage, un grand intérêt à l'aspect biologique dans des paysages réels et complexes. L'approche américaine est plus abstraite (O'NEILL *et al.*, 1988 ; MILNE, 1992) ou bien plus réductrice par la mise en place de micro-paysages (WIENS et MILNE, 1989). Je terminerai sur les remarques faites par J. LAWTON (1996) dans un éditorial

sur les patrons en écologie : « *En tant que scientifiques, nous sommes formés à scruter des échelles toujours plus fines à l'aide d'un microscope, ou tout autre type de technologie avancée. [...] Mais les écologues auraient besoin d'un macroscope, une machine qui révélerait les patrons généraux au travers du brouillard local, et qui fonctionnerait à des échelles de temps supérieures à celle d'un financement de recherche de trois ans* ».

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, T. F. H. & STARR, T. B. 1982. Hierarchy : perspectives for ecological complexity. Chicago and London.

BOTKIN, D.B, JANAK, J.F. & WALLIS, J.R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. J.Ecol. 60:849-873.

BURGESS, R. L. & SHARPE, D. M., (Eds.). 1981. Forest island dynamics in man-dominated lanscapes., Ecological Studies, 41, Springer-Verlag ed., New-York, Heidelberg, BerlXVII + 310 p.

BURKEY, T.V. & STENSETH, N.C. 1994. Population dynamics of territorial species in seasonal and patchy environments. 69:47-53.

CHENAVIER, L., BRUN, J.J., DELCROS P., & GROSSI, J.L. 1997. Effets de la structure du paysage sur l'activité de frottage du chevreuil (analyse de la répartition des frottis). Ecologia Mediterranea XXIII (1/2) : 55-68.

CLARK, J. S. 1991. Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. - Ecology 72: 1119-1137.

CRIST, T.O. & WIENS, A.H. 1994. Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. Oikos 69:37-46.

DARLEY-HILL, S. & CARTER, J., W. 1981. Acorn dispersal by the Blue Jay (Cyanocitta cristata). - Oecologia (Berlin) 50: 231-232.

DELCOURT, H. R. & DELCOURT, P. A. 1988. Quaternary landscape ecology : Relevant scales in space and time. - Land. Ecol. 2: 23-44.

DELEAGE, J.-P. 1991. Histoire de l'écologie : une science de l'homme et de la nature. La Découverte, Paris.

DUBS, F. & BUREL, F. 1997. Distribution spatiale des passereaux nicheurs dans un paysage bocager. Recherche de variables explicatives. Ecologia Mediterranea XXIII (1/2) : 47-54.

ELTON, C.S. 1927. Animal ecology. London : Sedgewick and jackson. (1958). The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London : Methuen.

FORMAN, R. T. T. & GODRON, M. 1986. Landscape Ecology. John Wiley & Sons, New York.

GARDNER, R. H., MILNE, B. T., TURNER, M. G. & O'NEILL. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. - Land. Ecol. 1: 19-28.

GREEN, D. S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. - Oecologia 356-358.

GREIG-SMITH, P. 1952. Quantitative plant ecology. 3rd. ed., Blackwell, Oxford.

GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. - Biol. Rev. 107-145.

HANSKI, I. & GILPIN, M. 1991. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. - Biol. J. linn. Soc.; 42 ; 3-16.

HASTINGS, A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. Ecology 71:426-428.

HYMAN, J.B., MCANINCH, J.A. & DEANGELIS, D.L. 1991. An individual-based of herbivory in a heterogeneous landscape. - In: Turner, M.G. and Gardner, R.H. (eds) Quantitative methods in landscape ecology. Springer Verlag, New York, pp443-475.

HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants.Academic press, London.

JOHNSON, W. C., SHARPE, D. V., DEANGELIS, D. L., FIELDS, D. E. & OLSON, R. J. 1981. Modelling seed dispersal and forest island dynamics. - In: pp. 215-239.

JOHNSON, W.C. & ADKISSON, C.S. 1984. Dispersal of beech nuts by blue Jay in fragmented landscapes. Am. Midl. Nat. 113 (2): 319-324.

JOHNSON, A.R., WIENS, J.A., MILNE, B.T. & CRIST, T.O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes, Land. Ecol. 7:63-75.

KAREIVA, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. Phil. Trans. R. Soc. Lon. B330:175-190.

KAREIVA, p. & WENNERGREN, U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. Nature 373: 299-302.

KOTLIAR, N. B. & WIENS, J. A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for the study of ecology. - Oikos 59: 253-260.

LAVOREL, S., GARDNER, R. H. & O'NEILL, R. V. 1993. Analysis of patterns in hierarchically structured landscapes. - Oikos 67: 521-528.

LAWTON, J.H. 1996. Patterns in ecology. Oikos 75(2) : 145-147.

MENNECHEZ, G. & CLERGEAU, P. 1997. Analyse de la sélection du site de nid par l'étourneau *Sturnus vulgaris* au niveau du paysage. Ecologia Mediterranea XXIII (1/2) : 37-46.

ORBACH, R. 1986. Dynamics of fractal networks. Science 231: 814-819.

PAILLAT, G. & BUTET, A. 1997. Utilisation par les petits mammifères du réseau de digues bordant les cultures dans un paysage poldérisé d'agriculture intensive. Ecologia Mediterranea XXIII (1/2) : 13-26.

PETIT, S. & BUREL, F. 1997. Mesures et influence de l'isolement spatial sur la distribution des carabiques forestiers dans un réseau bocager. Ecologia Mediterranea XXIII (1/2) : 27-36.

PULLIAM, R.H. 1988. Sources, sinks and population regulation. Am. Nat. 132, 652-661.

RISSER, P. G. 1987. Landscape Ecology: State of the Art. - In : Turner, M.G. (ed) Landscape heterogeneity and Disturnbance Springer-Verlag, New York, pp. 3-14.

SHUGART, H. H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, New York.

SHUGART, H. H. 1990. Ecological models and the ecotone. - In: H., N. R. J. a. D., London, pp. 23-26.

SIMBERLOFF, D. & ABELE, L. G. 1976. Island biogeography : theory and conservation practice. - Science; 191 ; 285-286.

SIMBERLOFF, D. & ABELE, L. G. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. - Am. Nat.; 120 ; 41-50.

SIMBERLOFF, D. & GOTELLI, N. 1984. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone. - Biological Conservation 29: 27-46.

STAUFFER, D. 1985. Introduction to percolation theory. Taylor and Francis Publishers, London.

TANSLEY, A. 1935. The use and abuse of vegetationnal concepts and terms. - Ecology 16: 284-307.

TILMAN, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. - Ecology; 77 (2): 350-363.

TURNER, M. G., GARDNER, R. H., DALE, V. H. & O'NEILL, R. V. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. - Oikos 55: 121-129.

TURNER, M. G., O'NEILL, R. V., GARDNER, R. H. & MILNE, B. T. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. - Landscape Ecology 3: 153-162.

WIENS, J. A. & MILNE, B. T. 1989. Scaling landscapes in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. - Land. Ecol 3: 87-96.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 13-26

Utilisation par les petits mammifères du réseau de digues bordant les cultures dans un paysage poldérisé d'agriculture intensive

Use of a dykes network and adjacent fields by small mammals in a highly cultivated reclaimed area

Gilles PAILLAT* et Alain BUTET*

RESUME

Nous avons étudié l'abondance et la distribution spatiale de diverses espèces de la communauté de petits mammifères (rongeurs et insectivores) dans un espace de culture intensive (les polders de la Baie du Mont Saint-Michel).

A l'échelle paysagère la diversité du peuplement des polders était équivalente à celle du bocage adjacent. On constate toutefois une diminution de la diversité dans les polders quand la distance au bocage augmente, ce qui nous permet d'émettre l'hypothèse d'une dépendance fonctionnelle des polders vis-à-vis du bocage.

Une double approche à l'échelle du paysage et du site nous a permis de distinguer différentes réponses fonctionnelles selon les espèces.

Certaines espèces utilisant le complexe « réseau de digues - matrice agricole » comme le mulot sylvestre et la musaraigne couronnée montrent les plus fortes amplitudes écologiques et sont plus tolérantes à la fragmentation des habitats refuges sur le réseau de digues bordant les cultures.

A l'inverse, certaines espèces sont très liées à un type d'habitat sur le réseau de digues (campagnol roussâtre, campagnol agreste). Elles n'utilisent pas la matrice agricole et sont très sensibles à la fragmentation de leur habitat. Nous avons ainsi émis l'hypothèse d'une structuration en métapopulation pour le campagnol roussâtre qui montre nettement des phénomènes d'extinction - recolonisation en liaison à la qualité et la connectivité des haies.

Tous ces résultats sont discutés en terme de conservation de la biodiversité dans les paysages d'agriculture intensive.

MOTS-CLES : petits mammifères, diversité spécifique, agriculture intensive, métapopulation, habitats fragmentés

ABSTRACT

We studied the abundance and spatial distribution of small mammals (rodents and shrews) inhabiting a highly cultivated landscape (the « polders » of the Mont Saint-Michel Bay).

At the landscape level we did not found any difference in the small mammals diversity between this highly cultivated landscape and the less cultivated adjacent landscape (« bocage »). Nevertheless, a decrease in species diversity and abundance was observed when the distance to the bocage increased. We suggest that the bocage can play a role of source supporting diversity in the polders.

A multi-scale approach (spatial distribution and local functioning of populations) revealed different kinds of species functional responses in this agricultural landscape.

Some species using the agricultural matrix (wood mouse, common shrew) showed a wide distribution and did not suffer from habitat fragmentation on the dikes network.

* URA 1853 « Ecobio » Lab. Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés. Univ. Rennes I, Museum National d'Histoire Naturelle, avenue du Gal Leclerc 35042 RENNES Cedex ; e-mail : Gilles.Paillat@Univ-Rennes1.fr

Inversely, some species were closely associated with the habitats on the dikes network (field vole and bank vole). They did not use the agricultural matrix and were directly affected by fragmentation of their habitat on the dikes network. We suggested a metapopulation organisation in the case of the bank vole which showed local extinction and recolonisation according to the quality and the connectivity of woody linear elements on the network.

All these results are discussed in terms of biological conservation in such man-made landscapes.

KEY-WORDS : small mammals, species diversity, agricultural landscape, metapopulation, fragmented habitats

INTRODUCTION

En Europe, la forte intensification de l'agriculture depuis l'après-guerre a provoqué une transformation drastique des paysages agricoles. L'évolution des pratiques culturales entraînant une réduction de la surface prairiale au profit des terres cultivées s'est accompagnée d'une régression et d'une fragmentation des éléments dits « naturels » du paysage. C'est ainsi que plus de 50000 km de haies boisées et de talus ont été rasés en zone bocagère dans l'ouest de la France (Normandie, Bretagne, Pays de la Loire) aboutissant à une homogénéisation des paysages et pouvant porter atteinte à la biodiversité (LEFEUVRE, 1992). Le rôle des éléments non cultivés dans les zones de grande culture devient donc primordial pour l'équilibre des agroécosystèmes et pour la conservation de la nature. La fragmentation des habitats a été définie comme un processus de désintégration aboutissant à une réorganisation en taches des espaces relictuels dans un paysage néoformé (OPDAM *et al.*, 1993). Elle influence la structure spatiale des populations et augmente leur risque d'extinction (GILPIN *et al.*, 1986). Le concept de métapopulation (LEVINS, 1970) est aujourd'hui largement utilisé pour étudier la relation entre structure du paysage et probabilité d'extinction et de recolonisation des taches pour une espèce et plus particulièrement pour les petits mammifères (FAHRIG *et al.*, 1985 ; HENEIN *et al.*, 1990 ; OPDAM *et al.*, 1993 ; VAN APELDOORN *et al.*, 1992 ; PELTONEN *et al.*, 1991 ; BURGMAN *et al.*, 1992 ; KOZAKIEWICZ *et al.*, 1993). Néanmoins ce concept est aujourd'hui en pleine évolution au regard de nombreux modèles théoriques proposés (PAILLAT *et al.*, 1994).

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à évaluer la capacité pour une zone de cultures intensives (polders de la Baie du Mont Saint-Michel) à maintenir une biodiversité équivalente à celle d'un paysage bocager adjacent caractérisé par des pratiques agricoles plus traditionnelles (polyculture-élevage). Notre étude s'est focalisée sur le peuplement de petits mammifères (rongeurs et insectivores). Notre approche s'est faite à différentes échelles. Nous avons dans un premier temps comparé la diversité des deux systèmes (bocage et polders) et leur complémentarité. Nous avons ensuite tenté de cerner l'hétérogénéité de la distribution spatiale des différentes espèces dans les polders en relation avec l'hétérogénéité structurelle rencontrée à l'échelle du paysage et à l'échelle de l'ensemble digue-culture. Pour comprendre cette distribution nous avons effectué deux analyses complémentaires à deux échelles différentes : - la première consiste à définir quelles sont les variables de paysage ou d'habitat les plus explicatives de la présence et de l'abondance de chaque espèce sur le réseau de digues des polders ; - la seconde consiste à observer les modalités de réponse des différentes espèces selon l'hétérogénéité des conditions locales d'habitats. Cette seconde approche à l'échelle du site devant permettre de comprendre les résultats de la première à l'échelle du paysage (WIENS *et al.*, 1993). Cette problématique de recherche s'inscrit dans le cadre de l'étude de la biodiversité dans les paysages agricoles et vise à définir des stratégies de gestion pour la conservation des espèces.

SITE D'ETUDE

Notre étude s'est déroulée dans le secteur de la Baie du Mont Saint-Michel située à l'extrémité sud du Golfe Normano-breton. Elle présente les ensembles géographiques suivants (figure 1) :

- l'estran et le schorre où l'amplitude des marées est l'une des plus élevée au monde ;

- les polders récents délimités au Nord par la digue à flot et au sud par la digue Sainte-Anne ;

- le marais situé au sud de la digue Sainte-Anne qui représente la partie la plus ancienne des terres conquises sur la mer ;

- Les collines de Saint-Broladre et de Roz-sur-Couesnon qui constituent une zone de bocage où coexistent prairies de fauche, pâtures, parcelles cultivées et bois.

Les polders d'une superficie de 2800 hectares sont d'origine récente et constituent donc une unité paysagère néoformée. Il en résulte un paysage constitué d'un réseau à larges

mailles d'éléments linéaires non cultivés (digues) constituant les seules zones refuges pour la faune (moins de 10% de la surface totale). La végétation de couverture sur les digues est à dominante herbacée. Seules quelques digues présentent une couverture arbustive ou arborescente. La matrice agricole largement prépondérante est structurée en parcelles allongées séparées par des canaux de drainage. La prairie naturelle ne représente plus que 3% de la surface agricole utile (S.A.U.) (ACX, 1991). Les cultures dominantes sont : le maïs, le blé, le pois protéagineux, la carotte, l'oignon et la pomme de terre.

MATERIELS ET METHODES

Selon l'échelle considérée et les résultats escomptés, plusieurs méthodes d'échantillonnages ont été mises en oeuvre. Nous avons utilisé l'analyse des pelotes de la chouette effraie, *Tyto alba* (échelle du paysage) et trois dispositifs de piégeage distincts : l'un à l'échelle du paysage (transect de 19 sites), un second dans deux haies particulières au sein du transect (échelle du site) et un troisième dans les cultures jouxtant ces deux haies (niveau du site). Le détail des protocoles à ces différentes échelles est décrit ci-après.

Approche à l'échelle du paysage

L'utilisation des pelotes de réjection de la chouette effraie a été réservée à la zone bocagère alors que le piégeage a été utilisé dans les polders. Il nous était impossible pour des raisons techniques d'utiliser le piégeage dans les deux systèmes pour l'acquisition de ces données globales à l'échelle du paysage. L'information souhaitée consistait principalement à connaître le peuplement de la zone bocagère et l'abondance relative grossière des espèces le composant. Cette approche globale était indispensable pour savoir quelles étaient les espèces potentiellement présentes dans ce secteur écologique, susceptibles de diffuser vers la zone poldérisée néoformée.

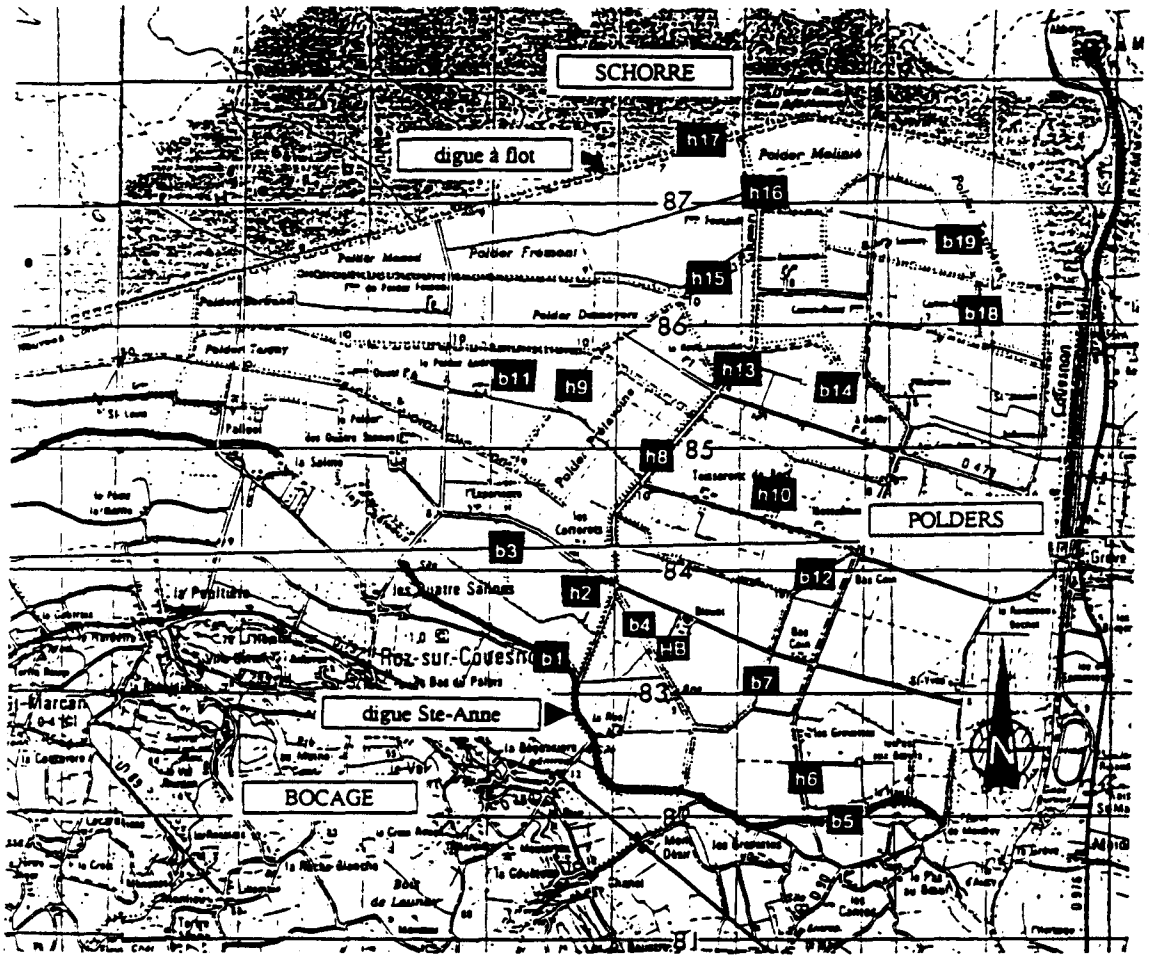


Figure 1.- Cartographie du secteur d'étude montrant la disposition des divers ensembles géographiques et le transect de piégeage sur le réseau de digues de la zone poldérisée. h_n = digue herbeuse, b_n = digue boisée. HB correspond à une haie supplémentaire hors transect échantillonnée avec b4 uniquement lors des expérimentations locales (voir méthodologie).

Nous voulions également avoir une idée des différences de contribution relative de ces espèces au peuplement global dans ces deux systèmes. Ces deux méthodes introduisent à l'évidence des biais rendant plus ou moins valide la comparaison des résultats obtenus, néanmoins des études ont montré qu'elles pouvaient donner des résultats comparables de la composition des peuplements à l'échelle des paysages (QUERE, 1977). Dans le cadre de cette étude nous les avons utilisées conjointement pour accéder à des informations globales et qui ne doivent pas être considérées comme une analyse comparative détaillée des deux peuplements. Pour la zone bocagère, un total de 200 pelotes a été collecté entre mars et novembre 1992 sur trois sites fréquentés par la chouette effraie (BUTET, 1993). L'abondance relative des espèces du peuplement de cette unité paysagère repose sur l'analyse de ces pelotes. L'échantillonnage par piégeage a été réservé à la zone poldérisée. Sur ce secteur (24 km²) nous avons établi un transect (6 x 4 km) comprenant 19 stations de piégeage : 9 sur des digues herbeuses et 10 sur des digues présentant au moins un début de couverture boisée (figure 1). Pour chaque station, 6 variables environnementales ont été retenues et réparties en deux groupes : variables d'habitat (H) et variables de paysage (P) (tableau 1).

L'objectif étant d'évaluer l'abondance relative des petits mammifères dans les différentes stations choisies, c'est la technique du piégeage en ligne (SPITZ *et al.*, 1974) qui est utilisée. Ainsi 19 lignes (1 par station) de 34 pièges (1 piège tous les 3 mètres) modèle INRA (AUBRY, 1950), soit 646 pièges, sont posées simultanément. Les pièges utilisés permettent la capture de petits mammifères dont le poids se situe entre 5 et 40 g (insectivores soricidés et rongeurs muridés). Les captures sont relevées à 24 et 48 heures en respectant l'heure de pose. L'analyse comparative de la diversité des deux systèmes (polders, bocage) repose sur des données acquises au cours de 8 campagnes de piégeage entre mai 1992 et juillet 1994. L'analyse de la distribution spatiale des espèces dans la zone poldérisée ne repose que sur les données obtenues au cours de trois périodes de piégeage espacées de 6 semaines entre avril et juillet 1994. Nous avons restreint l'analyse à cette période dans la mesure où nous voulions confronter les résultats obtenus à cette échelle avec des expérimentations menées parallèlement à l'échelle du site au cours de cette période.

Approche à l'échelle du site

Nous avons sélectionné deux éléments boisés (HA et HB) localisés à l'intérieur du transect (figure 1). HA (site b4 du transect) mesure 600 mètres de long pour 8 mètres de large. HB correspond à une haie perpendiculaire à HA et mesure 400 m x 6 m. Ces deux éléments linéaires ne présentent pas les mêmes types de cultures adjacentes, sol nu et maïs (stade 4 feuilles) pour HA, carotte (stade levée) et blé (stade floraison) pour HB. Un descriptif détaillé du site d'expérimentation est fourni à la figure 2.

L'objectif étant ici de quantifier les déplacements dans les haies et les échanges avec leurs cultures adjacentes, nous avons utilisé une technique de piégeage exhaustif avec marquage individuel combiné à un apport d'appâts marqués. Trois pièges tous les 3 m sur 411 m (soit 408 pièges) sont disposés dans HA et 2 pièges tous les 3 m sur 239 m (soit 160 pièges) dans HB. Les individus capturés sont marqués à l'aide d'un rivet numéroté à l'oreille afin de pratiquer la méthode de recapture pour évaluer les déplacements. Les appâts marqués sont constitués d'un mélange de margarine, de farine et de brins de laine finement coupés (6 couleurs différentes) (HOLISOVA 1968a, b). Des tubes de PVC (long. : 12 cm, ∅ : 4 cm) sont utilisés pour protéger les appâts (boulettes de 20 g) de la pluie et des oiseaux.

Ils sont disposés tous les 12 m dans les deux haies 3 jours avant chaque session de piégeage, chaque couleur d'appât correspond à une section de haie. Les pièges ont été ouverts 48 heures avec un relevé toutes les 24 heures pour HA et seulement 24 heures pour HB. Le plan de piégeage des cultures est constitué de 5 lignes de 34 pièges (soit 170 pièges) disposées parallèlement à chaque haie, la première à un mètre puis les suivantes tous les 10-15 m. La ligne la plus éloignée se trouvait ainsi à une distance de 60 mètres de la haie. A cette distance on peut considérer qu'il y a une utilisation active de la culture. Afin d'évaluer les pénétrations maximales dans la culture, les trois lignes les plus éloignées sont ouvertes le premier jour, la ligne suivante le deuxième jour et enfin la ligne la plus proche de la haie le troisième jour. Les trois groupes de lignes ont ainsi été opérationnels pendant respectivement 72, 48 et 24 heures avec un relevé toutes les 24 heures. Un taux de capture est alors évalué pour chacune des lignes.

Tableau 1
Codification des variables environnementales retenues pour décrire les 19 sites de piégeage

Code	Signification
Habitat (H)	
Srf	Surface de l'élément piégé
Frm	% de fermeture de l'élément piégé
Mtr	Couvert fourni par les cultures adjacentes
Paysage (P)	
Dst	Distance au bocage
rh	Surface de digue herbeuse dans un rayon de 500 m (rayon herbeux)
rb	Surface de digue présentant au moins une strate arbustive dans un rayon de 500 m (rayon boisé)

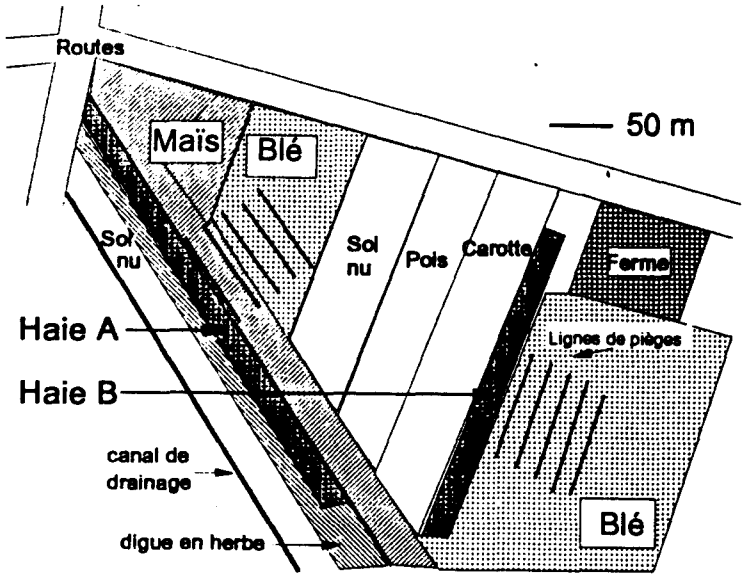


Figure 2.- Descriptif du site expérimental pour l'analyse des déplacements intra et inter-haies et des échanges matrice-réseau (HA = b4 du transect)

ANALYSE DES DONNEES

Nous avons utilisé divers indices synthétiques pour décrire la diversité du peuplement et la répartition spatiale des espèces :
- l'indice de diversité spécifique de Shannon : $H = -\sum pi \log_2 pi$
- l'indice d'équitabilité : $E = H/\log_2(N)$;
N = richesse spécifique
- l'indice d'amplitude des niches :
A's = exp(H)/n ;
n = nombre de sites considérés
- l'indice de recouvrement de Pianka :
$Ojk = \sum pij\ pik/(\sum pij^2 * \sum pik^2)^{1/2}$

Le test t de Student (données normalisées) et la corrélation de rang de Spearman (rs) ont été utilisés dans la comparaison et les relations existant entre certaines variables.

Les relations peuplement et variables environnementales (H + P) (tableau 1) sont effectuées à l'aide d'une analyse en composantes principales sur variables instrumentales (ACPVI). La variance sur les données de peuplement peut être décomposée selon différents sous-espaces. Nous considérons tout d'abord l'ensemble des variables environnementales (H + P), afin d'exprimer un effet global. Ce sous-espace est décomposé en un sous-espace généré par (H) une fois l'effet de (P) retiré (H / P), puis en un sous-espace généré par (P) une fois l'effet de (H) retiré (P / H) ce qui correspond à éliminer les covariables de (P) et (H) à chaque opération.

L'analyse multivariée est effectuée à l'aide du logiciel BIOMECO (LEBRETON *et al.*, 1987) combiné au logiciel CANOCO (TER BRAAK, 1988) pour le test de Montecarlo.

Les abréviations utilisées pour nommer les espèces sont les suivantes :As : *Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre ; Mmu : *Mus*

musculus, la souris grise ; Mm : *Micromys minutus*, le rat des moissons ; Cg : *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre ; Mag : *Microtus agrestis*, le campagnol agreste ; Ma : *Microtus arvalis*, le campagnol des champs ; Ps : *Pitymys subterraneus*, le campagnol souterrain ; Cr : *Crocidura russula*, la musaraigne musette ; Sc : *Sorex coronatus*, la musaraigne couronnée ; Sm : *Sorex minutus*, la musaraigne pygmée ; Nf : *Neomys fodiens*, la musaraigne aquatique.

RESULTATS

Diversité globale du peuplement dans le bocage et dans les polders

Le peuplement de la zone bocagère se compose de 9 espèces (6 rongeurs et 3 insectivores) et 8 espèces ont été capturées sur le réseau de digues des polders (figure 3).

Si nous faisons abstraction des espèces rares, très localisées dans l'espace voire difficilement piégeable en raison de leur faible poids (souris domestique, rat des moissons, musaraigne aquatique, musaraigne pygmée), on constate que l'ensemble des espèces de la zone bocagère a diffusé dans l'espace poldérisé à l'exception du campagnol des champs. Il est évident, par exemple, que la musaraigne aquatique est présente dans le bocage. Cette espèce n'est, par contre, pas une proie commune de la chouette effraie. De même la découverte d'un nid de rat des moissons dans les polders nous permet de suspecter sa présence dans les polders. Cette similitude de peuplement entre les deux systèmes se traduit par des indices de diversité et d'équitabilité très voisins : H = 2.43, E = 0.81, n = 8 pour les polders ; H = 2.70, E =0.81, n = 9 pour le bocage. Cependant, on ne constate pas de relation significative dans les rangs d'abondance relative des espèces dans chacun des deux systèmes (rs =0.186 ; n =11, ns). Ceci est dû à l'absence du campagnol des champs dans les polders mais également à des différences importantes dans la contribution des différentes espèces au peuplement de chacun des deux paysages.

Diversité de peuplement sur les sites d'échantillonnage dans les polders

Globalement la diversité de peuplement observée sur les digues herbeuses (H = 1.338) est équivalente à celle des digues boisées (H =1.391) (t = 0.23 ; ns), mais l'abondance moyenne des captures (respectivement 7.67 ind./station et 12.00 ind./station) montre une différence bien marquée mais non significative (t = -2.11 ; p = 0.053).

On constate par ailleurs une perte de diversité sur les sites avec l'augmentation de la distance au bocage (rs = -0.504 ; N = 19 ; $p < 0.05$). Le même phénomène est observé avec l'abondance totale sur les sites toutes espèces confondues (rs = -0.536 ; N = 19 ; $p < 0.02$) (figure 4).

Amplitude et recouvrement des niches spécifiques sur le réseau de digues

On constate une grande variabilité interspécifique des distributions, depuis les espèces très ubiquistes aux espèces à distribution plus restreinte.

Le mulot sylvestre (As) et la musaraigne couronnée (Sc) ont les plus grandes amplitudes de niche, alors que les autres espèces : campagnols roussâtre (Cg) et agreste (Mag), musaraigne musette (Cr) montrent une distribution plus restreinte sur le réseau de digues (tableau 2). L'indice de Pianka mesure le degré de sympatrie des espèces en tenant compte de leur contribution relative sur les sites où elles sont présentes. Il varie de 0 (allopatrie totale) à 1 (distribution spatiale identique).

Trois couples d'espèces se recouvrent fortement (Ojk > 0.50) : campagnol roussâtre (Cg) / mulot sylvestre (As), campagnol roussâtre (Cg) / musaraigne couronnée (Sc) et musaraigne couronnée (Sc) / campagnol souterrain (Ps) (tableau 2).

Quatre valeurs d'indice sont inférieures à 0.30 reflétant une plus forte ségrégation dans l'espace : campagnol roussâtre (Cg) / campagnol souterrain (Ps), campagnol roussâtre (Cg)/campagnol agreste (Mag), campagnol roussâtre (Cg) / musaraigne musette (Cr), musaraigne musette (Cr) / campagnol agreste (Mag) (tableau 2).

Ces différents comportements peuvent être reliés à des phénomènes de compétition (exclusions interspecifiques). Ils peuvent également révéler des phénomènes d'habitat - dépendance ou de paysage - dépendance. Nous avons abordé plus finement à l'aide de l'ACPVI l'importance de diverses contraintes environnementales sur les distributions spatiales des espèces au sein des polders.

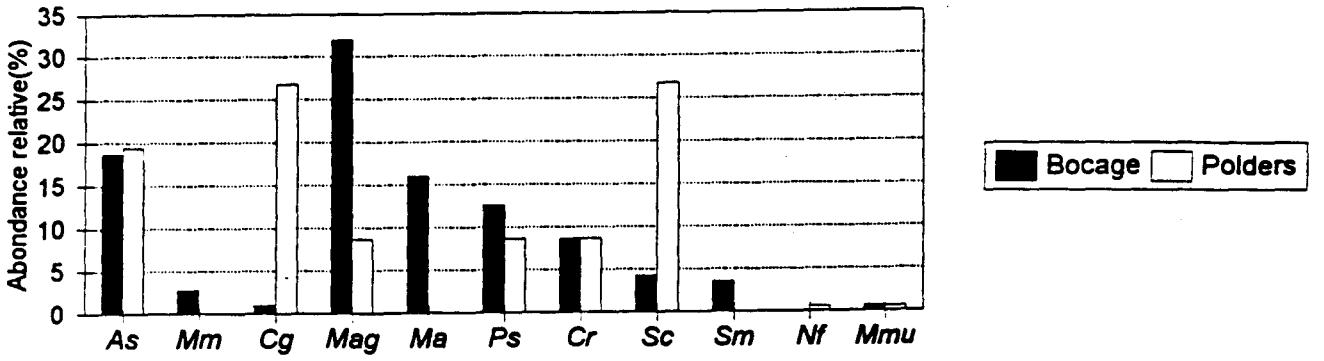


Figure 3.- Contributions relatives des diverses espèces au peuplement de chacun des deux types de paysage (bocage et polders). As : *Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre ; Mmu : *Mus musculus*, la souris grise ; Mm : *Micromys minutus*, le rat des moissons ; Cg : *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre ; Mag : *Microtus agrestis*, le campagnol agreste ; Ma : *Microtus arvalis*, le campagnol des champs ; Ps : *Pitymys subterraneus*, le campagnol souterrain ; Cr : *Crocidura russula*, la musaraigne musette ; Sc : *Sorex coronatus*, la musaraigne couronnée ; Sm : *Sorex minutus*, la musaraigne pygmée ; Nf : *Neomys fodiens*, la musaraigne aquatique

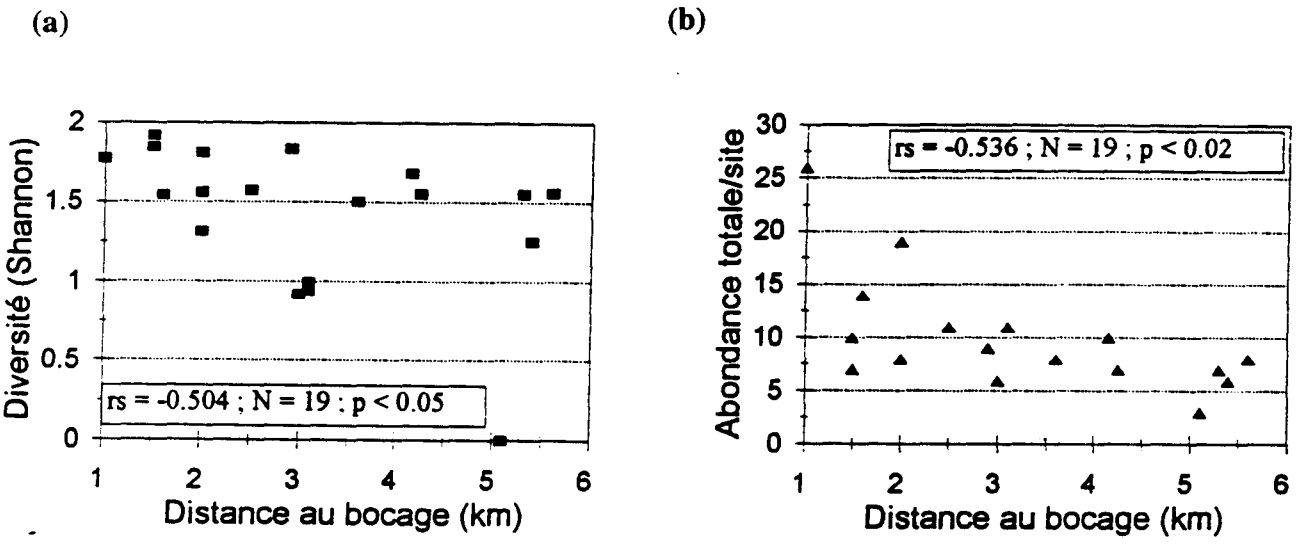


Figure 4.- Diversité spécifique (**a**) et abondance totale (**b**) du peuplement sur les 19 sites d'échantillonnage en fonction de leur distance au bocage

Tableau 2

Indice de recouvrement des niches de Pianka (Ojk) des espèces prises deux à deux sur le réseau de digues des polders. L'amplitude des niches (A's) de chaque espèce est également mentionnée entre parenthèses. (As : *Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre ; Cg : *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre ; Mag : *Microtus agrestis*, le campagnol agreste ; Ps : *Pitymys subterraneus*, le campagnol souterrain ; Cr : *Crocidura russula*, la musaraigne musette ; Sc : *Sorex coronatus*, la musaraigne couronnée)

	As (0.63)	Cg (0.37)	Mag (0.3)	Ps (0.41)	Cr (0.34)
Cg	0.62				
Mag	0.31	0.21			
Ps	0.30	0.16	0.46		
Cr	0.33	0.19	0.15	0.32	
Sc (0.81)	0.44	0.53	0.38	0.53	0.47

Tableau 3
Décomposition pour chaque espèce de l'inertie expliquée par les variables d'habitat (H) et les variables de paysage (P) de l'ACPVI. As : *Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre ; Cg : *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre ; Mag : *Microtus agrestis*, le campagnol agreste ; Ps : *Pitymys subterraneus*, le campagnol souterrain ; Cr : *Crocidura russula*, la musaraigne musette ; Sc : *Sorex coronatus*, la musaraigne couronnée

	As	*Cg*	*Mag*	*Ps*	*Cr*	*Sc*	Σ Σ en % de (H + P)
Inertie (i) expliquée par le modèle complet (H + P)	0.19	0.49	0.19	0.21	0.11	0.28	1.47
Inertie (i) expliquée par (H) sachant (P)	0.04	0.20	0.15	0.17	0.07	0.25	0.88
En % de (H + P)	21%	41%	79%	81%	64%	89%	60%
Inertie (i) expliquée par (P) sachant (H)	0.12	0.09	0.04	0.04	0.04	0.03	0.32
En % de (H + P)	63%	18%	21%	19%	36%	11%	22%
Inertie (i) expliquée par l'interaction de (H) et (P)	0.03	0.20	0	0	0	0	0.23
En % de (H + P)	16%	41%	0%	0%	0%	0%	84%

Relation espèces et variables environnementales

Approche à l'échelle du réseau de digues

L'ACPVI sur le tableau T1 (espèces * relevés) et le tableau ((H + P) * relevés) montre que les variables (H+P) expliquent 24.62% de la variance de T1 (Σ des valeurs propres de l'ACP sous contraintes / Σ des valeurs propres de l'ACP sans contrainte * 100) ($p<0.02$, test de Montecarlo avec 100 permutations). Les trois premiers facteurs de l'ACPVI (valeurs propres : 0.61, 0.51 et 0.18) correspondent à 98.2% de l'inertie totale. L'inertie expliquée pour chaque espèce par le modèle complet (H + P) est présentée dans le tableau 3. On note que la musaraigne musette (Cr) est peu expliquée (i = 0.11) alors que le campagnol roussâtre (Cg) est expliqué à près de 50%. Deux variables environnementales sont très corrélées au facteur 1 (F1) : Frm (% de fermeture de l'élément) et rb (rayon boisé) (figure 5a). Le campagnol roussâtre (*Cg*) et le mulot sylvestre (*As*) sont représentés sur F1, leur abondance augmente avec le degré de fermeture et le rayon boisé (figure 5a). Une seule variable environnementale est corrélée à F2 : Mtr (le couvert fourni par les cultures). La musaraigne couronnée (Sc) est particulièrement représentée sur ce facteur, son abondance est fortement dépendante du couvert fourni par les cultures (Mtr), d'un autre côté elle est totalement indépendante de la fermeture des habitats sur les digues (Frm) et du rayon boisé (rb). Le campagnol souterrain (*Ps*) est également corrélé au couvert des cultures (Mtr) tout en étant influencé par la fermeture (Frm) et le rayon boisé (rb) auxquels il s'oppose. La musaraigne musette (*Cr*) est trop peu expliquée pour que son comportement soit analysé, les variables choisies ici ne semblent pas pertinentes pour cette espèce. F3 est à rattacher à la surface des éléments (Srf), une seule espèce y est bien représentée : le campagnol agreste (Mag), dont l'abondance est fortement dépendante de l'augmentation de la surface (figure 5b).

L'ACPVI sur T1 et (H / P) permet de faire ressortir l'inertie des espèces expliquées par les variables d'habitats une fois l'effet des variables de paysage éliminé (H sachant P) (tableau 3). On constate que le campagnol roussâtre (Cg) et plus particulièrement le mulot sylvestre (As) sont les espèces qui perdent le plus d'explication par rapport au modèle précédent (H + P). Le mulot sylvestre (As) est donc uniquement dépendant du rayon boisé (rb) et n'est pas influencé par la fermeture (Frm) alors que le campagnol roussâtre (Cg) reste encore bien expliqué par la fermeture (Frm) (i = 0.20).

L'ACPVI sur T1 et (P / H) : P sachant H confirme ce résultat. On note sur le tableau 3 que le mulot sylvestre (As) est l'espèce la mieux expliquée par les variables de paysage (i = 0.12) et celle qui perd le moins d'explication par rapport au modèle complet (H + P).

L'inertie expliquée pour le campagnol roussâtre (Cg) apparaît anormalement faible : i = 0.09, soit 18% d'inertie expliquée au lieu des 59% attendus. Ceci est dû au fort pouvoir explicatif de l'interaction de (H) et (P) : i = 0.20, soit 41% d'inertie expliquée. Le campagnol roussâtre (Cg) n'est donc pas dépen-

dant du rayon boisé seul mais de la combinaison du rayon boisé et de la fermeture.

Approche à l'échelle du site

Au niveau du site expérimental nous avons obtenu des résultats issus de marquages collectif et individuel pour deux espèces de rongeurs, le mulot sylvestre (As) et le campagnol roussâtre (Cg). La musaraigne couronnée (Sc) a fourni également un nombre de captures suffisant pour analyser ses déplacements entre haies et cultures. Les deux méthodes de marquage se complètent et montrent, dans le cas des deux rongeurs que si la plupart des individus sont attachés à une portion précise de haie (As : 79.5%, Cg : 92.3%) 20.5% des mulots et 7.7% des campagnols sont capables d'effectuer des mouvements supérieurs à 50 m à l'intérieur de la haie (figure 6a et 6c).

Le nombre de captures et/ou captures-recaptures dans les cultures étant trop limité, nous ne pouvons pas valider pleinement la nature des échanges haies-cultures. Nous présentons néanmoins de manière schématique ces données préliminaires à la figure 6.

Dans le cas du mulot sylvestre (As) nous avons différencié 4 types de mouvements (figure 6a) : 1- des animaux peuvent résider dans le blé et y avoir établi leur domaine vital, 2- d'autres effectuent des aller-retours (40-50 m) entre la haie et la parcelle de blé (y compris en traversant le semis de maïs), 3- certains n'exploitent que la bordure des cultures (maïs et blé), 4- nous avons enfin observé un seul cas de passage d'un individu de la haie A vers la haie B (déplacement supérieur à 211 m). Cette espèce est donc capable d'utiliser activement la matrice agricole pour se reproduire et s'alimenter. Elle peut également traverser de vastes espaces à faible couvert (cas du semis de maïs). Des échanges entre haies semblent possibles indépendamment du réseau de digues, via la matrice agricole quand les cultures le permettent.

L'absence de marquage individuel et la non-utilisation des appâts marqués dans le cas de la musaraigne couronnée rendait difficile l'analyse de ses déplacements dans la haie (figure 6b). L'analyse des captures sur les lignes de pièges au sein des cultures nous montre néanmoins que cette espèce exploite bien le blé adjacent à HA. Son abondance dans la culture tend à régresser avec la distance à la haie bien que cette relation ne soit pas significative (r_s = -0.866, N = 5). On peut suspecter une exploitation de l'espace agricole depuis la digue sans une réelle installation des individus dans les champs de culture et donc un plus fort attachement à la zone refuge.

Enfin dans le cas du campagnol roussâtre (Cg), (figure 6c), nous n'avons jamais observé de pénétration dans l'espace cultivé, les individus n'exploitant que la bordure du blé ou du maïs. L'espèce apparaît strictement inféodée à la haie sans jamais utiliser la matrice agricole que ce soit pour des déplacements ou des besoins biologiques (reproduction, alimentation). Les échanges entre haies pour cette espèce seront donc très dépendants de leur connectivité sur le réseau de digues.

DISCUSSION

Cette première approche de la diversité du peuplement de rongeurs n'a pas révélé de différence marquée entre la zone de culture intensive et le paysage de bocage adjacent moins anthropisé. Nous avons néanmoins souligné l'existence de barrières écologiques à la diffusion d'une espèce (le campagnol des champs) depuis le bocage vers les polders. Cette approche très globale issue de méthodes d'échantillonnage différentes devra toutefois être précisée et validée si possible par des analyses de pelotes dans la zone poldérisée afin d'avoir une comparaison plus fiable de la contribution des diverses espèces au peuplement de ces deux types de paysages. La perte de diversité et d'abondance observée avec l'augmentation de la distance au bocage nous laisse supposer un effet de complémentarité entre les deux systèmes, le bocage agirait comme une source permanente d'individus alimentant le réseau de digues par un flux d'individus. Cette hypothèse ne pourra être validée que par une démonstration d'échanges orientés entre les deux systèmes et reste à entreprendre. Il se pourrait que des éléments linéaires de grande surface comme la digue Sainte-Anne, située à l'interface de ces deux systèmes, remplisse à eux seuls ce rôle de source envers le réseau de digues. L'étude des relations entre les données de peuplement et les variables environnementales sur le réseau de digues nous a permis d'identifier diverses réponses fonctionnelles selon les espèces.

Les trois espèces possédant les plus fortes amplitudes de niches : la musaraigne couronnée (Sc), le campagnol souterrain (Ps) et le mulot sylvestre (As) apparaissent indépendantes des conditions locales fournies sur les digues elles mêmes : pourcentage de fermeture et taille des éléments. Les deux premières, la musaraigne couronnée (Sc) et le campagnol souterrain (Ps), ont une distribution dans les polders expliquée principalement par le couvert fourni par les cultures adjacentes aux digues. Ceci est conforté autant par les résultats obtenus à l'échelle des polders qu'a l'échelle du site. Elles seraient favorisées par les cultures

qui fournissent un couvert à cette époque de l'année et qui apporteraient un complément de ressources alternatives (proies animales pour les musaraignes, organes racinaires pour le campagnol souterrain). Les musaraignes ont un large spectre de proies (CHURCHFIELD, 1991), lesquelles peuvent être disponibles de façon saisonnière dans les cultures. Les digues joueraient un rôle de refuge en période hivernale quelque soit le type d'habitat qu'elles supportent. Cette musaraigne apparaît particulièrement abondante en comparaison au bocage et à d'autres systèmes (STODDART, 1979). Finalement cette structure en réseau du paysage qui fournit d'importantes surfaces de contacts avec les cultures, combinée à une agriculture à dominante céréalière, expliquerait l'exceptionnelle abondance de cette musaraigne dans les polders. Il serait maintenant intéressant de rechercher si cette hétérogénéité d'abondance sur les sites est due à un phénomène d'agrégation par migration d'individus vers des sites plus favorables (proximité de cultures) ou à des succès démographiques très localisés reliés au hasard de l'emplacement des cultures. D'une manière générale les modes d'entretien des habitats sur le réseau de digues risquent peu d'altérer le fonctionnement des populations de cette espèce dans ce paysage.

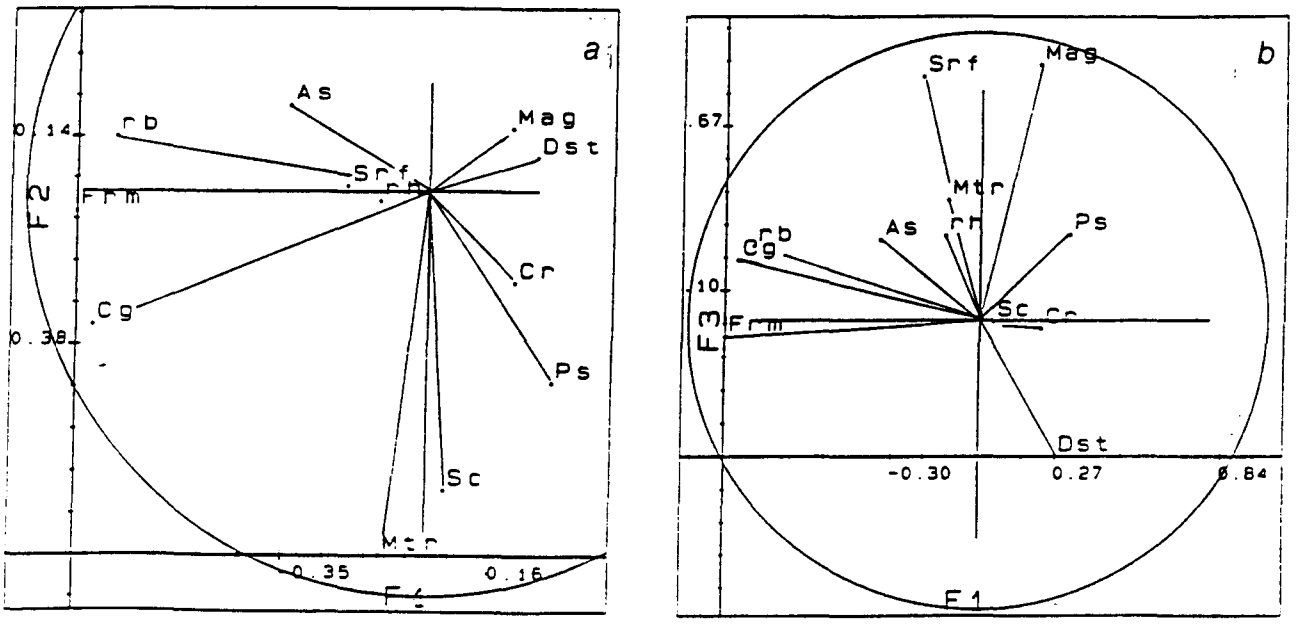


Figure 5.- Cercles de corrélation des variables environnementales et des espèces dans le plan F1/F2 (a) et dans le plan F1/F3 (b) de l'ACPVI. As : *Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre ; Cg : *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre ; Mag : *Microtus agrestis*, le campagnol agreste ; Ps : *Pitymys subterraneus*, le campagnol souterrain ; Cr : *Crocidura russula*, la musaraigne musette ; Sc : *Sorex coronatus*, la musaraigne couronnée ; Srf : surface de l'élément piégé ; Frm :% de fermeture de l'élément piégé ; Mtr : couvert fourni par les cultures adjacentes ; Dst : distance au bocage ; rh : surface de digue herbeuse dans un rayon de 500 m (rayon herbeux) ; rb : surface de digue présentant au moins une strate arbustive dans un rayon de 500m (rayon boisé)

Le mulot sylvestre (As) apparaît également indépendant des conditions d'habitats fournies par les stations. Nous expliquons ceci par son aptitude à effectuer de grands déplacements qui ne sont pas limités par l'absence de liens structurels. Pour SZACKI *et al.* (1991) le mulot sylvestre peut effectuer fréquemment des déplacements de plus de 300 m. Il est également capable de s'installer dans les cultures ce qui concorde avec les résultats de LOMAN (1991) et GREEN (1979). Nous montrons pourtant qu'à l'échelle des polders l'abondance du mulot en un site donné est corrélée à une variable paysagère représentée par la surface boisée dans un rayon de 500 m. Ceci s'expliquerait par sa dépendance hivernale aux habitats boisés qui sont les éléments du paysage qui lui fournissent les ressources nécessaires à cette période (GREEN, 1979 ; TEW *et al.*, 1993). Ainsi cette espèce répondrait au modèle « source - sink » de PULLIAM (1988) et de métapopulation nomade (KOZAKIEWICZ, 1993 ; KOZAKIEWICZ *et al.*, 1993). En effet, les individus seraient restreints à quelques éléments en hiver et coloniseraient des taches temporaires selon leur disponibilité durant le reste de l'année. Contrairement à la musaraigne couronnée (Sc), cette espèce serait plus in-

fluencée par la fragmentation de l'habitat boisé au sein du réseau de digues mais présente néanmoins une forte valence écologique en raison de sa capacité à utiliser rapidement l'ensemble de la matrice agricole quand elle devient favorable.

On constate en apparence un important déficit d'abondance des rongeurs de surface herbivores (genre *Microtus*) en comparaison au bocage. Nous devons rappeler que l'analyse des pelotes d'effraie pour la zone bocagère peut induire une surestimation relative de ces campagnols des habitats herbeux de ce secteur. Cette différence devra donc être validée comme nous l'avons déjà précisé. Cette rareté des campagnols de surface herbivores peut être mise en rapport avec la faible proportion de surfaces toujours en herbe des polders. Le campagnol des champs (Ma) totalement absent des polders se singularise par des épisodes de pullulations dans les zones d'openfield où la proportion des surfaces toujours en herbes reste élevée (DELATTRE *et al.*, 1992 ; BUTET *et al.*, 1993, 1994). Le caractère relictuel des habitats herbeux restreints au réseau de digues pourrait empêcher sa présence.

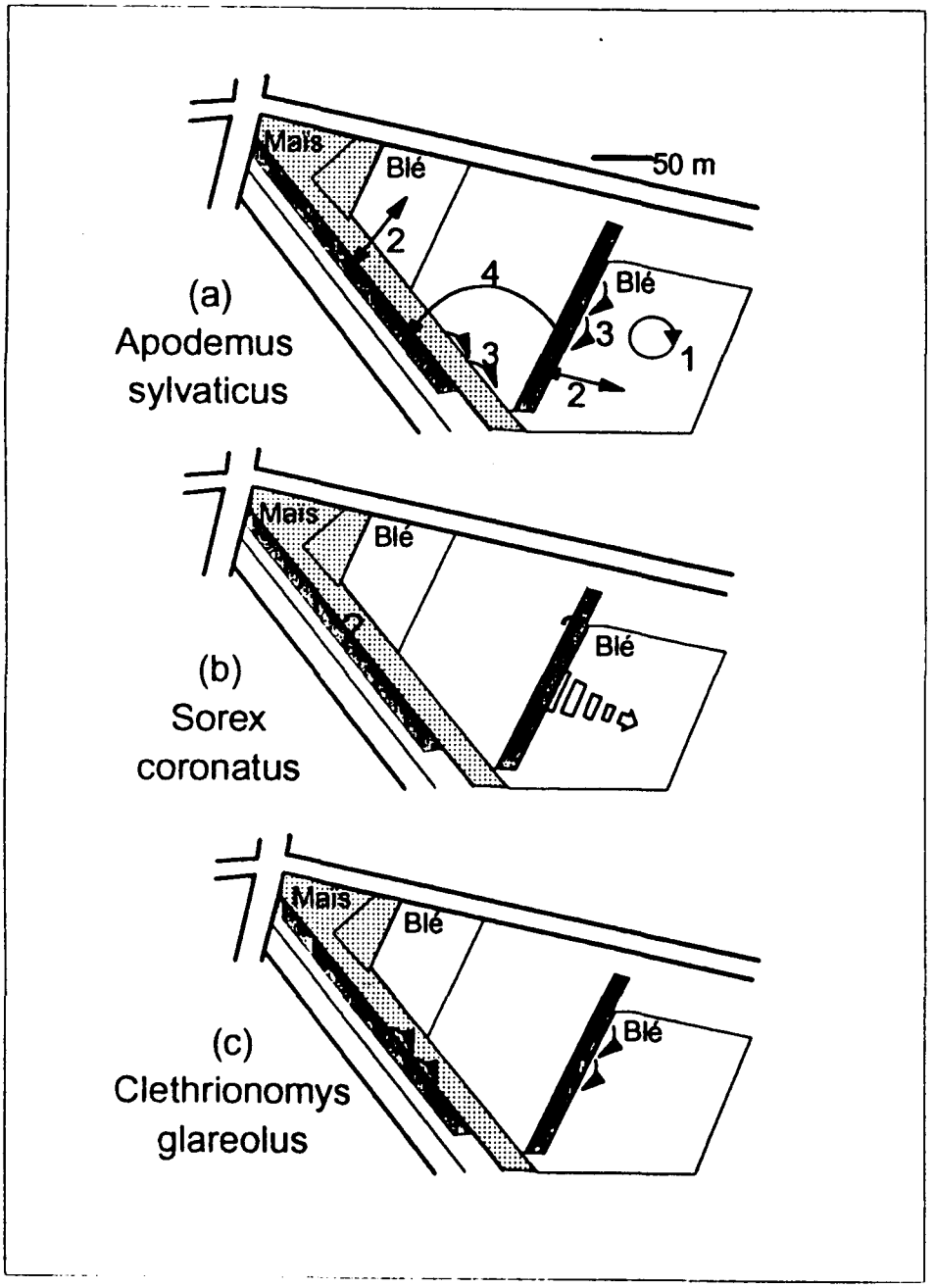


Figure 6.- Schématisation des mouvements pour trois espèces de petits mammifères sur un site expérimental du complexe « matrice-réseau » au sein des polders

Le seuil limite de fragmentation serait atteint et l'espèce ne se maintiendrait pas. De plus, la présence du campagnol agreste (Mag) dans les polders peut accentuer ce processus par compétition. En effet, l'intervention modérée de l'homme sur ces digues herbeuses leur confère un caractère de friche herbacée plus favorable au campagnol agreste qu'au campagnol des champs quand ces deux espèces sont en compétition pour le partage de l'espace (SPITZ, 1965). En outre, BUTET *et al.* (1993) remarquent que dans les paysages où le campagnol des champs pullule, les autres espèces de campagnol ne sont pas présentes. Dans notre étude, la présence très localisée du campagnol agreste (Mag) dans les polders apparaît principalement dépendante de la taille des éléments. Il semble donc que cette espèce réponde également à la fragmentation des habitats prairiaux. L'absence de données précises de fonctionnement à l'échelle du site ne nous permet pas de préciser plus en profondeur les réponses fonctionnelles de cette espèce dans ce type de paysage. Nous comptons acquérir ces données par des expérimentations locales sur les échanges digues herbeuses-matrice agricole comme nous l'avons fait dans le cas haie-culture.

L'importante fragmentation des habitats boisés dans les polders semble également profondément affecter la dynamique spatiale et temporelle du campagnol roussâtre (Cg). Nous avons montré que la distribution de cette espèce est d'abord expliquée par le degré de fermeture des digues que l'on peut assimiler au terme de « qualité » (VAN APELDOORN *et al.*, 1992 ; POULTON, 1994) et ensuite par la surface boisée dans un rayon de 500 m. Les éléments possédant une faible couverture boisée mais bien connectés supportent des effectifs plus faibles que les éléments bien boisés mais isolés, et les éléments bien boisés et fortement connectés ont les plus gros effectifs. Des résultats préliminaires non exposés dans cet article ont montré que des sites vacants en hiver pouvaient être recolonisés au cours du cycle annuel. Ils correspondent aux fragments les plus isolés du réseau. Il est difficile de parler d'extinctions locales, le piégeage n'étant pas exhaustif. Cependant pour la même espèce, GEUSE *et al.* (1985) concluent à de nombreuses extinctions locales dans des petits bois de taille inférieure à 0.3 ha. De la même façon VAN APELDOORN *et al.* (1992) mesurent des taux d'extinctions locales de 7.8 à 13.8% par année pour des bosquets de 0.6 ha. Les populations locales diffèrent en taille et en dynamique, en relation avec la qualité des digues et leur connectivité. Les digues les plus fermées et connectées ont des taux d'extinction faibles et sont sources de disperseurs qui colonisent les fragments de qualité médiocre et isolés à taux d'extinction élevés. Cette dynamique correspondrait donc à un modèle de métapopulation (LEVINS, 1970). Le maintien du campagnol roussâtre dans ce paysage de polders apparaît donc totalement dépendant du choix d'entretien et d'utilisation de l'habitat boisé sur les digues.

Finalement, nous montrons comme le soulignent SOULE *et al.* (1991) que l'échelle de perception pour la compréhension des processus opérant est directement dépendante de l'espèce étudiée et ne répond pas à des principes généraux. Il existe des réponses fonctionnelles à la fragmentation des deux grands types d'habitats (boisé et herbeux) qui sont propres à chacune des espèces. Les espèces se singularisent en fait par leur degré d'inféodation à un type d'habitat au cours du cycle annuel et leur capacité à exploiter des habitats temporaires (matrice agricole). Ceci doit nous alerter sur la nécessité de diversifier les approches biologiques et spatio-temporelles dans la recherche des processus écologiques qui président au maintien de la biodiversité dans les systèmes hautement anthropisés.

Remerciements : ces recherches ont bénéficié de soutiens financiers du CNRS (URA 1853 « Ecobio », PIREN milieu rural) et du comité EGPN du Ministère de l'Environnement. Nous remercions A. RADUREAU et M. PLANTEGENEST pour leur aide respective dans la collecte et le traitement de certaines données.

BIBLIOGRAPHIE

ACX A.S. 1991. Hétérogénéité spatiale des pratiques agricoles dans les polders du Mont-Saint-Michel. D.A.A. Génie de l'Environnement, Rennes, 45 p.

AUBRY J. 1950. Deux pièges pour la capture des petits rongeurs vivants. Mammalia, 14 : 174-177.

BURGMAN M., CANTONI D., VOGEL. P. 1992. Shrews in suburbia : an application of Goodman's extinction model. Biological conservation, 61 : 117-123.

BUTET A. 1993. Colonization and spatial distribution of small mammals in an uncultivated dyke network within a polder zone. Report on the 4th. International Conference « Rodens & Spatium », Mikolajki, Poland, May 24-28, 1993. Mammalia, 57 : 625.

BUTET A., LEROUX A. 1993. Effect of prey on a predator's breeding success. A 7-year stu-

dy on common vole (*Microtus arvalis*) and Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in a west France marsh. Acta Oecologica, 14 : 857-865.

BUTET A., LEROUX A. 1994. Spatial and temporal density fluctuations in common vole populations in a marsh in western France. Pol. Ecol. Stud., 20 : 133-142.

CHURCHFIELD S. 1991. The common Shrew, pp. 51-58. In : Handbook of British mammals. Eds. Corbett, G.B. & Harris, S. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

DELATTRE P., GIRAUDOUX P., BAUDRY J., MUSARD P., TOUSSAINT M., TRUCHETET D., STAHL P., LAZARINE-POULE M., ARTOIS, M., DAMANGE J.P., QUERE, J.P. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. Agric. Ecosystems Environ., 39 : 153-169.

FAHRIG L., MERRIAM G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. Ecology, 66 : 1762-1768.

GEUSE P., BAUCHAU V., E. BOULENGE E. 1985. Distribution and population dynamics of bank voles and wood mice in a patchy woodland habitat in central Belgium. Acta Zoologica Fennica, 173 : 65-68.

GILPIN M.E., SOULE M.E. 1986. Minimum viable populations : processes of species extinction. In : Soulé, M.E. (Ed.). Conservation biology; the science of scarcity and diversity. Sinauer, MA, pp. 19-34.

GREEN R. 1979. The ecology of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on arable farmland. J. Zool. Lond., 188 : 357-377.

HENEIN K., MERRIAM G. 1990. The elements of connectivity where corridor quality is variable. Landscape Ecology, 4 : 157-170.

HOLISOVA V. 1968a. Marking small mammals by means coloured admixtures to bait. Small Mamm. Newls. 2 : 36-40.

HOLISOVA V. 1968b. Results of experimental baiting of small mammals with a marking bait. Zool. Listy, 17 : 311-325.

KOZAKIEWICZ M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers - the effect on small mammal populations and communities. Acta Theriol., 38 : 1-30.

KOZAKIEWICZ M., KOZAKIEWICZ A., LUKOWSKI A., GORTAT T. 1993. Use of space by bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in a polish farm landscape. Landscape Ecol., 8 : 19-24.

LEBRETON J.D., ROUX M., BACOU A.M., BANCO, G. 1987. BIOMECO : notice d'utilisation. Groupe Biométrie, CEPE-CNRS, Montpellier.

LEFEUVRE J.C. 1992. Biodiversité et territoires agricoles. In : M. Bodiguel, M. Griffon & P. Muller. L'agriculture et la gestion des ressources renouvelables. Actes du colloque. Paris, 29-30 mai 1991. Economie Rurale, 208-209 : 79-84.

LEVINS R. 1970. Extinctions. In Some Mathematical Questions in Biology. Vol. 2. pp. 77-107. Lectures on Mathematics in the Life Sciences. Amer. Math. Soc., Providence, Rhode Island.

LOMAN J. 1991. The small mammal fauna in an agricultural landscape in southern Sweden, with special reference to the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. Mammalia, 55 : 91-96.

OPDAM P., APELDOORN R.V., SCHOTMAN A., KALKHOVEN J. 1993. Population responses to landscape fragentation. In : C.C.Vos & P. Opdam (eds) : Landscape ecology of a Stressed environment. Chapman & Hall, London, 147-171.

PAILLAT G., BUTET A. 1994. Fragmentation et connectivité dans les paysages : importance des habitats corridors pour les petits mammifères. Arvicola, 6 : 5-12.

PELTONEN A., HANSKI I. 1991. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. Ecology, 72 : 1698-1708.

POULTON S.M.C. 1994. Small mammal populations in hedgerows : the relationship with seed and berry production. BCPC monograph, 58 : 133-138.

PULLIAM H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. Am. Nat., 132 : 652-661.

QUERE J.P. 1977. Contribution à l'étude du peuplement micromammalien des polders de la Baie de l'Aiguillon (Vendée). D.E.S., Paris VI, 112 p.

SOULE M.E., GILPIN M.E. 1991. The theory of wildlife corridor capability. In : Nature Conservation, 2 : The role of corridors. D.A. Saunders and R. J. Hobbs (eds). Surrey Beatty & sons, 3-8.

SPITZ F. 1965. Etude des biotopes de circulation de quelques espèces de micromammifères par la méthode du carré de piégeage. Mammalia, 29 : 390-399.

SPITZ F., LE LOUARN H., POULET A., DASSONVILLE B. 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 28 : 564-578.

STODDART D.M. 1979. Ecology of small mammals. Chapman and Hall, 386 p.

SZACKI J., LIRO A. 1991. Movements of small mammals in the heterogeneous landscape. Landscape Ecology, 5 : 219-224.

TER BRAAK C.J.F. 1988. *CANOCO - A FORTRAN* program for cononical community ordination by partial detrended correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen, 1-95.

TEW T.E., MAC DONALD D.W. 1993. The effects of harvest on arable wood mice *Apodemus sylvaticus*. Biol. Conserv., 65 : 279-283.

VAN APELDOORN R.C., OOSTENBRINK W.T., VAN WINDEN A., VAN DER ZEE F.F. 1992. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape. Oikos, 65 : 265-274.

WIENS J.A., STENSETH N.C., VAN HORNE B., IMS R.A. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. Oikos, 66 : 369-380.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 27-36

Mesures et influence de l'isolement spatial sur la distribution des carabiques forestiers dans un réseau bocager

The effects of spatial isolation on the distribution of forest carabid beetles in a hedgerow network landscape

Sandrine PETIT* et Françoise BUREL*

RESUME

La connectivité est un point central dans les études portant sur les métapopulations mais sa mesure est généralement ramenée à des distances euclidiennes, supposant ainsi que la matrice séparant des fragments d'habitat favorable est écologiquement neutre. Dans cette étude, nous examinons l'influence de l'isolement spatial des habitats boisés sur la distribution de quatre espèces aptères de Coléoptères carabiques forestiers, espèces capables d'utiliser le réseau d'éléments linéaires boisés pour coloniser l'espace agricole. Parmi ces quatre espèces, *Abax ater*, *Archicarabus nemoralis* et *Hadrocarabus problematicus* sont largement inféodés aux milieux boisés alors que *Steropus madidus* est une espèce forestière ubiquiste trouvée en grande majorité dans les milieux boisés mais aussi en abondance non négligeable dans les milieux ouverts adjacents aux habitats boisés.

Nous montrons que la distance au site occupé le plus proche est fortement corrélée à l'abondance des trois premières espèces ce qui indique une structuration probable en métapopulation. Cette relation n'est pas significative pour *Steropus madidus*, ce qui tend à prouver que la fragmentation des habitats boisés n'implique pas de fragmentation des populations chez cette espèce. Nous montrons également que la mesure de la connectivité est améliorée de façon significative si la qualité des éléments linéaires boisés utilisés pour les déplacements des carabes et la structure ancienne du réseau bocager sont prises en compte.

MOTS-CLES : connectivité biologique, métapopulation, coléoptères carabiques forestiers, bocage, dynamique du paysage

ABSTRACT

Connectivity is a central feature in metapopulation studies but it is generally measured as euclidian distances between patches scattered in a neutral matrix. In this paper, we examine the effect of spatial isolation of suitable patches on the abundance of the forest carabid Abax ater in a dense hedgerow network. This species was previously shown to use some linear wooded elements as corridors for movement between local populations and the study aimed to find a measure this connectivity.

We demonstrate that the distribution of Abax ater in the study area is strongly related to the euclidian distance to the nearest occupied site as well as to the euclidian distance to the nearest occupied woodlot which indicates that this species shows metapopulation charasteristics. However, this correlation can be significatively improved if both the quality of the network elements used for displacements and the ancient landscape structure (because of the natural maintenance of populations after spatial isolation) are integrated in the measure of these two distances.

KEY-WORDS : connectivity, metapopulation, forest carabid beetles, hedgerow network, landscape dynamics

* Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés. URA CNRS 1853
Université de Rennes, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

INTRODUCTION

Pour certaines espèces, ce processus peut aboutir à la fragmentation des populations qui se trouvent confinées à des fragments d'habitats favorables disséminés dans le paysage. Cet ensemble de populations semi-isolées peut fonctionner comme une entité écologique unique, la métapopulation, dont la dynamique est gouvernée par des extinctions et des recolonisations successives (LEVINS, 1970 ; BOORMAN et LEVITT, 1973).

Ces processus sont largement dépendants de la distribution spatiale et de la qualité des fragments d'habitats favorables mais aussi des caractéristiques biologiques des espèces, comme leur capacité de dispersion. Cependant, jusqu'à maintenant, la plupart des études portant sur les métapopulations n'ont pas réellement pris en compte l'espace, les fragments d'habitat étant considérés comme homogènes et répartis dans une matrice écologiquement neutre.

Dans le même temps, le développement de l'écologie du paysage a permis de montrer l'influence des patrons spatiaux et de l'hétérogénéité du paysage sur la distribution des espèces (TURNER, 1987 ; SCHREIBER, 1988) et sur la dynamique des métapopulations (MERRIAM, 1984 ; OPDAM, 1987). Le concept de connectivité biologique (BAUDRY et MERRIAM, 1988) a été défini comme un paramètre de fonctionnement du paysage qui mesure le degré de liaison entre populations. L'utilisation de ce concept dans les études demeure néanmoins simpliste car la perméabilité de la matrice est rarement prise en compte.

Le rôle corridor de certaines structures linéaires du paysage a été montré chez de nombreux groupes biologiques (MIDDLETON et MERRIAM, 1981 ; DUELLI *et al.*, 1990 ; REH et SEITZ, 1990 ; DMOWSKI et KOZAKIEWICZ, 1990 ; BAUR et BAUR, 1992) mais leur impact sur la dynamique de la métapopulation a rarement été étudié (HENEIN et MERRIAM, 1990).

La mesure de l'isolement fonctionnel comme distance euclidienne entre fragments favorables ne prend pas en compte le comportement des espèces et les particularités (structure et dynamique) du paysage dans lequel elle évolue. Le but de cette étude est la définition d'une mesure de connectivité adaptée aux coléoptères carabiques forestiers dans un paysage fragmenté, le bocage.

Les populations locales de carabes forestiers présentent une forte probabilité d'extinction quand elles sont isolées (DEN

La fragmentation des habitats boisés est aujourd'hui reconnue comme une des causes principales de la perte de biodiversité à l'échelle mondiale (SOULE et WILCOX, 1980). BOER, 1985) ce qui rend indispensable les processus de colonisation pour le maintien de ces espèces au niveau régional. La capacité de dispersion de ces espèces aptères est néanmoins limitée à quelques dizaines de mètres ce qui rend leurs déplacements très dépendants de la structure du paysage à une échelle fine. Chez *Abax ater*, de petites populations locales peuvent s'installer dans les chemins creux et certaines intersections du réseau boisé (PETIT et BUREL, 1993 ; PETIT, 1994). Les chemins et les haies larges à végétation dense sont utilisés comme corridor de déplacement. Les densités de populations y sont beaucoup plus faibles que dans les bois et les individus se déplacent de façon importante (BUREL, 1989 ; PETIT, 1994). Ces caractéristiques suggèrent une organisation des carabes forestiers dans le bocage en métapopulation. La même étude chez *Steropus madidus* (non publié) montre que les densités de populations dans les bois et les éléments linéaires boisés sont comparables ce qui tendrait à indiquer que cette espèce présente un pouvoir de dispersion plus important qu'*Abax ater* dans les éléments linéaires boisés.

Une organisation en métapopulation implique que la probabilité d'occurrence de l'espèce est inversement proportionnelle à l'isolement spatial du site, d'une part parce que l'isolement augmente la probabilité d'extinction d'une population locale (rescue effect de BROWN et KODRIC-BROWN, 1977) et d'autre part parce qu'il réduit les possibilités de (re)colonisation des sites vacants.

Notre première hypothèse est donc que les espèces inféodées aux habitats boisés (*Abax ater*, *Archicarabus nemoralis*, *Hadrocarabus problematicus*) vivent en métapopulation avec en conséquence une distribution spatiale sur le réseau bocager dépendante de l'isolement spatial des sites échantillonnés. On suppose par contre que cette relation n'existe pas chez l'espèce ubiquiste *Steropus madidus*. La mesure de connectivité la plus souvent adoptée dans les études sur les métapopulations est la distance au site occupé le plus proche (HARISSON *et al.*, 1988 ; SJORGREN, 1991 ; OUBORG, 1993). Cependant, en partant de l'hypothèse que les déplacements se font le long du réseau boisé, l'utilisation d'une mesure euclidienne paraît peu cohérente pour les carabes forestiers. Notre première hypothèse est en conséquence que la connectivité biologique, calculée comme une distance le long du réseau boisé aura un sens biologique meilleur qu'une distance euclidienne.

Notre seconde hypothèse est que la mesure de connectivité peut être améliorée si les caractéristiques biologiques des espèces et du paysage étudiés sont prises en compte. Chez les carabes, plusieurs auteurs ont montré que l'intensité et le type de déplacement varient chez une même espèce selon le type d'habitat où elle se trouve (BAARS, 1979 ; WALLIN et EKBOM, 1988 ; VERMEULEN, 1994 ; KENNEDY, 1994). On peut suspecter chez les carabes forestiers que les différents éléments du réseau boisé ne sont pas tous aussi favorables pour les déplacements.

D'autre part, DEN BOER (1985) a montré que les populations locales de carabes peuvent se maintenir en moyenne cinquante ans après leur isolement ce qui suggère l'existence de populations rémanentes sur le réseau bocager actuel dont l'existence est liée à la structure du réseau qui existait quelques décennies auparavant. On peut donc suspecter qu'une mesure de connectivité qui intègre des coûts de déplacements différents selon le type d'élément du paysage utilisé pour les déplacements et calculée sur la structure ancienne du réseau est un meilleur prédicteur de la distribution des carabes forestiers dans le bocage.

SITE DE L'ETUDE

Cette recherche s'est déroulée à Saint Marcan, dans le nord de l'Ille et Vilaine. Le site étudié est un réseau bocager de 350 hectares comprenant 21% de boisements de taille très variable (0,015 à 17 hectares), 48% de pâtures et 28% de prairies temporaires et cultures. Les 3% restant correspondent aux habitations et au réseau routier. La plupart des parcelles sont entourées de haies de châtaignier (*Castanea sativa*) et de chêne (*Quercus pedunculata*) ou de chemins creux qui sont formés de deux talus parallèles boisés. Ce réseau boisé de 41 km est relativement bien connecté. Une description exhaustive des haies de la zone d'étude a permis d'en établir une typologie (PETIT et BUREL, soumis). On distingue des haies denses (larges avec recouvrement des strates arbustives et arborescentes important), des haies intermédiaires (couvert arbustif et arborescent discontinu) et des haies basses qui ne contiennent pas d'arbres.

METHODE

Echantillonnage des carabes forestiers

Dans le but de se focaliser sur les relations entre l'isolement spatial et la distribution des carabiques étudiés, nous avons choisi des sites d'échantillonnage *a priori* les plus favorables pour ces espèces, c'est-à-dire des bosquets (30 stations), les chemins creux (20 stations) et les haies les plus denses (47 stations). Tous les bosquets d'une superficie supérieure à un hectare ont été échantillonnés car ils peuvent être considérés comme des sources importantes. Les chemins creux ont également été systématiquement échantillonnés étant donnée leur importance dans les processus de diffusion des carabes forestiers dans l'espace agricole (BUREL, 1989).

Les carabiques ont été récoltés dans des pièges Barber de 13 cm de diamètre et de 25 cm de hauteur, ouverts pendant une semaine (huit relevés de mai à septembre 1993). Les abondances ont été sommées sur l'ensemble de la période de piègeage.

Les quatre mesures de la connectivité

La mesure de base de la connectivité est la Distance au Site Occupé le plus Proche DSOP.

* La première mesure que nous avons effectuée est basée sur des distances euclidiennes, c'est-à-dire des distances « à vol d'oiseau » entre stations de piégeage.

* La seconde mesure de connectivité a été effectuée en suivant le réseau d'éléments linéaires boisés. Pour cela, tous les éléments boisés de la zone d'étude ont été localisés sur le terrain puis digitalisés sur un Système d'Information Géographique. On obtient ainsi une carte de la zone où figurent tous les éléments boisés ce qui a permis de calculer ces distances.

* Pour la mesure de connectivité intégrant les coûts de déplacement selon la nature des éléments linéaires boisés, nous avons généré une image du réseau présentant la typologie des haies. La distance entre deux points donnés du réseau est la somme des distances à parcourir sur chaque type d'élément (bois, chemin, type de haie). Dans certains cas, il n'est pas possible de joindre deux points en se déplaçant uniquement sur le réseau boisé ; on a alors un déplacement sur la matrice. Il est également possible de devoir traverser une route.

La Distance au Site Occupé le plus Proche DSOP va donc s'écrire comme suit :

$$DSOP = Dbo + Dch + Dh1 + Dh2 + Dh3 + Dma + Dro \quad (1)$$

où

Dbo est la distance à parcourir dans un bois ;

Dch est la distance à parcourir dans un chemin ;

Dh1, Dh2, Dh3 est la distance à parcourir dans une haie de type H1, H2 ou H3 ;

Dma est la distance à parcourir dans la matrice ;

Dro est la distance à parcourir pour traverser une route.

Le coût de déplacement pour chaque type d'élément du paysage peut être estimé comme le produit de la distance à parcourir par un facteur n :

$$DSOP = n_{bo}Dbo + n_{ch}Dch + n_{h1}Dh1 + n_{h2}Dh2 + n_{h3}Dh3 + n_{ma}Dma + n_{ro}Dro \quad (2)$$

Les bois et les bosquets sont des habitats optimaux pour des espèces forestières ce qui permet de considérer que le coût de déplacement est égal à la distance à parcourir (n_{bo} = 1). Les autres facteurs de n_{ch} à n_{ro} restent à déterminer. Pour chacune des quatre espèces, les coûts de déplacement dans les différents types d'éléments du paysage sont issus de la bibliographie et d'observations personnelles et ont été affinés en optimisant le coefficient de corrélation de Spearman entre l'abondance de l'espèce et la mesure de connectivité calculée (voir PETIT et BUREL, soumis).

* Pour tester l'hypothèse de l'existence de populations relictuelles sur le réseau, nous avons utilisé la mesure précédente sur le réseau qui existait en 1952, reconstitué par analyse de photographies aériennes (structure et typologie des haies). Ce délai de quarante ans a été choisi pour deux raisons. D'une part, le temps moyen de persistence d'une population locale isolée d'*Abax ater* a été estimé à 50 ans d'où le choix d'une échelle de temps correspondante. D'autre part, c'est dans les années 1950 que les réseaux bocagers bretons ont commencé à subir des déstructurations, liées à la mutation des pratiques agricoles.

Nous pouvons donc considérer que le réseau bocager de 1952 est une bonne représentation de ce qu'il était depuis plusieurs décennies avant cette date.

Pour chaque méthode de calcul de la connectivité, la relation entre abondance des espèces et isolement spatial est mesurée par le coefficient de corrélation de Spearman.

Pour tester si la mesure de connectivité est significativement améliorée en intégrant i) le réseau boisé par rapport à une distance euclidienne et ii) les coûts de déplacement et la structure ancienne du réseau, les coefficients de corrélation obtenus seront comparés en utilisant une modification du test de Hotelling (DUNN et CLARCK, 1971) utilisée pour comparer des coefficients de corrélation dépendants.

RESULTATS

La distribution des quatre espèces étudiées est présentée figure 1 et l'occupation des différents types d'éléments du paysage échantillonnés dans le tableau 1. Ces espèces occupent les trois types d'habitat avec des fréquences comparables et sont relativement répandues sur la zone d'étude.

Comparaison des distances euclidiennes et des distances sur le réseau boisé

L'abondance d'*Abax ater*, *Archicarabus nemoralis* et de *Hadrocarabus problematicus* est significativement corrélée à l'isolement spatial des sites avec les deux méthodes de calcul de la connectivité (tableau 4) ce qui indique une structuration probable en métapopulation. Par contre l'isolement spatial n'est pas un bon prédicteur de l'abondance de *Steropus madidus* sur les sites échantillonnés.

Les corrélations obtenues entre l'abondance d'une espèce sur les sites et la connectivité mesurée i) comme une distance euclidienne et ii) comme une distance en suivant le réseau boisé ne diffèrent significativement que pour l'espèce *Abax ater* (tableau 2). Il est cependant intéressant de noter que les deux méthodes de calcul donnent des valeurs de distance identiques pour la majorité des sites de piègeage, ceci en raison du linéaire important de haies.

Pour les quatre espèces, ceci se traduit par des coefficients de corrélation entre distances euclidiennes et distances le long du réseau compris entre 0.870 pour *Abax ater* et 0.914 pour *Hadrocarabus problematicus.*

Intégration de la qualité des éléments et de la dynamique récente du réseau boisé

L'optimisation de la corrélation entre abondance des espèces et mesure de connectivité a permis de définir les coûts de déplacements pour chaque espèce dans chacun des types d'élément du paysage utilisé (tableau 3).

Pour les trois premières espèces, la mesure de la connectivité est améliorée de façon significative si des coûts de déplacement sont attribués à chaque type d'élément du paysage et si elle est faite sur le réseau de 1952 (tableau 4).

DISCUSSION

Dans cette étude, nous montrons que l'isolement spatial des habitats favorables occupés est un facteur important pour expliquer la distribution des carabes forestiers au niveau du réseau bocager. Le cas de *Steropus madidus* indique clairement que cette relation n'est vraie que pour les espèces qui sont réellement inféodées aux milieux boisés. Il y a donc de fortes présomptions pour que les trois espèces *Abax ater*, *Archicarabus nemoralis* et *Hadrocarabus problematicus* soient structurées en métapopulation.

La mesure de l'isolement spatial est significativement améliorée si on prend en compte la qualité des éléments du réseau et la structure passée du réseau ce qui souligne la nécessité de prendre en compte des données biologiques dans ce type d'étude.

Les coûts de déplacement que nous obtenons dans les différents éléments du réseau sont cohérents avec les données bibliographiques concernant les espèces étudiées. Pour les quatre espèces, nous mettons en évidence un effet barrière des routes déjà mis en évidence chez les carabes par capture - recapture (MADER, 1984).

La diffusion à travers les parcelles agricoles semble aussi difficile que la traversée des routes pour *Abax ater* et *Archicarabus nemoralis*. Ce sont deux espèces considérées comme forestières sténotypiques (TURIN et HEIJERMAN, 1988). *Abax ater* est exceptionnellement capturé dans les milieux ouverts (DEVEAUX, 1978 ; CLAVREUL, 1984 ; BUREL, 1991) où l'on ne connaît pas sa probabilité de survie. *Archicarabus nemoralis* est parfois trouvé dans les parcelles mais il semble y faire de rapides incursions et retourne très vite dans la forêt adjacente (KENNEDY, 1994).

La matrice semble plus perméable pour *Hadrocarabus problematicus*. Cette espèce de forêt intérieure (BUREL, 1989) peut pénétrer dans la lande (DEN BOER, 1970 ; Buse, 1988) et dans les pâtures (VAN DER ENT et VAN DIJK, 1991) adjacentes à un milieu boisé. RIJNSDORP (1980) a mis en évidence qu'environ 5% des individus d'une forêt peuvent en sortir avec des mouvements directionnels pour aller dans une lande adjacente et interprète ce comportement comme un comportement de dispersion. Les stades larvaires de cette espèces présentent également des capacités de dispersion non négligeables (BETZ, 1992). Cependant, ces déplacements se limitent toujours aux habitats de lisière.

Steropus madidus peut par contre se trouver dans des milieux ouverts non adjacents à un milieu boisé ce qui la rend moins dépendante que les autres espèces étudiées à la connectivité spatiale du réseau boisé. Dans les analyses de BUREL (1991), elle apparaît comme une espèce caractéristique des milieux boisés fragmentés dans l'espace ou instables dans le temps, ce qui impliquerait qu'elle présente un pouvoir de dispersion important. Les études de capture - recapture que nous avons menées dans un bosquet connecté à un chemin creux confortent cette hypothèse car si en terme de mobilité *Steropus madidus* et *Abax ater* sont comparables, la caractéristique de l'espèce sténotypique *Abax ater* est une chute drastique de densité de population quand on passe du bosquet au chemin creux alors que la densité de *Steropus madidus* reste aussi élevée dans les deux habitats, ce qui lui confère un pouvoir de colonisation bien plus important. La diffusion importante de *Steropus madidus* dans le réseau boisé et sa capacité à utiliser les milieux ouverts ont pour résultat des flux d'individus à travers le paysage qui sont certainement suffisants pour assurer une cohésion entre populations et prévenir les extinctions locales.

Les types de haies que nous avons identifiés semblent être différenciées par les espèces étudiées, notamment les haies basses qui présentent une perméabilité toujours plus faibles que les haies arborescentes. Les chemins creux se révèlent être particulièrement favorables à ces espèces puisque qu'ils présentent la même perméabilité que les bois pour *Archicarabus nemoralis*, *Hadrocarabus problematicus* et *Steropus madidus*.

Si elle est significative, la différence entre distances simples le long du réseau et la mesure de connectivité prenant en compte les caractéristiques biologiques de l'espèce n'est pas frappante. En fait, les distances simples sur le réseau actuel se révèlent être des prédicteurs déjà significatifs de la distribution des carabes forestiers, ce qui va dans le sens d'une utilisation du réseau boisé pour leur diffusion, excepté pour *Steropus madidus*. Le réseau de Saint Marcan a peu changé depuis 1952 et les résultats seraient certainement plus probants sur un réseau qui a subi une nette destructuration pendant cette période.

D'autre part, si les coûts de déplacement que nous avons déterminés sont cohérents avec la biologie des espèces concernées, l'échelle d'observation de cette étude ne permet pas d'estimation fine du déplacement des espèces dans les différents éléments du réseau.

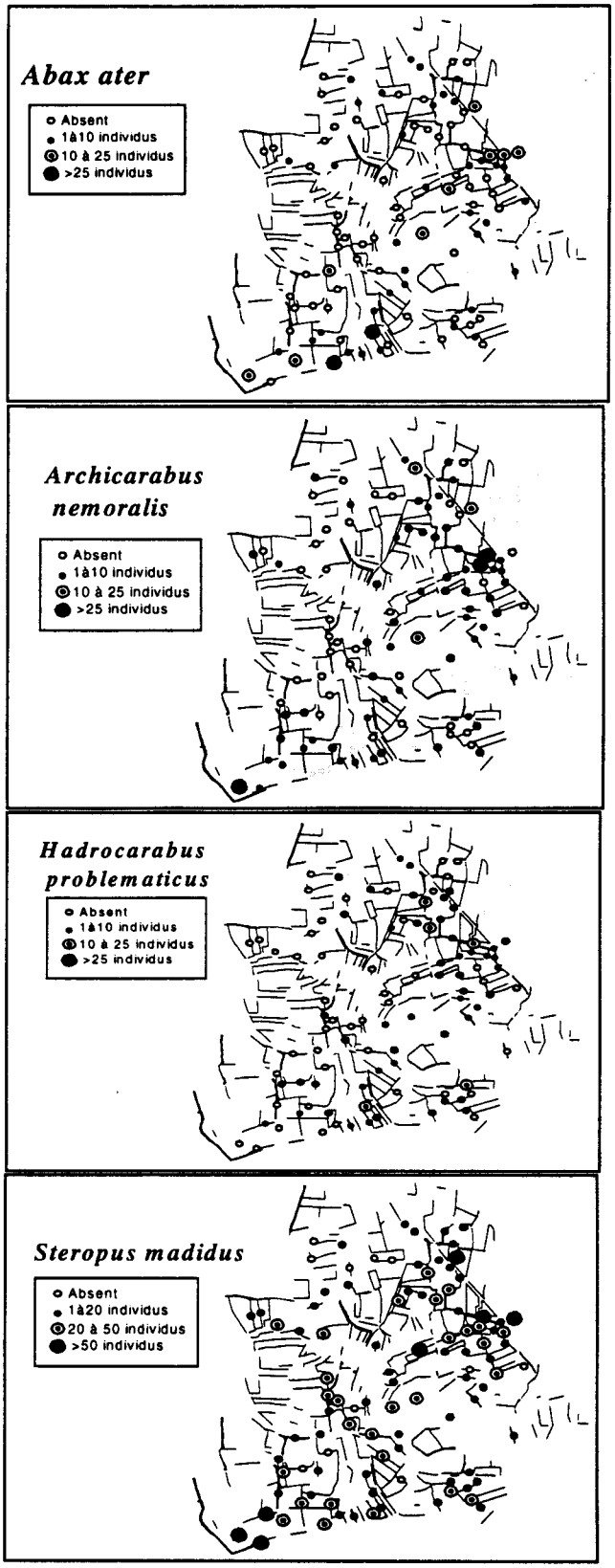


Figure 1.- Cartes du réseau boisé présentant la distribution des quatre espèces.des quatre espèces (les fragments boisés sont représentés en gris et le réseau d'éléments linéaires boisés par des traits noirs)

Tableau 1
Pourcentages de sites occupés par les espèces
(n = 97 ; 30 bosquets, 20 chemins creux et 47 haies)

	Pourcentage de sites occupés par l'espèce			
	Bosquets	Chemins	Haies	Total
Abax ater	65	40	35	47.5
Archicarabus nemoralis	58	75	65	66
Hadrocarabus problematicus	62	54	50	55
Steropus madidus	97	95	83	92

Tableau 2
Coefficients de corrélation de Spearman entre l'abondance et l'isolement, calculés selon deux méthodes. La première mesure de connectivité est la DSOP euclidienne et la seconde est calculée le long du réseau boisé. La significativité de la différence entre les corrélations obtenues pour une espèce avec les deux méthodes est mesurée par le test de Hotelling.
(* = significatif au seuil de 1%, n = 97 ; NS = non significatif au seuil de 5%)

	Mesure de connectivité		Test de Hotelling
	Distance euclidienne	Distance en suivant le réseau boisé	
Abax ater	-0.361 *	-0.461 *	t = 2.12 (0.05)
Archicarabus nemoralis	-0.397 *	-0.413 *	t = 0.33 (NS)
Hadrocarabus problematicus	-0.287 *	-0.338 *	t = 1,26 (NS)
Steropus madidus	-0.125 NS	-0.122 NS	t = 0,041 (NS)

Tableau 3
Coût de déplacement des espèces. Les facteurs n sont déterminés par optimisation du coefficient de Spearman entre abondance des espèces et calcul de l'isolement.

	Coût du déplacement (n × distance à parcourir)						
	n bois	n chemin	n H1	n H2	n H3	n matrice	n route
A.ater	1	2	2	2	3	15	15
A.nemoralis	1	1	3	3	4	15	15
H. problematicus	1	1	4	4	5	7	12
S. madidus	1	1	2	3	5	5	30

Tableau 4
Coefficients de corrélation de Spearman entre l'abondance et l'isolement, calculé selon trois méthodes A, B et C. La significativité de la différence entre les corrélations obtenues pour une espèce avec les méthodes A et C est mesurée par le test de Hotelling.
(* = significatif au seuil de 1%, n = 97 ; NS = non significatif au seuil de 5%)

	Mesure de connectivité			Test de Hotelling
	A - simple sur réseau de 1993	**B** - avec des coûts de déplacement	**C** - avec des coûts et sur le réseau de 1952	entre **A** et **C**
Abax ater	-0.461 *	0.506 *	-0.581 *	t = 2.52 (0.02)
Archicarabus nemoralis	-0.413 *	0.575 *	-0.570 *	t = 3.24 (0.01)
Hadrocarabus problematicus	-0.338 *	0.380 *	-0.453 *	t = 1,98 (0.05)
Steropus madidus	-0.122 NS	0.248 NS	-0.193 NS	t = 1,33 (NS)

Jusqu'à maintenant, la dynamique des métapopulations a été étudiée sous forme de modèles mathématiques avec peu ou pas de références spatiales ce qui les rend peu utilisables pour l'étude de métapopulations existant dans un paysage donné (HANSKI et GILPIN, 1991).

L' effet de secours (BROWN et KODRIC-BROWN, 1977), qui augmente le taux d'immigration en fonction de la densité de populations des habitats occupés au niveau d'un paysage a été pris en compte dans les modèles de HANSKI (1991). VERBOOM (VERBOOM *et al.*, 1991) a modélisé la dynamique de la métapopulation de la Sitelle en utilisant la connectivité comme paramètre intervenant dans le taux de recolonisation. La connectivité était dans ce cas une mesure pondérée des distances aux habitats favorables dans le voisinage. La superficie des habitats a été utilisée par HANSKI et GYLLENBERG (1993) dans leur modèle.

La liaison entre modèles mathématiques et données empiriques est très récente. C'est le cas du modèle concernant le papillon *Melitae cinxia* (HANSKI *et al.*, 1994) qui survit grâce à un équilibre entre extinctions et recolonisations, la densité dans les habitats occupés augmentant quand l'isolement spatial diminue et que la superficie de l'habitat augmente. Il a donc été nécessaire pour construire ce modèle d'utiliser des fonctions permettant de décrire la relation entre la densité de population dans les habitats et les paramètres spatiaux comme la taille des habitats et leur isolement (HANSKI et THOMAS, 1994).

Notre étude, en insistant sur la nécessité de prendre en compte la localisation des habitats dans l'espace et sur le besoin de définir une mesure de connectivité fonctionnelle s'inscrit dans cette nouvelle vision de l'analyse des métapopulations.

BIBLIOGRAPHIE

BAARS M.A. 1979 - Catches in pitfall traps in relation to mean density of Carabids Beetles. Oecologia, 41 : 25-46.

BAUDRY J., MERRIAM G. 1988 - Connectivity and connectedness : fonctionnal versus structural patterns in landscapes. In schreiber K.F.(ed). Connectivity in Landscape Ecology. Proc. 2nd International Seminar of IALE. Munstersche Geographische Arbeiten, 29 : 23-29.

BAUR A., BAUR B. 1992. Effects of corridor width on animal dispersal : a simulation study. Global Ecology and Biogeography letters, 2 : 52-56.

BETZ J.O. 1992. Studies on winter-active larvae of the ground beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). Pedobiologia 36, 159-167.

BOORMAN S.A., LEVITT P.R. 1973. Group selection on the boundary of a stable population. Theor. Popul. Biol. 4 : 85-128.

BUREL F. 1989 - Landscape structure effects on Carabids beetles spatial patterns in western France. Landscape Ecology, 2 : 215-226.

BUREL F. 1991. Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques. Thèse d'état, Rennes, Eds du Museum d'Histoire Naturelle. 235 pages

BUSE A. 1988. Habitat selection and grouping of beetles. Holarct. Ecol.,11 : 241-247.

BROWN J.H., KODRIC-BROWN A. 1977. Turnover rates in insular biogeography : effects of immigration on extinction. Ecology, 58 : 445-449.

CLAVREUL D.1984. Contribution à l'étude des interrelations paysage / peuplements faunistiques en région de grande culture. Thèse de 3ème cycle, Université de Rennes I.

DEN BOER P.J. 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 4 : 1-18.

DEN BOER P.J. 1985 - Fluctuations of density and survival of carabid populations. Oecologia, 67 : 322-330.

DEVEAUX D.1978. Recherches sur la répartition spatio-temporelle des populations en carabiques en zone bocagère. Thèse de 3ème cycle. Université de Rennes I, 205 pages.

DMOWSKI K., KOZAKIEWICZ M. 1990. Influence of a shrub corridor on movements of passerine birds to a lake littoral zone. Landscape Ecology, 4 : 99-109.

DUELLI D., STUDER M., MARCHAND I., JAKOB S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. Biol. Cons., 54 : 193-207.

DUNN O.J., CLARCK V. 1971. Comparison of tests of the equality of dependent correlation coefficients. Journal of the American statistical Association 66 : 904-908.

HANSKI I. 1991. Single-species dynamics : concepts, models and observations. In M. Gilpin and I.Hanski editors. Metapopulation dynamics : empirical and theorical investigations. Academic Press. London. England.

HANSKI I., GILPIN M. 1991. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. Biological Journal of the Linnean Society, 42 : 3-16.

HANSKI I, GYLLENBERG 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. American Naturalist, 142 : 17-41.

HANSKI I. ; KUUSSAARI M., NIEMENEN M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. Ecology, 75 : 747-762.

HANSKI I., THOMAS D.1994. Metapopulation dynamics and conservation : a spatially explicit model applied to butterflies. Biological Conservation 68 : 167-180

HARISSON S., MURHY D., EHRLICH, P. 1988. Distribution of the Bay Checkerspot butterfly, Euphydrias bayensis : evidence for a metapopulation model. Am. Nat. 132 : 360-382.

HENEIN K., MERRIAM G. 1990. The elements of connectivity where corridor quality is variable. Landscape Ecology, 4 : 157-171

KENNEDY P.J. 1994. The distribution and movement of ground beetles in relation to set-aside arable land. In K. Desender et al eds, Carabid beetles : ecology and evolution, Kluwer Academic publishers. 439-445

LEVINS R. 1970 - Extinction. p75-108 in Some Mathematical Questions in Biology. Lecture on mathematics in life science. Vol 2, American Society.

MADER H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. Biol. Cons., 29 : 81-96.

MERRIAM G. 1984. Connectivity : a fundamental characteristic of landscape pattern. In Methodology in landscape ecological research and planning. vol 1 pp 5-15. Edited by J. Brandt and P. Agger. Roskilde University Centre. Denmark.

MIDDLETON J., MERRIAM G. 1981 - Woodland mice in a farmland mosaic. Journal of Applied Ecology, 18 : 703-710.

NOSS R. 1993. Landscape connectivity : different functions at different scales. In Landscape Linkages and Biodiversity. Defenders of wildlife. W. Hudson ed. Island Press.

OPDAM P. 1987 - Populations in fragmented landscape. In Schreiber K.F.(ed). Connectivity in Landscape Ecology. Proc. 2nd International Seminar of IALE.Munstersche Geographische Arbeiten, 29 : 23-29.

OUBORG N.J. 1993. Isolation, population size and extinction : the classical and the metapopulation approaches applied to the vascular plants along the Dutch Rhine system. Oikos 66 : 298-308.

PETIT S. 1994. Diffusion of forest carabid beetles in hedgerow network landscapes. In Desender et al eds, Carabid beetles : ecology and evolution, Kluwer Academic Publishers, 337-443.

PETIT S., BUREL F. 1993. Movement of *Abax parallelipedus* (Col. Carabidae) : do forest species survive in hedgerow networks ? Vie et Milieu 43 : 119-124

PETIT S., BUREL F. Biological measure of connectivity in metapopulations : the case of the forest carabid beetle *Abax parallelipedus* in a hedgerow network landscape. (Soumis)

REH W., SEITZ A. 1990. The influence of land use on the genetic structure of the common frog *Rana temporaria*. Biol. Cons. 54 : 239-249.

RIJNSDORp A.D. 1980. Pattern of movement in and dispersal from a dutch forest of *Cara-*

bus problematicus HBST (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 45, 274-281.

SCHREIBER K.F. 1988. Connectivity in Landscape Ecology, Proc. 2nd int. Seminar of the international association for Landscape Ecology. Munst. geographische Arbeiten 29.

SJORGEN P. 1991.Extinction and isolation gradients in metapopulations : the case of the pool frog (*Rana lessonae*). Biological journal of the Linnean Society 42 : 135-147.

SOULE M.E., WILCOX B.A. 1980. Conservation biology : an evolutionnary-ecological perspective. Sinauer associates : Sunderland Massachussetts.

TURIN H., HEIJERMAN T.1988. Ecological classification of forest dwelling carabidae (Coleoptera) in the Netherlands. Tijdschrift voor Entomologie 131 : 65-71

TURNER M. 1987. Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecol. studies 41 Springer Verlag.

VAN DER ENT L.J., VAN DIJK T. 1991. Individual walking behaviour of the carabid *Carabus problematicus* in a dutch forest as recorded by a portable radar-detection-system. Commun. 451 of the Biological Station of Wijster.

VERBOOM J., SCHOTMAN A., OPDAM, P., METZ J.A.J. 1991. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. Oikos, 61 : 149-156.

VERMEULEN H.J.W. 1994. The effects of different vegetation structures on the dispersal of carabid beetles from poor sandy heaths and grasslands. In K. Desender et al eds, Carabid beetles : ecology and evolution, Kluwer Academic publ. 383-387.

WALLIN H., EKBOM B.S. 1988. Movements of carabid beetles (Coleoptera ; Carabidae) inhabiting cereal fields : a field tracing study Oecologia 77 : 39-43.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 37-45

Analyse de la sélection du site de nid par l'étourneau *Sturnus vulgaris* au niveau du paysage

Nest site selection in starling *Sturnus vulgaris* at landscape level

Gwénaëlle MENNECHEZ* et Philippe CLERGEAU*

RESUME

Les variations de densité de l'étourneau Sturnus vulgaris ont été analysées le long d'un gradient d'urbanisation pour déterminer les facteurs clés impliqués dans la sélection du site de nid au niveau du paysage. Deux types de facteurs ont été testés : les uns concernent la description de l'occupation du sol et les autres traduisent l'organisation spatiale des éléments du paysage. Cette étude a été menée à trois échelles spatiales distinctes, qui sont le « district » (103 hectares), le « macrohabitat » (10 hectares) et le « microhabitat » (1 hectare). Nos résultats révéleraient l'importance de la fragmentation de la pelouse dans le choix d'un site de nidification. De plus, ils permettent de dégager une échelle privilégiée à laquelle opérerait la sélection de l'habitat par l'étourneau au niveau du paysage, l'échelle du macrohabitat. Ce travail original sur un oiseau cavernicole a permis une mise au point méthodologique face aux contraintes du milieu urbain.

MOTS-CLES : sélection de l'habitat, oiseau généraliste, gradient d'urbanisation, analyse multi-échelles, écologie du paysage

ABSTRACT

Variation in starling density along a urban-rural gradient was studied to find factors involved in nest site selection at landscape level. We have tested several structure features which were not only surface area of four landscape elements, but also three spatial organisation characteristics. The study was conducted at different spatial scales: «urban district» (103 hectares), «macro-habitat» (10 hectares), and «microhabitat» (1 hectare). Results show the role of lawn ragentation in nest site choice, and the high starling density in town center. Habitat selection seems to involve some mechanisms operating at the landscape level and particularly at macrohabitat scale. This original work has permitted to adjusted a method to the urban landscape.

KEY-WORDS : habitat selection, generalist bird, urbanisation gradient, multi-scale analysis, landscape ecology

INTRODUCTION

La sélection de l'habitat est considérée comme étant une extension de la théorie de l' « optimal foraging » (ROSENWEIG, 1985 ; ORIANS et WITTENBERGER, 1991). Le modèle de MACARTHUR et PIANKA (1966) stipule en effet qu'un organisme réalise des choix sur sa façon d'exploiter son environnement : ses gains, en terme de rapport coût-bénéfice, doi

* Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés associé à l'INRA et au CNRS (UA 1853)
av. du Gal Leclerc, bât. 25, 35042 RENNES cedex France Tél. : 99.28.69.25 Fax : 99.38.15.71

vent être maximaux. Le choix d'un habitat est essentiel puisqu'il déterminera la quantité et la qualité de ressources disponibles et donc la survie et le succès reproducteur des individus.

La sélection de l'habitat opère à plusieurs échelles spatiales, depuis les plus fines jusqu'aux échelles biogéographiques (STEELE et WHELAN, 1994). Par exemple, lors de la migration vers les zones d'hivernage, elle peut être assimilée à une prise hiérarchique de décisions depuis le choix d'une région jusqu'à celui d'une station précise, chaque étape mettant en cause des processus différents (HUTTO, 1985).

Si un nombre important de travaux a été réalisé dans le cadre de l' « optimal foraging » (GOSS-CUSTARD, 1977 ; STEPHEN et KREBS, 1986 ; SALLABANKS, 1993) ou du choix du site de nid au niveau local (URBAN et SMITH, 1989), peu de scientifiques se sont penchés sur le choix de l'habitat au niveau du paysage (WIENS, 1989). Pourtant compte tenu de la capacité de mobilité des oiseaux, il apparaît indispensable de travailler aussi à ce niveau. Dans le cas des espèces généralistes, la plupart des auteurs (par exemple WIENS, 1976 ; MAC KENZIE et SEALY, 1981) s'accordent à penser que la sélection du site de nid ne repose que sur des facteurs locaux (caractéristiques de la cavité pour les cavernicoles comme l'étourneau *Sturnus vulgaris* par exemple). Cependant KOLASA (1989) considère que ces espèces, qui ne sont pas inféodées à un type d'habitat particulier, ne peuvent percevoir l'hétérogénéité des habitats qu'à une échelle grossière.

Nous nous sommes attachés à déterminer si les étourneaux répondaient ou non au niveau du paysage, notamment en milieu urbain où ils semblent de plus en plus présents. L'utilisation d'un gradient environnemental, méthode particulièrement efficace pour révéler les relations entre les espèces et leur milieu (ROTTENBERRY et WIENS, 1980 ; KARR et FREEMARK, 1983) a été privilégiée. D'ailleurs le gradient d'urbanisation peut être un outil puissant en écologie du paysage (MACDONNEL et PICKETT, 1990).

D'une part, il présente sur un espace réduit différents types d'habitat de qualité *a priori* différente et permet donc d'étudier les relations existant entre les espèces et la structure environnementale (taille, forme, structure et organisation des éléments).

D'autre part, il est bien adapté à des études multi-échelles. La distribution des étourneaux exprimée en terme de densité a donc été analysée le long d'un tel type de gradient (du centre ville aux zones agricoles), à plusieurs échelles spatiales (de quelques hectares à plusieurs kilomètres carrés).

Ce travail s'inscrit dans une recherche plus large sur les interrelations milieu agricole-milieu urbain à travers un modèle oiseau et constitue une première approche de la problématique. Il doit permettre avant tout une mise au point méthodologique (analyses cartographiques et méthodes de comptage d'oiseaux, détermination d'indices environnementaux) face aux contraintes de travail imposées par le milieu urbain.

SITES ET METHODES

Zone d'étude et choix des échelles

Notre étude a été réalisée sur la ville de Rennes (ouest de la France) et son proche district. Cette analyse de la sélection de l'habitat porte sur trois échelles du paysage (figure 1). Ce nombre a été dicté par une volonté de tenir compte d'un nombre suffisant d'échelles, tout en conservant différentes structures spatiales homogènes bien distinctes (KOLTIAR et WIENS, 1990). Les chances de détecter une échelle pour laquelle il y a réponse des oiseaux sont ainsi multipliées. Le choix des échelles est justifié par la mobilité et les comportements de l'étourneau en période de reproduction (ADDICOTT *et al.*, 1987).

Les zones d'étude correspondant à chacune des échelles ont été largement définies à partir des critères des géographes (ROUE, 1987).

Echelle du district (de l'ordre de quelques dizaines de milliers d'hectares)

Cette échelle rend compte de la capacité de mobilité journalière des étourneaux quelle que soit la période du cycle annuel (CLERGEAU, 1993). Elle permet d'opposer le milieu urbain au milieu rural, tout en tenant compte de la zone de transition entre ces deux systèmes : la zone périurbaine. Trois zones de degré d'urbanisation différent sont ainsi définies à partir d'une photo aérienne au 1:7500.

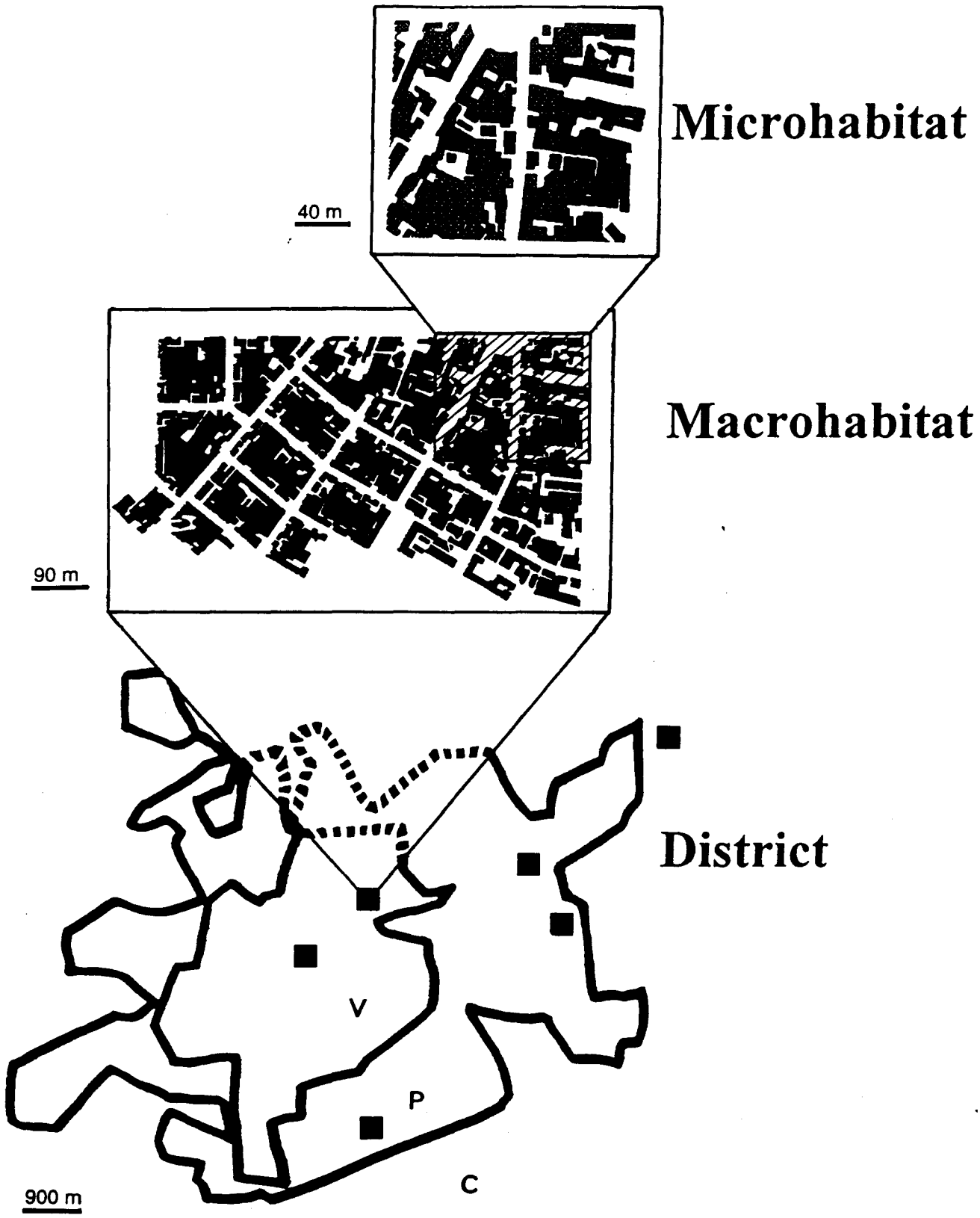


Figure 1.- A l'échelle du district trois zones sont définies : la Ville (V), le Périurbain (P), la Campagne (C). 27 itinéraires-échantillons ornithologiques sont réalisés, répartis sur l'ensemble du district. A l'échelle du macrohabitat, six quartiers (carrés noirs) ont fait l'objet d'une analyse. Pour chaque quartier, les variables environnementales sont estimées à partir d'un échantillon de 18 hectares et la densité d'étourneaux à partir de trois itinéraires-échantillons. A l'échelle du microhabitat, 28 sites ont fait l'objet d'une analyse (un seul cadre échantillon de 4 hectares ; un itinéraire-échantillon ornithologique).

Tableau 1
Les six quartiers retenus à l'échelle du macrohabitat sont caractérisés 1) par la proportion relative des éléments d'occupation du sol (P=Pelouses et prairies rases ; B=Bâti ; T=Terre nues et labours ; M=Matrice) et 2) par l'organisation spatiale des éléments d'occupation du sol (FP=Fragmentation de l'élément Pelouse ; FB=Fragmentation de l'élément Bâti ; H=Hétérogénéité globale)

Macro habitats	Caractères	P (%)	B (%)	T (%)	M (%)	FP	FB	H (%)
Centre	bâti dense, élevé	1	52	0	47	38,3	16,2	37
Sévigné	zone pavillonnaire avec jardins	38	24	2	36	20,3	37,4	60
ZUP sud	habitat collectif, structure aérée	44	16	0	40	20,1	19,7	50
Beaulieu	zone industrielle, faculté	54	16	1	29	12,9	14,3	46
Cesson	zone résidentielle, récente	42	16	6	36	24,7	42,1	62
Frinière	fermes et habitat néo-rural	40	2	5	53	27,9	8,2	27

Echelle du macrohabitat (de l'ordre de quelques dizaines d'hectares)

Le macrohabitat est défini par MORRIS (1987) comme la surface minimale nécessaire à un individu pour la réalisation d'une activité biologique particulière. L'étourneau en période de reproduction exploite préférentiellement des zones de gagnage distantes de moins de 300 mètres du nid (TINBERGEN, 1981 ; FEARE, 1984).

La taille des quartiers, au sens urbaniste du terme, coïncide avec l'étendue du domaine utilisé alors par l'espèce.

Six quartiers de composition et de structures différentes ont été retenus (tableau 1), dont quatre sont répartis le long d'un transect allant du centre ville à la campagne. L'axe est-ouest du district a été privilégié.

Echelle du microhabitat (quelques hectares)

Durant la phase de fin de nourrissage, les adultes limitent très fortement les distances à parcourir. Ils exploitent ainsi préférentiellement les zones alimentaires les plus proches du site de nidification. TINBERGEN (1981) et CLER-GEAU (1981) montrent en effet que dans certaines zones, la distance moyenne parcourue n'excède pas 100 mètres. Nous avons retenu 28 microhabitats au sein des quartiers étudiés. L'environnement proche du nid est ainsi pris en compte.

Méthodes d'échantillonnage

La description des zones d'étude sur le plan environnemental mais aussi sur le plan ornithologique passe par l'utilisation d'indices adaptés au milieu urbain.

Variables de l'habitat

Nous proposons plusieurs variables environnementales, certaines uniquement de description de l'utilisation du sol et d'autres prenant en compte l'organisation spatiale des éléments du paysage (FORMAN et GODRON, 1986). Le choix des variables tient compte de la biologie de l'espèce considérée. Nous avons ainsi étudié :

- Les proportions relatives d'éléments d'occupation du sol potentiellement utilisées par l'étourneau en période de reproduction (CLERGEAU, 1986). Dans le cadre de cette première approche, nous avons limité notre

analyse à 4 types de variables : (i) le bâti qui est une source potentielle de cavités ; les zones traditionnelles d'alimentation de l'étourneau avec respectivement (ii) les pelouses ou prairies rases et (iii) les terres nues ou les labours ; (iv) la « matrice » qui correspond aux éléments peu ou pas exploités par l'espèce.

- Un indice de fragmentation des surfaces de pelouse et de bâti. La fragmentation d'un élément au sein du paysage peut être approchée par le rapport périmètre/surface (MENNECHEZ, 1994).

- L'hétérogénéité globale. En milieu urbain, l'hétérogénéité spatiale est encore peu exprimée par les géographes (GOUERY, com. pers. ; HULBERT, com. pers.). L'indice le plus utilisé est la formule de Diversité de Shannon qui intègre le nombre et l'occurrence des éléments, mais ne tient pas compte de l'agencement spatial de ceux-ci. BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1982) proposent d'utiliser non plus les éléments pris individuellement mais des couples d'éléments rencontrés le long d'un transect. La formule retenue est donc :

$$H = - S\, p_{(i,j)} \log_2 p_{(i,j)}$$

avec

$p_{(i,j)}$: probabilité de rencontrer l'élément i puis l'élément j sur un transect

$p_{(i,j)} = n_{(i,j)} / (N-1)$

N = nombre de points le long de la séquence

$n_{(i,j)}$ = nombre de couples (i,j) rencontrés le long d'un transect

$H_{max} = \log_a U^2$

U = nombre d'éléments du paysage

L'hétérogénéité spatiale est calculée à l'aide du logiciel NESTOR version 2.1 créé par AL JALLAL, BAUDRY et DENIS (INRA-SAD). Dans cette analyse multi-échelles, l'extension des aires d'étude varie de l'ordre de l'hectare pour l'échelle la plus fine à celui de plusieurs milliers d'hectares pour l'échelle la plus grossière. Nous avons travaillé avec une résolution identique pour les trois échelles. La résolution (grain), choisie techniquement d'après les possibilités de la photo-interprétation, est de trois mètres.

Les variables du milieu sont obtenues à partir d'une cartographie de l'occupation du sol réalisée par photo-interprétation d'émulsion couleur IGN au 1:2000 (échelle cadastrale). Les échelles au 1:25000 et au 1:10000, généralement utilisées par les urbanistes (LENCO, 1993) s'avéraient être trop peu précises pour permettre notre étude aux échelles du macrohabitat et du microhabitat. Un grand nombre de contrôles de terrain a été réalisé. Afin de limiter les déformations de parallaxe des photographies aériennes, les éléments identifiés sont reportés sur des plans cadastraux. Chaque quartier étudié a été digitalisé puis traité par un Système d'Information Géographique (IDRISI, version 4.1). Le choix de l'outil SIG a été justifié par notre volonté de travailler à plusieurs échelles. Il permet le passage d'une cartographie traditionnelle de type vecteur à une cartographie de type raster, l'aire d'étude peut alors être modifiée à volonté. Chaque macrohabitat est échantillonné par deux cadres « raster » de 300x300 mètres, soit 18 hectares. Les microhabitats correspondent quant à eux à un cadre unique de 4 hectares (soit 200x200 mètres).

Les données ornithologiques

Les effectifs d'oiseaux ont été estimés par la méthode des itinéraires-échantillons (BLON-DEL, 1969). Cette méthode s'avère être appropriée au cadre urbain (visibilité limitée, fond sonore élevé, espaces privatifs limitant l'accès aux voies de circulation). Nous obtenons un indice de densité. L'échantillonnage devant permettre une étude comparative, les itinéraires-échantillons ont été rigoureusement effectués dans les mêmes conditions. Les itinéraires-échantillons ont une longueur constante de 400 mètres à l'échelle du district et du macrohabitat, et de 200 mètres à celle du microhabitat. Seuls les oiseaux présents dans un périmètre de 20 mètres de part et d'autre de l'itinéraire-échantillon sont comptabilisés.

Trois périodes ont été retenues au cours de la saison de reproduction afin de traduire au mieux l'utilisation de l'espace chez un oiseau qui présente une bonne synchronisation des pontes (CLERGEAU, 1985) :

- Durant la phase de formation des couples et de construction du nid (mars-avril), chaque itinéraire-échantillon est parcouru aller et retour en 20 minutes. L'ensemble des étourneaux vus et entendus a été comptabilisé et ce, quelle que soit leur activité (en vol, en alimentation, perchés ou chanteurs). On détermine ainsi un « indice de fréquentation ». Le nombre potentiel de couples reproducteurs associés à une cavité, « indice de nidification », a été déterminé par les observations de chanteurs vus ou entendus, de visites de cavités et de comportements de construction. Les itinéraires-échantillons ont été réalisés dans la phase d'activité optimale des oiseaux, c'est-à-dire dans les quatre premières heures de la matinée (HAUS-BERGER, 1986). Ils ont tous été effec-

tués trois fois au cours de cette période d'installation des oiseaux.

- Durant les phases de nourrissage de la première (mai) puis de la deuxième couvée (juin), les itinéraires-échantillons sont parcourus une fois à chacune des deux périodes de nourrissage des jeunes. L'objectif est de localiser les nids pour lesquels il y a eu production de jeunes. Cette localisation est permise par l'observation d'individus en nourrissage (porteurs de proies) et par l'écoute des vocalisations émises par les jeunes au nid. La somme de ces nids correspond à l' « indice de reproduction ».

A l'échelle du district 27 itinéraire-échantillons sont réalisés. Ils sont répartis sur l'ensemble des trois zones définies, la Ville, le Périrurbain et la Campagne.

La densité des étourneaux au sein de chaque microhabitat et de chaque macrohabitat est estimée respectivement par un et trois relevés ornithologiques.

RESULTATS

L'indice de fréquentation n'est corrélé à l'indice de reproduction qu'à l'échelle du macrohabitat et à l'indice de nidification qu'à l'échelle du microhabitat. Du fait de cette relative indépendance, nous examinerons systématiquement les trois indices.

Echelle du district

Les étourneaux sont présents sur l'ensemble du district (tableau 2). Les indices de reproduction et de nidification ne répondent pas au gradient d'urbanisation (test de Kruskall et Wallis). D'ailleurs, l'indice de nidification moyen est sensiblement le même sur les trois zones définies. La Ville serait donc capable d'accueillir autant d'individus nicheurs que le milieu rural.

Cependant, la Ville se distingue de la zone Périurbaine et de la Campagne par une variance des indices de fréquentation et de nidification significativement plus faible (test F ; $p<0,05$).

Echelle du macrohabitat

La distribution sur le gradient d'urbanisation (défini par quatre unités paysagères) des indices de fréquentation et de nidification a été comparée à la distribution attendue (test de Chi^2). Les quartiers de type industriel (Beaulieu) et de type rural (Frinière) sont plus fréquentés que les quartiers propres à la ville (Centre ville, Sévigné) ($Chi^2=9,96$; $p<0,05$). Nous avons voulu déterminer si cette fréquentation sélective des quartiers le long du gradient était le reflet (i) de la position des quartiers le long du gradient d'urbanisation ou (ii) de la structure interne des quartiers eux-mêmes. Pour cela, nous avons analysé la distribution des indices ornithologiques dans trois quartiers périurbains (proportion relative de bâti égale à 16%), dont l'organisation spatiale des éléments est différente. Il apparaît très nettement que Cesson, caractérisé par une hétérogénéité et une fragmentation des éléments plus élevées que celles des quartiers de grands ensembles, est beaucoup moins visité par les oiseaux (indice de fréquentation : $Chi^2=94,43$; $p<0,001$ et indice de nidification : $Chi^2=20,67$; $p<0,001$). La situation périphérique des quartiers n'explique donc pas à elle seule la présence d'étourneaux en forte ou en faible densité, il faut prendre en compte la structure même des quartiers.

Nous avons testé la relation entre chacune des variables environnementales (% de pelouse et de bâti, indices de fragmentation et hétérogénéité ; tableau 1) et chacun des indices de densité obtenus sur l'ensemble des quartiers (tableau 3).

L'indice de nidification est corrélé négativement à l'indice de fragmentation de l'élément pelouse ($rs= -0,843$; $p<0,05$). Aucune autre relation n'a été mise en évidence.

Tableau 2
Indices moyens de fréquentation (totalité des individus rencontrés) et de nidification (nombre de couples potentiels associés à une cavité) obtenus pour les trois zones définies à l'échelle du district (n = nombre d'itinéraires-échantillons ornithologiques)

	n	indice de fréquentation	indice de nidification
Ville	9	26,8 ± 9,9	8,4 ± 2,9
Périurbain	8	34,0 ± 30,2	8,0 ± 9,5
Campagne	6	46,8 ± 34,8	10,7 ± 11,6

Tableau 3
Indices moyens de fréquentation (IF), de nidification (IN), et de reproduction (IR) obtenus pour chacun des six quartiers (trois itinéraires - échantillons) (* = quartiers périurbains)

	IF	IN	IR
Centre	27,7	6,7	2
Sévigné	27,0	8,7	2
ZUP sud *	57,3	8,7	6
Beaulieu *	34,0	11,0	4
Cesson *	11,0	1,3	0
Frinière	40,0	9,3	5

Echelle du microhabitat

Aucune corrélation n'est obtenue entre les indices de densité d'oiseaux et les variables environnementales. Les densités d'étourneaux, telles que nous les avons mesurées, ne répondent pas à cette échelle d'étude, pour les descripteurs du milieu considérés. Le passage à une analyse multivariée n'apporte pas de résultats plus probants : il n'y a pas de corrélation entre les coordonnées factorielles obtenues par réduction de variables (Analyse des Composantes Principales sur 28 sites x 5 variables) et les indices ornithologiques.

DISCUSSION

La méthode de comptage des oiseaux retenue s'avère être satisfaisante dans le cadre d'une étude comparative. De plus, elle a l'avantage de tenir compte du caractère non territorial de l'étourneau. Les trois indices ornithologiques sont complémentaires, ils réagissent différemment. L'indice de reproduction n'a pu être exploité de façon satisfaisante dans le cadre de cette étude. Il apparaît cependant essentiel de le conserver. En effet, l'indice de nidification ne donne qu'une image partielle de la reproduction effective : parmi l'ensemble des cavités repérées suite à l'observation de comportements de chant et de construction, seules certaines donneront lieu à une production de jeunes.

D'un point de vue géographique, les descripteurs environnementaux paraissent tous pertinents, ils permettent une typologie assez précise des différents macrohabitats (quartiers) et microhabitats. Le fait que l'hétérogénéité globale n'apparaisse pas déterminante dans nos différentes analyses pourrait révéler soit une réelle non perception de l'oiseau, soit nos propres choix techniques. En effet, l'hétérogénéité spatiale est dépendante de l'échelle considérée (BUREL, 1991) et notamment dans notre étude du grain utilisé, c'est-à-dire du niveau de résolution spatiale. Nous avons choisi par commodité technique un pixel de 3x3 mètres, mais l'oiseau peut répondre à un grain différent. Il nous faudra donc effectuer ultérieurement une agrégation progressive des pixels selon la méthode des grilles (MORVAN *et al.*, 1995) pour répondre à cette préoccupation.

La pelouse est un élément qui oriente la réponse des étourneaux (site principal d'alimentation en ville). Caractérisées ici par leur proportion relative et leur fragmentation, les pelouses pourraient être aussi décrites par d'autres variables. Par exemple, le calcul de la fragmentation n'a pas tenu compte des clôtures séparant les jardins particuliers dans les quartiers d'habitats individuels (Cesson, Sévigné) ni des plantations d'arbres. Cet aspect dégagé et la présence de perchoirs (CLERGEAU, 1981) semblent devoir être pris en compte chez cette espèce dans nos études ultérieures.

Les indices de fréquentation et de nidification répondent à l'échelle du macrohabitat. Les oiseaux percevraient donc l'hétérogénéité entre les quartiers. L'échelle du microhabitat s'avère quant à elle peu pertinente, les étourneaux lors du choix d'une cavité ne semblent pas prendre en compte la proximité immédiate de zones alimentaires. Ces résultats préliminaires nous permettent de dégager une échelle à laquelle il apparaît intéressant de développer notre étude des relations oiseaux - variables environnementales : le macrohabitat.

Les quartiers périphériques de type « grands ensembles » (Zones d'Urbanisme Prioritaire, Zones Industrielles) semblent être particulièrement exploités par l'étourneau lors de la reproduction. En effet, le nombre d'oiseaux nicheurs (indice de nidification) décroît avec une fragmentation accrue de la pelouse, laquelle est justement faible dans ces zones. On montre également que les oiseaux fré-

quentent préférentiellement (indice de fréquentation) les quartiers périurbains ainsi que les zones agricoles. De plus, tous les quartiers du périurbain ne sont pas exploités de la même façon : c'est la composition et la structure même de ceux-ci qui semblent impliquées dans la sélection de l'habitat. Les oiseaux exploiteraient de façon privilégiée des zones caractérisées par un taux de pelouse important, des pelouses peu fragmentées, et une hétérogénéité globale relativement faible. Le périurbain via cette composition typique des quartiers industriels pourrait donc être impliqué dans le phénomène de colonisation des villes par l'étourneau. Attractif, il pourrait jouer un rôle de relais entre la campagne et la ville.

Pourtant, curieusement en centre ville où les pelouses sont quasi-inexistantes, la densité de nidification est relativement élevée. La reproduction de l'étourneau n'y est plus marginale (LUNIAK *in* FEARE, 1984). La densité obtenue en centre ville n'étant pas significativement différente de celles obtenues en campagne et en périurbain, nous sommes amenés à nous demander si la ville peut toujours être considérée comme un milieu sub-optimal (au sens donné par PULLIAM, 1988).

L'ambiguïté de nos résultats entre une importance de l'élément pelouse (de façon plus générale, de la structure des quartiers) et une installation des oiseaux dans des quartiers dépourvus de pelouse comme le Centre, pourrait être levée par une meilleure connaissance de l'utilisation de l'espace par les individus en nourrissage. L'approche paysagère doit donc être nécessairement complétée par des études comportementales. Ces dernières détermineront si des oiseaux qui se reproduisent en ville, vont s'adapter en changeant d'alimentation (DIAMOND, 1986 ; BIRKHEAD, 1991) ou bien en effectuant des distances de recherche alimentaires plus importantes.

Remerciements : cette étude intégrée dans un programme de recherche sur les échanges ville-campagne a été cofinancée par les Ministères de l'Environnement et de l'Equipement et des Transports (convention n°93072 et 94090). Il nous est agréable de remercier Daniel DENIS, Florence DUBS et Pascal GOUERY pour leurs conseils techniques.

BIBLIOGRAPHIE

ADDICOTT J.F., AHO J.M., ANTOLIN M.F., PADILLA D.K., RICHARDSON J.S. et SOLUK D.A. (1987) - Ecological neighbourhoods: scaling environmental patterns. *Oikos*, 49 : 340-346

BAUDRY J. et BAUDRY-BUREL F. (1982) - La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Oecologica*, 3 : 177-190

BIRKHEAD T.R. (1991) - The magpies. T & Ad Poyser ed., London, 270 p.

BLONDEL J. (1969) - Synécologie des passereaux résidents et migrateurs dans le midi méditerranéen français. C.R.D.P., Marseille, 239 p.

BUREL F. (1991) - Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques. Thèse d'Etat, Université de Rennes 1, 235 p.

CLERGEAU P. (1981) - Comportements liés à l'alimentation de l'étourneau *Sturnus vulgaris* en Bretagne : rôle joué par certaines variables environnementales et sociales. Thèse de doctorat de 3ème cycle, Univ. Rennes 1, 235 p.

CLERGEAU P. (1985) - Production en jeunes et croissance chez l'étourneau *Sturnus vulgaris* ; caractéristiques bretonnes et signification écologique. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 2 : 135-159

CLERGEAU P. (1986) - L'étourneau sansonnet. Ed. Payot Lausanne, 64 p.

CLERGEAU P. (1993) - Fonctions des dortoirs d'oiseaux : hypothèses historiques et apport du modèle étourneau. *L'oiseau et R.F.O.*, 63 : 87-105

DIAMOND J.M. (1986) - Rapid evolution of urban birds. *Nature*, 324 : 107-108

FEARE C.J. (1984) - *The starling.* Oxford Univ. Press, Oxford, 315 p. Goss-Custard, 1977

FORMAN R.T. et GODRON M. (1986) - Landscape Ecology. J. Wiley and Sons, 619 p.

GOSS-CUSTARD J.D. (1977) - Optimal foraging and the size selection of worms by the Redshawk (*Tringa totanus*) in the field. *Animal Behaviour*, 25 : 10-29

HAUSBERGER M. (1986) - Spécificité et variabilité dans les chants de l'étourneau *Sturnus vulgaris* ; effets de variables sociales et en-

vironnementales sur la différenciation des répertoires et répartition des dialectes. Thèses d'Etat, Université de Rennes 1, 324 p.

HUTTO R.L. (1985) - Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. *in Habitat selection in birds*, Cody M.L. ed., Academic Press, London, 455-476

KARR J.R. et FREEMARK K.E. (1983) - Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the « stable » tropics. *Ecology*, 64 : 1481-1494

KOLASA J. (1989) - Ecological systems in hierarchical perspective : breaks in community structure and other consequences. *Ecology*, 70 : 36-47

KOTLIAR N.B. et WIENS J.A. (1990) - Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59 : 253-260

LENCO M. (1993) - Ecosystèmes urbains dans les grandes agglomérations. *REED (Strétie info)*, janvier-juillet 1993, 7-9

LUNIAK M. (1980) - Birds of allotment gardens in Warsaw. *Acta Ornithologica*, 17 : 297-320

MACARTHUR, PIANKA (1966) - On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100 : 603-609

MACDONNEL M.J. et PICKETT S.T. (1990) - Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71 : 1232-1237

MAC KENZIE D.I. et SEALY S.G. (1981) - Nest site selection in eastern and western kingbirds : a multivariate approach. *Condor*, 83 : 310-321

MENNECHEZ G. (1994) - Analyse hiérarchique de la sélection de l'habitat par l'étourneau sur un gradient rural-urbain. Mémoire de DEA, Université de Rennes 1, 26 p.

MORRIS D.W. (1987) - Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68 : 362-369

MORVAN N., BUREL F., BAUDRY J., TREHEN P., BELLIDO A., DELETTRE Y., et CLUZAN D. (1995) - Landscape and fire in Brittany heathlands. *Landscape and Urban Planning*, 31 : 81-88

ORIANS G.H. et WITTENBERGER J.F. (1991) - Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, 137 : 29-49

PULLIAM H.R. (1988) - Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132 : 652-661

ROSENZWEIG M.L. (1985) - Some theoritical aspects of habitat selection. In *Habitat selection in birds*, Cody M.L. ed., Academic Press, London, 517-540

ROTTENBERRY J.T. et WIENS J.A. (1980) - Habitat structure, patchiness, and avian communities in north american steppe vegetation: a mutivariate analysis. *Ecology*, 6 : 1228-1250

ROUE A. (1987) - La ville de Rennes et son environnement. Evolution et problématique : approche par photo-interprétation. Mémoire de Maîtrise de Géographie de l'Université de Rennes 2, 134 p.

SALLABANKS R. (1993) - Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology*, 74 : 1326-1336

STEELE B.B. et WHELAN C.J. (1994) - Proximate and ultimate cues in habitat selection: the importance of spatial scale. *Journal für Ornithologie*, 135 : 486-487

STEPHENS D.W. et KREBS J.R. (1986) - *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

TINBERGEN J.M. (1981) - Foraging decisions in Starling *Sturnus vulgaris*. *Ardea*, 69 : 155-170

URBAN D.L. et SMITH T.M. (1989) - Microhabitat pattern and the structure of forest bird communities. *American Naturalist*, 133 : 811-829

WIENS J.A. (1976) - Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 81-120

WIENS J.A. (1989) - *The ecology of bird communities*. Cambridge Univ. Press, Cambridge 315 p.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 47-53

Distribution spatiale des passereaux nicheurs dans un paysage bocager. Recherche de variables explicatives.

Spatial distribution of breeding birds in hedgerow network landscape. Research for explanatory variables.

Florence DUBS* et Françoise BUREL*

RESUME

La distribution spatiale des passereaux nicheurs dans un paysage bocager a été analysée sur un site bocager de 225 ha (36 stations d'échantillonnage) afin de déterminer les variables environnementales les plus explicatives de sa variance. Quatre variables ont été testées : deux concernent l'habitat, deux concernent l'organisation spatiale des éléments du paysage. Nos résultats montrent l'intérêt de considérer le paysage en continu dans l'analyse de la répartition des passereaux nicheurs.

MOTS-CLES : passereaux nicheurs, écologie du paysage, hétérogénéité

ABSTRACT

The spatial distribution of breeding birds was studied in a 225 ha site in a hedgerow network landscape. The site was studied with 36 sampling plots in order to find out environmental variables which explain the variability of spatial distribution. Four variables were tested : two habitat variables and two landscape variables. Results point out the need to take into account all landscape elements in breeding birds distribution study.

KEY-WORDS : breeding birds, landscape ecology, heterogeneity

INTRODUCTION

La distribution spatiale des peuplements d'oiseaux nicheurs dans les paysages ruraux dépend de facteurs environnementaux agissant à plusieurs niveaux d'organisation. Au niveau de l'habitat, les techniques de gestion des haies, mises en oeuvre par les agriculteurs, déterminent la quantité (volume) et la qualité de végétation disponible. Par exemple, le maintien d'une végétation herbacée pérenne, au pied de la haie, favorise l'installation des territoires de reproduction de *Emberiza citrinella* et de *Sylvia communis* (STOATE *et al.*, 1994). Au niveau du paysage, les systèmes d'exploitation influent sur la structure spatiale de la mosaïque des parcelles cultivées ou incultes.

Au sein de milieux dits « naturels » (forêt, garrigue), il a été montré, au niveau local, des relations positives entre le nombre d'espèces d'oiseaux et le nombre de strates de végétation, ainsi qu'entre la densité d'oiseaux et le taux de recouvrement de végétation par strate (BLONDEL *et al.*, 1973). Le lien entre taux de recouvrement, hauteur de végétation et structure du peuplement avifaunistique est attesté par de nombreux travaux dont ceux de MACARTHUR et MACARTHUR (1961), WILLSON (1974) et ERDELEN (1984). Au niveau du paysage, la richesse avifaunistique dans les îlots forestiers, en milieu agricole, augmente avec la superficie de l'îlot, jusqu'au seuil de 30 ha (FREEMARK *et al.*, 1986 ; LANGEVIN *et al.*,1994). L'isolement des îlots et leurs interconnections sont aussi des bon ré

* Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés. U.M.R. CNRS 6553 Avenue du Général Leclerc, bat. 25. 5042 RENNES Cedex FRANCE

gulateurs de la distribution des oiseaux dans ces boisements (VAN DORP *et al.*, 1987).

Dans un paysage bocager, le principal habitat pour les passereaux nicheurs est disposé le long d'un réseau plus ou moins dense et continu. (CONSTANT *et al.*, 1976 ; O'CONNOR et SHRUBB, 1986 ; LACK, 1992). Pour NOTTEGHEM (1987) le volume de végétation ligneuse (basé sur un volume unitaire selon le type de haie, buissonnante basse, haute, arbustive) contenu dans le réseau bocager est déterminant dans la distribution des passereaux dans un bocage de Saône-et-Loire. Ce volume de végétation intègre les variables de structure du bord de champ telles que la hauteur, la largeur et la longueur de la haie. Celles ci sont couramment utilisées lors des travaux menés sur la répartition des oiseaux dans les haies (ARNOLD 1984 ; GREEN *et al.*, 1994 ; PARISH *et al.*, 1994). Les espèces végétales dominantes de la haie, la diversité en ligneux peuvent jouer un rôle dans l'incidence de certaines espèces de passereaux (GREEN *et al.*, 1994). Les intersections de haies sont plus fréquentées par les oiseaux que les sections droites. LACK (1988) a recensé 1,7 fois plus d'espèces à proximité d'une intersection que dans une section rectiligne. NOTTEGHEM (1987) met en évidence un gradient d'abondance avifaunistique décroissant depuis les connexions les plus complexes jusqu'à l'absence de connexion, pondéré par l'encombrement végétatif de la haie.

Les travaux, au niveau du paysage dans les zones agricoles, sont rares, ou mal connus. Parmi les descripteurs du paysage, les utilisations du sol adjacentes à la haie (prairies, cultures, routes) sont prises en compte par GREEN *et al.* (1994). Ils montrent que, pour quelques espèces de passereaux, la nature de l'utilisation du sol, adjacente à la haie, a un effet positif sur leur incidence. Par exemple, *Carduelis carduelis*, *Parus caeruleus* préfèrent les haies en bordures de prairies, tandis que *Carduelis chloris*, *Emberiza citrinella* fréquentent plus les haies disposées autours des champs de cultures. De plus, la présence, en bordure de haie, d'une bande de culture (headland), où l'apport en pesticide est réduit, favorise l'incidence des passereaux (GREEN *et al.*, 1994). En ce qui concerne l'agencement spatial des éléments du paysage, BALENT et COURTIADE (1992) utilisent le pourcentage des différentes occupations du sol ainsi que l'hétérogénéité du maillage bocager dans leur étude des relations entre paysage et communauté d'oiseaux. Dans ce cas, ils décrivent les paysages le long d'un gradient d'ouverture du milieu sur lequel se structure le gradient de peuplement d'oiseaux.

Notre recherche a pour objectif de hiérarchiser les facteurs de contrôle de l'organisation spatiale des peuplements d'oiseaux nicheurs dans le bocage. Pour cette étude, nous avons identifié, en fonction des données de la littérature présentées ci dessus, quatre descripteurs, deux au niveau de l'habitat, deux au niveau du paysage.

Variables d'habitat :
- le linéaire de haie, qui nous donne une mesure de la disponibilité en habitat.
- un indice de connexion, qui nous permet d'avoir une idée de l'importance des connexions présentes.

Variables de structure de paysage :
- l'hétérogénéité de l'utilisation du sol.
- l'hétérogénéité du maillage bocager.

Cette thématique de recherche s'inscrit dans un programme de recherche plus général traitant de l'organisation paysagère, agricole, écologique et sociale des bocages armoricains (BAUDRY *et al.*, 1993). Les résultats ci dessous sont partiels, mais nous permettent de présenter une démarche de recherche originale.

ZONE D'ETUDE

Le site bocager de 225 ha étudié est situé sur deux communes du Nord de l'Ille et Vilaine. Une description de la structure du paysage, à partir d'une grille de description de 250 m sur 250 m, nous montre que ce site présente une forte hétérogénéité. Celle-ci va de zones ouvertes où les haies sont quasi absentes (5.6 m/ha), et l'occupation du sol homogène (cultures principalement), à des zones au maillage bocager très présent avec un réseau bocager dense (413.6 m de linéaire de haie par ha) et une occupation du sol hétérogène (habitation, verger, bosquet, et dominance de prairie).

METHODES

Echantillonnage de l'avifaune

En 1993, trois sites, présentant différentes structures de bocage, ont été échantillonnés. Les relevés de peuplement sont effectués en période de reproduction, du 12 Mai au 5 Juin 1993. En tout, 110 relevés ont été réalisés. Pour des raisons d'avancement des travaux de cartographie sur les sites, nous n'avons actuellement à disposition les données paysagères que pour un site, qui sera traité ici. Cela concerne 36 relevés qui, espacés de 250 m, couvrent une surface continue de 225 ha (figure 1). Ces 36 relevés sont équitablement répartis sur la période d'échantillonnage.

Les relevés de peuplement sont effectués selon la méthode de l'Echantillonnage Ponctuel Simple (E.P.S.) (SPITZ 1974, 1982)

entre 5h30 et 10 heures du matin, sur une durée de 20 minutes. Les contacts auditifs (chants. cris) et visuels sont notés.

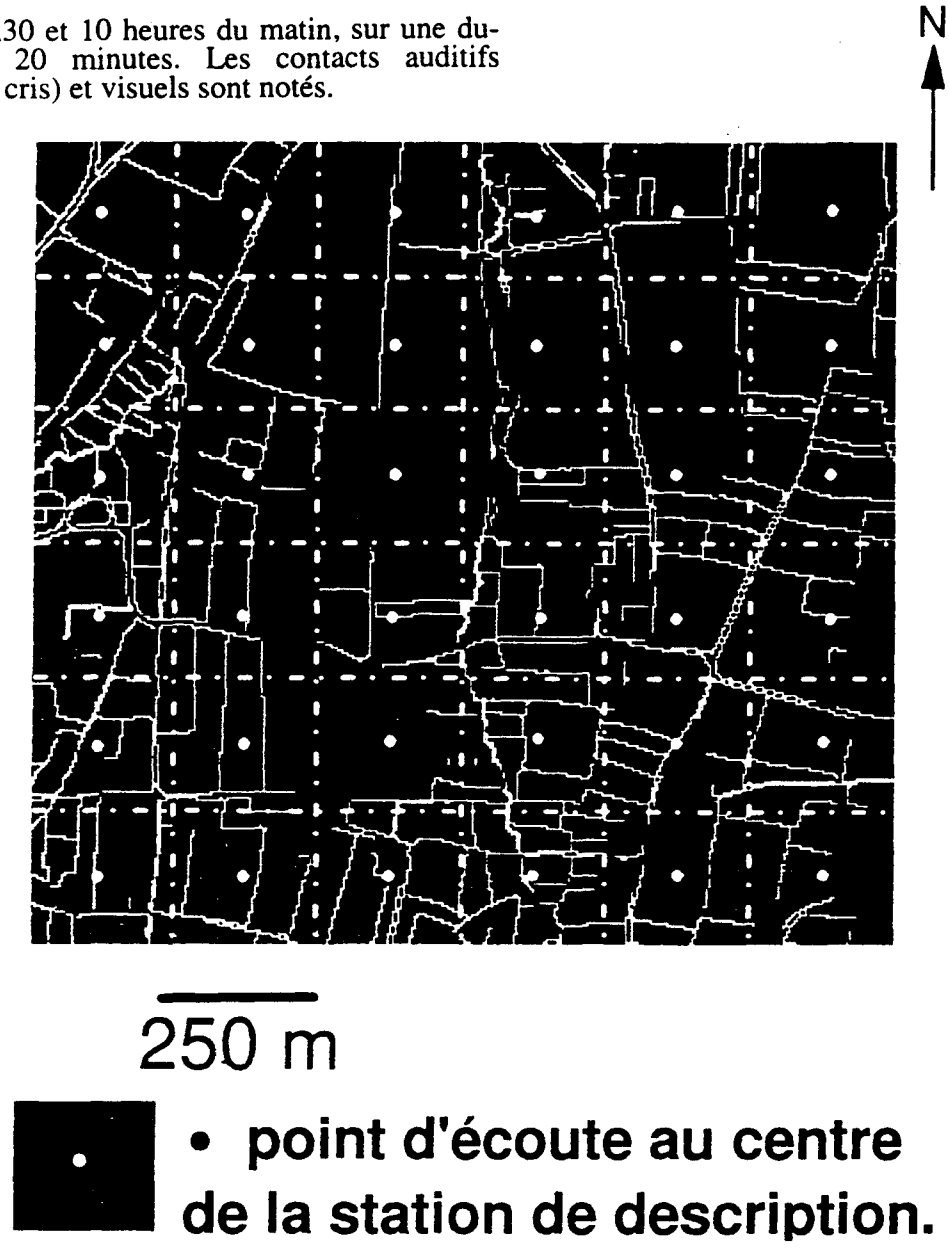


Figure 1.- Réseau bocager

Nous avons choisi de faire nos relevés au plus fort de la saison de reproduction (seconde couvée pour les résidents, première pour les migrateurs) car nous ne cherchons pas à établir l'exhaustivité de l'avifaune présente, mais nous voulons comparer, à un instant donné, les peuplements des différents sites bocagers.

Cartographie

Le site est cartographié à partir des plans cadastraux au 1/5000. L'utilisation du sol et le réseau bocager y sont reportés. Cette carte est ensuite numérisée avec le logiciel Arc-Info. Deux couvertures sont extraites : une concernant l'utilisation du sol, l'autre le réseau bocager. Afin de traiter l'information, à l'aide du Système d'Information Géographique Idrisi (EASTMAN, 1992), ces cartes sont transférées(ou rastérisées) sur un patron de cellules de même taille (ou pixel) constituant une grille. Chaque pixel contient un code déterminant soit l'utilisation du sol, soit la présence, ou non, d'une haie. La taille du pixel élémentaire est de 5 m sur 5 m. C'est à partir de ces deux cartes raster que sont calculées les différentes variables environnementales. L'utilitaire Nestor (version 2.1) de l'équipe de recherche Système Agraire et Développement Armorique (AL JALLAL, 1991) nous permet d'intégrer la disposition spatiale des éléments du paysage lors des calculs d'hétérogénéité.

Variables environnementales

Chaque station, de 250 m sur 250 m, centrée sur le point d'écoute, est caractérisée par les quatre variables environnementales :

- Le linéaire de haie ;

- L'indice de connexion (I C) considère les différents types de connexion entre les haies ainsi que les non connexion. Afin de rendre compte de l'importance des connexions nous avons pris en compte la somme du nombre de liaisons entre chaque haie et les autres haies de la connexion (BUREL, 1991). Cela nous permet d'intégrer la connectivité spatiale du paysage (BAUDRY *et al.*, 1988).

I C = C O + 2 C L + 6 C T + 12 C X
C O : haie non connectée
C L : intersection de 2 haies, soit 2 connexions.
C T : intersection de 3 haies, soit 6 connexions.
C X : intersection de 4 haies, soit 12 connexions.

- L'hétérogénéité (H) d'occupation du sol a été calculée sur cinq types d'utilisation identifiés en 1992-93, cultures, prairies, bosquets, habitations et vergers. Elle se mesure en utilisant l'indice de Shannon, $H = - \sum p(i,j) \ln p(i,j)$, ou $p(i,j)$ = probabilité de rencontrer l'unité i puis l'unité j sur un transect (BAUDRY et BAUDRY-BUREL, 1982). Cet indice présente la particularité d'intégrer les proportions relatives des éléments ainsi que leur agencement spatial.

- L'hétérogénéité du maillage bocager est aussi un calcul d'hétérogénéité globale avec, pour éléments i et j, le réseau bocager et la matrice agricole.

Analyse des données

Pour mesurer l'influence des variables environnementales (variables explicatives) sur la structure du peuplement de passereaux nicheurs nous avons effectué une analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFC VI) sur le tableau espèces-relevés (22 colonnes et 36 lignes) qui est un tableau de contingence. Ce tableau de contingence prend en compte le nombre de chanteurs par espèce. Le tableau des variables explicatives doit avoir un nombre de colonnes inférieur ou égal au 1/10 du nombre de lignes du tableau des variables à expliquer (LEBRETON *et al.*, 1988). Dans notre cas, ce tableau devra comporter 3 colonnes. Ce nombre n'est pas suffisant pour prendre en compte plusieurs variables explicatives sous forme disjonctée. C'est pourquoi chaque variable environnementale sera considérée séparément, et divisée en trois classes d'effectifs égaux. Une AFC VI est donc effectuée pour chaque variable environnementale. L'analyse multivariée est réalisée avec le logiciel Biomeco (LEBRETON *et al.*, 1987)

RESULTATS

Lors des recensements 24 espèces de passereaux ont été contactées auditivement ou auditivement et visuellement. Les espèces contactées une seule fois ne sont pas prises en compte. En tout, 22 espèces ont été retenues. Le tableau 1 donne le pourcentage d'occurrence, soit le nombre de relevés où l'espèce a été contactée. Les espèces présentes plus de 3 relevés sur 4 : *Emberiza citrinella*, *Fringilla coelebs*, *Parus major*, *Phylloscopus collybita* et *Troglodytes troglodytes* n'ont pas les mêmes préférendums écologiques. Elles sont caractéristiques d'un milieu à végétation basse et clairsemée pour *Emberiza citrinella*, à un milieu buissonnant ou broussailleux pour le *Troglodytes troglodytes*, et d'un milieu plus ou moins arboré pour les trois autres espèces ; ceci traduit, au sein de chaque relevé, une imbrication de structures de paysages et de haies.

La matrice des variables d'intérêt, ou variables à expliquer, comporte 36 relevés et concerne 22 espèces de passereaux.

Les résultats sont présentés dans le tableau 2. L'hétérogénéité globale de l'utilisation du sol est la variable environnementale qui explique la plus grande part de la variance du tableau espèces-relevés (16.5%). Cette variable est la moins corrélée avec les trois autres (tableau 3). Les variables d'habitat, à savoir l'indice de connexion, et le linéaire de haie en expliquent respectivement 14 % et 10.7 %. L'hétérogénéité du maillage explique 11.7 % de la variance du tableau espèces-relevés. Ces 3 variables sont fortement corrélées : 0.842 entre l'hétérogénéité du maillage et l'indice de connexion, 0.893 entre le linéaire de haie et l'indice de connexion et 0.981 entre l'hétérogénéité du maillage et le linéaire de haie.

DISCUSSION

Le paysage bocager est fortement structuré par la végétation arbustive et ligneuse disposée en réseau. Cependant les trois variables s'y rapportant (indice de connexion, linéaire de haie et hétérogénéité du maillage) ne sont pas les plus informatives pour expliquer la distribution des passereaux nicheurs. Le fait qu'elles soient fortement corrélées entre elles est cohérent. En effet, plus le maillage bocager est dense plus il y a de connexions, et l'hétérogénéité tend à augmenter avec la densification de ce réseau bocager. Dans notre cas, l'hétérogénéité globale de l'utilisation du sol est plus pertinente comme variable explicative. De plus elle intègre indirectement une information sur la qualité de l'habitat « haie ». En effet, dans ce site, les haies denses se situent principalement autour des prairies permanentes, lesquelles sont assez souvent situées à proximité ou sur

des zones de forte contrainte pour l'exploitant agricole (parcelles hydromorphes, difficulté d'accès liée à la disposition du terrain), ce qui ne facilite aucunement un entretien régulier de ces haies. Elles ont donc tendance à être denses et fournies, tandis qu'autour des grandes parcelles de cultures, les haies sont, progressivement, en voie de disparition (arasement partiel pour rejoindre les parcelles) et soumises à un entretien plus régulier (émondage, taille en cépée, fauche et herbicide), ce qui supprime souvent la strate buissonnante et donne un aspect plus fragmenté au réseau bocager.

Tableau 1
Liste des espèces

Nom latin	% d'occurence
Alauda arvensis	44.44
Anthus trivialis	11.11
Carduelis carduelis	8.33
Carduelis chloris	36.11
Certhia brachidactyla	8.33
Emberiza citrinela	86.11
Erithacus rubecula	52.78
Fringilla coelebs	88.89
Hippolais polyglotte	11.11
Parus caeruleus	8.33
Parus major	77.78
Passer domesticus	33.33
Phylloscopus collybita	86.11
Prunella modularis	5.56
Saxicola torquata	19.44
Sturnus vulgaris	33.33
Sylvia atricapilla	25
Sylvia communis	11.11
Troglodytes troglodytes	77.78
Turdus merula	66.67
Turdus philomelos	8.33
Turdus viscivorus	8.33

Tableau 2
Part d'inertie expliquée par chaque variable environnementale

H_uti : hétérogénéité de l'utilisation du sol
L_haie : linéaire de haie
H_mail : hétérogénéité du maillage
I.C :indice de connexion

	H_uti	H_mail	L_haie	I.C
% inertie expliqué	16.5	13.5	12.7	14.8

Tableau 3
Corrélation entre les variables environnementales

	H_uti	H_mail	L_haie	I.C
H_uti	1	0.495	0.512	0.399
H_mail		1	0.981	0.842
L_haie			1	0.893
I.C				1

Etudier la répartition des passereaux nécessite une approche plus globale du paysage que la seule prise en compte des haies, en tant que site de nidification, toutes les espèces ne nichant pas nécessairement dans les haies. Le paysage n'est pas constitué uniquement d'éléments incultes, tel que les bords de champs, mais d'une mosaïque d'éléments incultes et cultivés. L'hétérogénéité globale de l'utilisation du sol intègre la taille et la nature des éléments constitutifs d'un paysage, donc l'ensemble des sites potentiels de nidification. C'est autour, et dans ces éléments, que se structure le réseau bocager. Ce réseau n'est pas indépendant dans sa structure, sa densité et son hétérogénéité de la nature de l'agriculture (THENAIL *et al.*, 1994 ; THENAIL *et al.*, ce volume). La prise en compte de tous ces aspects sur un espace en continu semble donc plus pertinent que la seule considération de l'habitat disponible pour étudier la répartition et la diversité des passereaux présents dans un paysage.

PERSPECTIVES

Ces résultats préliminaires, portant sur un faible échantillonnage, restent cependant à confirmer. Nous disposons pour cela de 110 stations, où le peuplement avifaunistique a été recensé, dans trois paysages bocagers. Le choix de ces sites a été guidé par la volonté de prendre en compte différents degrés d'ouverture du paysage afin de pouvoir tester l'effet de la structure du paysage sur des processus écologiques. Il reste aussi à préciser la part de variation expliquée conjointement par toutes ces variables, ainsi que la part expliquée par les variables d'habitat en sachant la part expliquée par les variables de structure.

Notre hypothèse de travail est que les structures spatiales jouent un rôle dans la régulation des processus écologiques, l'écologie du paysage nous fournit les outils méthodologiques et le cadre conceptuel pour tester cette hypothèse de travail. L'hétérogénéité spatiale, les mesures des descripteurs de structures du paysage sont dépendantes de l'échelle choisie pour leur calcul, c'est à dire de la taille du pixel élémentaire ou degré de résolution, et de l'étendue de l'aire d'étude (TURNER, 1990) ; ces deux facteurs pouvant être modulés à volonté sur le Système d'Information Géographique. Il serait intéressant de faire varier l'échelle de description des variables du paysage afin de rechercher à quelle échelle de description ces variables de structure spatiale expliquent au mieux la distribution des passereaux.

Remerciements : le programme de recherche « Organisation paysagère, agronomique, écologique et sociale des bocages armoricains. » est financé par le Ministère de l'Environnement. La saisie informatique sous Arc-Info a été réalisée par N. MORVAN et C. THENAIL. Les relevés de terrain concernant l'utilisation du sol par C. THENAIL, et ceux concernant le réseau bocager par E. BLANCHARD, D. LE COEUR, N. MORVAN, C. THENAIL, D. VOLLAND.

BIBLIOGRAPHIE

AL JALLAD A. (1991) Traitements de données spatiales : conception du programme Nestor. Licence d'informatique. Université de Caen

ARNOLD G W. (1983) The influence of ditch and hedgerow structure, length of hedgerows, and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. Journal of Applied Ecology, 20 : 731-750

BALENT G., COURTIADE B. (1992) Modelling bird communities/landscape patterns relationships in rural area of South-Western France. Landscape Ecology, 6 : 195-211

BAUDRY J., BAUDRY-BUREL F. (1982) La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. Acta Oecologica, 3 : 177-190

BAUDRY J., MERRIAM H. G. (1988) Connectivity and connectedness : functional versus structural patterns in landscapes. Proceedings of the 2nd Internationnal Seminar of the International Association for Landscape Ecology. Münsterche Geographische Arbeiten 29, Münster : 23-28

BAUDRY J., TATONI T., LUGINBUHL Y., BARRE V., BERLAN-DARQUE M. (1993) Bocage et environnement. Recherche Etudes Environnement Developpement, Bulletin de la direction de la recherche, des affaires économiques et internationales, Ministère de l'environnement. 15-19

BLONDEL J., FERRY C., FROCHOT B. (1973) Avifaune et végétation, éssai d'analyse de la diversité. Alauda, 41 : 63-84

BUREL F. (1991) Dynamique d'un paysage réseaux et flux biologiques. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Rennes I, 235 p.

CONSTANT P., EYBERT M P., MAHEO R. (1976) Avifaune reproductrice du bocage de l'ouest. In : INRA, CNRS, ENSA et Université de Rennes I les bocages : histoires, écologie, économie. 327-331

EASTMAN J.R. (1992) Idrisi. Clark University, Graduate School of Geography

ERDELEN M. (1984) Bird communities and vegetation structure : I. Correlations and comparaisons of simple and diversity indices. Oecologica, 61 : 277-284

FREEMARK K E., MERRIAM H G. (1986) Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. Biological Conservation, 36 : 115-141

GREEN R E., OSBORNE P E., SEARS E J. (1994) The distribution of passerine birds in hedgerows during the breeding season in relation to characteristics of the hedgerow and adjacent farmland. Journal of Applied Ecology, 31 : 677-692

LACK P C. (1998) Hedge intersections and breeding bird distribution in farmland. Bird study, 35 : 133-136

LACK P C. (1992) Birds on lowland farms. HMSO, London. 140 p.

LANGEVIN R., BELANGER L. (1994) Conservation des il"ts boisés en paysage agricole. I. Revue de littérature et synthèse des connaissances sur leur utilisation par l'avifaune. Rapport technique 221. Service Canadien de la Faune. 87 p.

LEBRETON J D., ROUX M., BACOU A M., BANCO G. (1987) Bioméco. Notice d'utilisation. Montpellier : Polycop. Doc., CEPE/CNRS

LEBRETON J D., CHESSEL D., PRODON R. et YOCCOZ N. (1988) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. Acta Oecologica. Oecologica Generalis, 9 : 53-67

MACARTHUR R H., MACARTHUR J W. (1961) On bird species diversity. Ecology, 42 : 594-598

NOTTEGHEM P. (1987) Incidences de la structure d'un bocage sur l'avifaune au cours d'un cycle annuel (Autunois/Charolais). Revue d'Ecologie (Terre et Vie) Suppl. 4 : 97-105

O'CONNOR R J., SHRUBB M. (1986) Farming and birds. Cambridge University Press, Cambridge. 290 p.

OSBORNE P. (1984) Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. Journal of Applied Ecology, 21 : 63-82

PARISH T., LAKHANI K H., SPARKS T H. (1994) Modelling the relationship between bird population variables and hedgerow and other field margin attributes. I. Species richness of winter, summer and breeding birds. Journal of Applied Ecology, 31 : 764-775

SPITZ F. (1974) Facteurs de répartition de l'avifaune en forêt de montagne In : Ecologie forrestière, la forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Edited by P. Pesson . Gauthier-Villars, Paris. 327-334

SPITZ F. (1982) Conversion des résultats d'échantillonnages ponctuels simples d'oiseaux en densités de population. Oiseau Revue Fran‡aise d'Ornithologie, 52 : 1-14

STOATE C., SZCZUR J. (1994) Nest site selection and territory distribution of yellowhammer (Emberiza citrinella) and whitethroat (Sylvia communis) in field margins. Proceeding of symposium. Field margins : integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph, 58 : 29-32

THENAIL C., MORVAN N., MOONEN C., LE COEUR D., BAUDRY J., BUREL F. (ce volume) Rôle des exploitations agricoles dans les dynamiques paysagères. Simulation de paysages, analyse des conséquences écologiques. Ecologia Mediterranea

THENAIL C., BAUDRY J. (1994) Méthodes d'étude des relations entre activités agricoles et paysages. Recherches-système en agriculture et développement rural. Symposium international. 316-321

TURNER M.G. (1990) Spatial and temporal analysis of landscape patterns. Landscape ecology, 4 : 21-30

VAN DORP D., OPDAM P F M. (1987) Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. Landscape Ecology, 1 : 59-73

WILLSON M F. (1974) Avian community organisation and habitat structure. Ecology, 55 : 1017-1029

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 55-68

Effets de la structure du paysage sur l'activité de frottage du chevreuil (analyse de la répartition des frottis)

Effects of landscape structure on roe deer rubbing behaviour (analysis of rubbing marks distribution)

Ludovic CHENAVIER*, Jean-Jacques BRUN*,
Philippe DELCROS*,Jean-Luc GROSSI*

RESUME

Le développement des populations de chevreuil en montagne est parallèle au retour de la forêt là où la déprise agricole sévit. Or, cette augmentation des effectifs de chevreuils peut se révéler problématique dans l'hypothèse d'une valorisation sylvicole des boisement spontanés où dominent les essences précieuses.

L'effet de divers paramètres descriptifs du paysage sur la répartition des frottis imputables aux brocards est étudié en Moyenne-Maurienne. Les variations saisonnières de l'activité de frottage et l'impact de divers types de structures paysagères sur plusieurs secteurs caractéristiques sont mis en évidence.

L'analyse du rôle de l'hétérogénéité spatiale par le biais de fenêtres de taille croissante révèle qu'au delà d'une certaine distance (quelques mètres), l'hétérogénéité du couvert végétal ne modifie plus l'activité de frottage de ce mammifère. Ainsi, l'analyse de l'influence de la structure du paysage à plusieurs niveaux de perception nous permet de déterminer à quelle échelle le chevreuil est le plus sensible à son environnement.

MOTS-CLES : écologie du paysage, chevreuil, hétérogénéité spatiale, déprise agricole, montagne

ABSTRACT

The growth of roe deer populations in mountain is parallel to the expansion of forests, due to land abandonment. The management of precious deciduous woods, which grow naturally on our study area (Maurienne valley, France), have been planned, so the development of this cervid populations could become a problem.

The effect of different parameters, specially spatial heterogeneity, on rubbing marks distribution in the landscape is pointed out. The results show important seasonal variations in rubbing activity of males ; in the same way, differences are pointed out in using various landscape structure types and various characteristic areas.

The role of heterogeneity could not have been studied in an efficient way because of the analysis scale which was not precise enough. Lastly, our methodology, which uses a multi-scale analysis of influent factors, seems particularly judicious according to our problematic, so we consider it is interesting to be developed.

KEY-WORDS : landscape ecology, roe deer, spatial heterogeneity, land abandonment, mountain

* CEMAGREF, Groupement de Grenoble, division ENP BP 76, 2 rue de la papeterie, domaine universitaire, 38402 St-Martin d'Hères
Tel. 76 76 27 27 - Fax. 76 51 38 03

INTRODUCTION

L'abandon généralisé, presque total dans certaines zones, de l'agriculture de montagne a entraîné un développement important des friches et des forêts avec, pour conséquence, une fermeture très nette des paysages (BARBERO, 1992).

Cette évolution a commencé il y a déjà plusieurs dizaines d'années pour les zones les plus défavorisées. Les facteurs qui interviennent dans ces processus sont très divers et amènent une grande variabilité dans les dyna de déprédation important sur les jeunes ligneux (GRAMET, 1992).

Nous essayerons également de comprendre à quelle(s) échelle(s) cette influence se révèle la plus sensible. En d'autres termes, il s'agit pour nous d'aller vers une meilleure compréhension de la perception par l'animal de son environnement (CHENAVIER, 1994).

Nous avons pour cela adopté une démarche pluri-scalaire à chaque étape de ce travail ; la hiérarchie des niveaux d'organisation du tapis végétal que nous avons retenue va de l'environnement immédiat (local) de l'animal –quelques mètres– jusqu'au niveau plus global du paysage (plusieurs centaines d'hectares), en passant par plusieurs intermédiaires situés à l'échelle de la parcelle ou du groupe de parcelles –qui constituent les unités structurantes de ce paysage montagnard enfriché (DELCROS, 1993).

L'intérêt de cette démarche réside dans une analyse plus complète des relations qui existent entre l'animal et son environnement : le but est de pouvoir intégrer dans un même schéma de compréhension les divers types de liens qui unissent l'animal et le paysage environnant, ceci à différents niveaux de perception.

De fait, ces différents niveaux auxquels nous percevons le paysage correspondent à des niveaux d'organisation, de structuration, induits par les pratiques humaines (BAUDRY, 1991). Ainsi, la connaissance des relations chevreuil-paysage à tous les niveaux d'organisation doit nous permettre, à terme, d'émettre des propositions concernant ces pratiques en vue d'une gestion plus équilibrée des populations de ce cervidé.

L'abandon généralisé, presque total dans certaines zones, de l'agriculture de montagne a entraîné un développement important des friches et des forêts avec, pour conséquence, une

miques évolutives et dans les stades de recolonisation, conférant au paysage un aspect de mosaïque hétérogène plus ou moins fermée (BRUN et DELCROS, 1991).

L'augmentation des boisements spontanés, combinée à la réduction des milieux ouverts, entraîne une modification importante des cortèges floristiques et faunistiques (HAVET, 1988). Ainsi, comme dans la plupart des zones en déprise agricole, on observe en Maurienne une diminution importante, voire une disparition, d'espèces liées aux biotopes ouverts et à l'activité agricole même (DESMARIS, 1991).

A l'opposé, l'installation d'espèces plus forestières, tels que les cerfs, les chevreuils et les sangliers, a été favorisée par la déprise agricole et les réintroductions. Ces grands ongulés se rencontrent aujourd'hui jusqu'à la limite supérieure de l'étage montagnard, voire plus haut en saison estivale (CEMAGREF, 1993).

Par ailleurs, la Maurienne fait actuellement l'objet d'une étude concernant l'exploitation éventuelle des feuillus dits « précieux » (frênes, érables, merisiers) qui colonisent naturellement les zones abandonnées, notamment dans la partie moyenne de la vallée. Les premiers résultats sont encourageants et laissent entrevoir de nouvelles perspectives économiques pour certains sites (BONNAUD, 1993).

Or, de nombreuses études menées en plaine ont montré la difficulté à gérer conjointement et à moindre coût les populations d'arbres et de chevreuils, ces derniers pouvant parfois causer des dommages importants sur les jeunes plants feuillus (GUTHORL, 1994).

Aujourd'hui, l'écologie et l'éthologie de ces espèces sont bien connues, de même que leur impact sur les ligneux ou encore les techniques de protection des plants. Pourtant, les recherches concernant la relation qui existe entre cet animal et le paysage tel que l'homme l'a façonné sont rares (VIDAL et HUBSCHMAN, 1991 ; FARINA, 1991).

Dans cet article, notre objectif est de montrer l'influence de la structure du paysage, en particulier l'hétérogénéité spatiale (DELCROS, 1993) sur l'activité de frottage du chevreuil, activité qui peut constituer un facteur

MATERIEL ET METHODE

Site d'étude

Localisation

La zone d'étude, d'une surface d'environ 1000 ha, constitue une partie de l'adret de St-Michel-de-Maurienne qui fait l'objet, depuis 1989, de plusieurs études complémentaires sur les conséquences écologiques de la déprise agricole (BOZON, 1989 ; ROY, 1990 ; DESMA-

RIS, 1991 ; GROSSI, 1991 ; FELTGEN, 1992 ; DELCROS, 1993).

Cet adret est situé en Moyenne-Maurienne (département de la Savoie), sur les communes de St-Martin-la-Porte et St-Michel-de-Maurienne ; les deux anciennes communes de Beaune et Le Thyl, dont les territoires couvrent la majeure partie de l'adret, sont rattachées à celle de St-Michel-de-Maurienne (figure 1).

L'activité agricole sur ce secteur se limite à un élevage bovin, à l'entretien de quelques rares prés de fauche et au jardinage autour des hameaux.

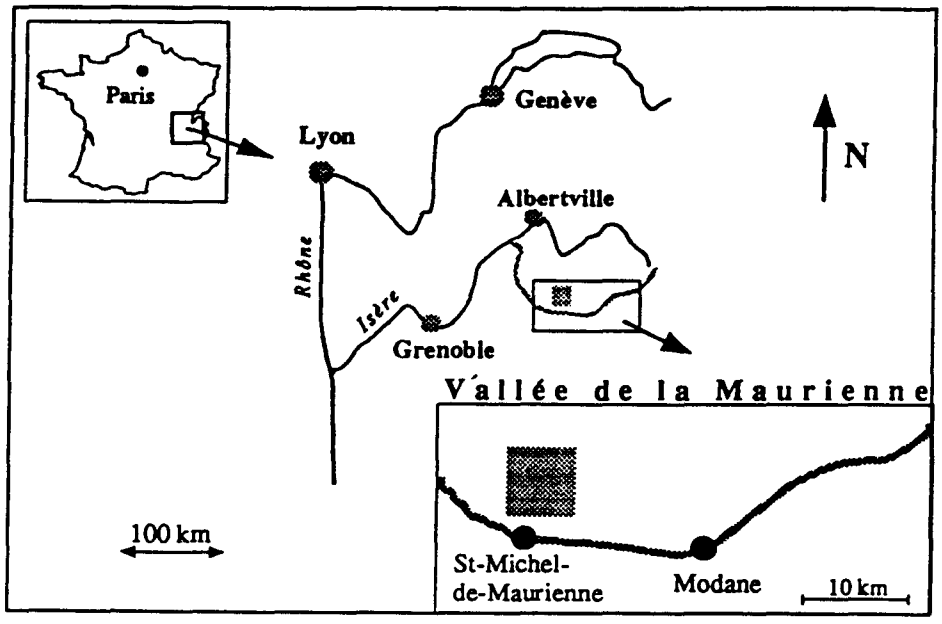


Figure 1.- Localisation du site d'étude

Climat et végétation

L'adret de St-Michel-de-Maurienne se situe dans la zone des Alpes intermédiaires qui se distingue par un indice bioclimatique de Gams[1] compris entre 35 et 55° (variable selon les auteurs) et qui marque un changement net dans la végétation caractérisant, à l'ouest les Alpes externes et à l'est, les Alpes internes (OZENDA, 1983). Cette zone intermédiaire marque la frontière orientale de groupements comme les hêtraies et les chênaies et celle, occidentale, du mélèze et du pin sylvestre.

Cette situation favorise l'expansion d'espèces colonisatrices telles que le frêne, le merisier, l'érable sycomore et l'aulne glutineux qui forment, sur le bassin versant étudié, de véritables boisements.

[1] Donné par l'angle a tel que cotg a = P / A
(P : pluviométrie en mm; A : altitude en m)

Le chevreuil

Les effectifs et la répartition spatiale des chevreuils sont en nette expansion (GRAMET, 1992). En montagne, cette croissance conduit les populations jusqu'à la limite supérieure de l'étage montagnard.

Cependant, les densités restent très faibles dans ces milieux, en comparaison avec certaines forêts de plaine ; par enquêtes auprès de quelques chasseurs, et d'après le nombre de bracelets attribués à chaque saison de chasse, nous avons estimé la densité de chevreuils sur notre secteur d'étude entre 1 et 2 individus pour 100 hectares.

Le chevreuil européen *(Capreolus capreolus)* est le plus petit des cervidés du continent. Seul le mâle (brocard) porte des bois, qui tombent tous les ans à l'automne et repoussent immédiatement. Ils sont alors recouverts d'une peau appelée velours qui sèche et tombe au printemps, aidée en cela par l'activité de frot-

tage exercée par l'animal (MAUBLANC *et al.*, 1991).

Ces frottis se font sur les tiges ligneuses de faible diamètre (inférieur à 2,5 cm) par frottement de la région frontale et des bois. A la fin de l'hiver et au début du printemps, ils sont destinés essentiellement à favoriser la chute des velours, tout en montrant les premières manifestations agressives liées à la territorialité de l'animal (PIQUERET, 1993). En été, période de rut, ils marquent le territoire du brocard et sont souvent le signe d'un comportement agonistique.

Pour la présente étude, les observations ont été effectuées au début du printemps : les frottis les plus récents correspondent donc à la chute des velours, les frottis anciens – caractérisés par la présence d'un bourrelet de cicatrisation au niveau de l'écorce – traduisant essentiellement le marquage territorial (les frottis des hivers précédents constituant une part mineure).

Caractérisation du paysage

Cinq unités de physionomies végétales ont été distinguées. Elles structurent les paysages en une mosaïque de stades plus ou moins avancés de recolonisation ligneuse.

Ces unités sont les suivantes :

- milieux ouverts : cultures et prés de fauche ;

- friches : parcelles à l'abandon et pelouses à recolonisation ligneuse (ligneux < 3 m) ;

- forêts ouvertes : couvert ligneux entre 20 et 80 % (ligneux > 3m) ;

- forêts fermées : couvert ligneux > 80 % (ligneux > 3 m) ;

- zones anthropisées et éboulis : villages, routes, surfaces sans végétation.

A ces cinq unités se rajoutent les zones de contacts qui peuvent jouer un rôle non négligeable, notamment lorsqu'elles marquent une rupture dans une unité boisée (lisières). Sur la base des observations faites sur le terrain, nous avons attribué à ces lisières une « profon-deur » arbitraire de 5 m.

Méthodologie

Trois volets complémentaires d'actions sont mis en œuvre :

- d'une part, la récolte sur le terrain de l'information concernant le chevreuil ;

- d'autre part, la cartographie précise de cette information et du paysage végétal constituant notre secteur d'étude ;

- après avoir mesuré l'hétérogénéité spatiale du paysage à partir de la carte de végétation, les deux couches d'information sont croisées.

Relevés de terrain et échantillonnage

Nous avons réalisé un échantillonnage systématique sur l'ensemble de notre secteur d'étude. Ainsi, 15 transects altitudinaux répartis tous les 50 m, de 900 à 1600 m d'altitude, et totalisant plus de 45 km, ont été parcourus. Les observations ont été faites sur une bande de 6 m de large, soit 3 m de part et d'autre de l'axe de marche. L'altitude était maintenue constante à l'aide d'un altimètre, étalonné régulièrement sur les repères indiqués par la carte IGN au 1/25 000 ème.

Ces observations ont consisté :

- d'une part, en une description de la végétation tout au long de chaque transect avec :

  • classe de végétation traversée (relativement au découpage préétabli),
  • distance parcourue dans chaque classe ;

- d'autre part, à relever les frottis imputables aux brocards, avec :

  • distinction entre frottis anciens et frottis récents,
  • localisation exacte (distance sur le transect + altitude),
  • classe de végétation concernée (voir plus haut).

Cartographie

La cartographie de la végétation a été établie à partir d'une photographie aérienne couleur agrandie, à l'échelle du 1/8 000 ème environ ; les données ont ensuite été portées sur un fond IGN au 1/25 000 ème puis numérisées à l'aide d'un Système d'Information Géographique (SIG) : figure 2.

Pour les besoins de l'analyse spatiale ultérieure, nous avons alors converti cette carte en « mode raster », c'est-à-dire en une grille de pixels, chaque pixel portant le numéro de la classe de végétation auquel il appartient : figure 3. Pour des raisons de taille de fichiers informatiques et de temps de calculs, nous avons fixé la taille du pixel à 10 x 10 m, ce qui repré-

sente plus de 98 000 pixels sur l'ensemble du secteur. Par ailleurs, les frottis relevés ont pu être également reportés sur une carte IGN au 1/25 000 ème agrandie deux fois, grâce à leur repérage précis sur le terrain. De la même façon que pour la végétation, une couverture informatique a été créée, contenant 485 points correspondant aux 485 frottis localisés précisément sur le secteur, puis rastérisée.

Pour des raisons de complexité et de temps de calculs, nous n'avons pu faire ici la distinction entre frottis anciens et frottis récents. Les résultats concernant l'effet de l'hétérogénéité spatiale (dont l'analyse est basée sur le croisement des deux cartes) porteront donc sur l'ensemble des frottis, sans distinction.

Mesure et analyse de l'hétérogénéité spatiale

Afin de dégager d'éventuelles relations entre la répartition des frottis et le paysage environnant, nous avons mesuré l'hétérogénéité spatiale du paysage à différentes échelles de perception. L'objectif est de déterminer à quelle échelle l'environnement végétal influence l'activité de frottage, c'est-à-dire à quelle échelle le chevreuil perçoit le paysage dans son activité de frottage. Dans ce but, nous avons calculé l'hétérogénéité sur des fenêtres d'analyse de taille croissante, selon un principe développé par DELCROS (1993), inspiré par la mesure de la *contagion* calculée sur une image entière par O'NEILL *et al.* (1988) et par BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1982), qui mesuraient *l'entropie* le long d'un transect.

A l'intérieur d'une fenêtre, on mesure l'entropie – par le biais de la formule de Shannon – engendrée par une population de couples de points adjacents (figure 4). Il s'agit en fait d'une mesure de l'ordre (ou du désordre) que l'on peut percevoir dans le paysage, sur une surface donnée, avec une résolution donnée.

La fenêtre coulisse ainsi sur chacun des pixels de la carte de végétation, le calcul étant réitéré à chaque fois. On obtient, en bout de traitement, une grille des valeurs d'hétérogénéité spatiale, que l'on peut discrétiser en classes et cartographier.

En faisant varier la taille de la fenêtre d'analyse, d'un minimum de 3 x 3 pixels jusqu'à 31 x 31 pixels – soit une fenêtre de 30 à 310 m de côté – on obtient une série de cartes qui rendent compte de l'hétérogénéité en chaque point de ce paysage, dans un « rayon » de 15 à 150 m environ (figure 5).

Dans un deuxième temps, nous analyserons la répartition en classes d'hétérogénéité croissantes de chaque population de pixels – pixels « végétation » et pixels « frottis » – afin d'accéder à une information plus fine concernant les phénomènes observés.

Comme on peut le constater sur les cartes de la figure 5, le passage d'une « zone homogène » à une « zone hétérogène » ne se fait pas brutalement d'un pixel à l'autre mais au terme d'une succession d'intermédiaires, dont le nombre dépend en fait de la résolution de la carte raster. Cependant, plus on diminue la taille des fenêtres, plus ce caractère graduel de l'hétérogénéité tend à disparaître et on met alors en évidence les phénomènes de rupture entre unités.

Il n'en reste pas moins que les valeurs d'hétérogénéité entre deux pixels voisins ne sont jamais très éloignées ; ceci a pour conséquence que l'imprécision dans la localisation des frottis sur la carte (qui est de l'ordre de 1 à 2 pixels) n'a que peu d'importance pour cette partie de notre étude, puisque les tendances resteront probablement justes.

RESULTATS

Nous exposons les résultats dans une hiérarchie allant du global (à l'échelle du paysage) jusqu'au local (à l'échelle de la « tache » (patch) qui correspond à la parcelle ou au groupe de parcelles). Ceci permettra une meilleure compréhension des phénomènes en jeu, en favorisant une logique spatiale d'emboîtement de niveaux d'organisation différents.

Répartition altitudinale des frottis

La répartition altitudinale, sur l'ensemble de notre paysage, des deux types de frottis (anciens et récents) montre d'abord un « creux » dans la tranche 900-950 m, traduisant un réel évitement de la part des brocards qui fuient vraisemblablement une présence humaine trop importante dans cette zone proche de la vallée (figure 6).

Plus haut, par contre, on note une différence entre frottis anciens et frottis récents : la répartition des frottis anciens se rapproche en effet d'une répartition homogène (test du χ^2 : $\chi = 20{,}91$; $n = 12$; $\alpha = 5\ \%$) alors que celle des frottis récents montre un net maximum dans la tranche altitudinale 1100-1350 m, les zones situées plus bas et plus haut étant manifeste ment beaucoup moins fréquentées par les brocards dans cette période de fin d'hiver/début du printemps (la courbe F1 diffère d'une distribution équiprobable de façon très significative : $\chi = 49{,}14$; $n = 12$; $\alpha < 1\%$).

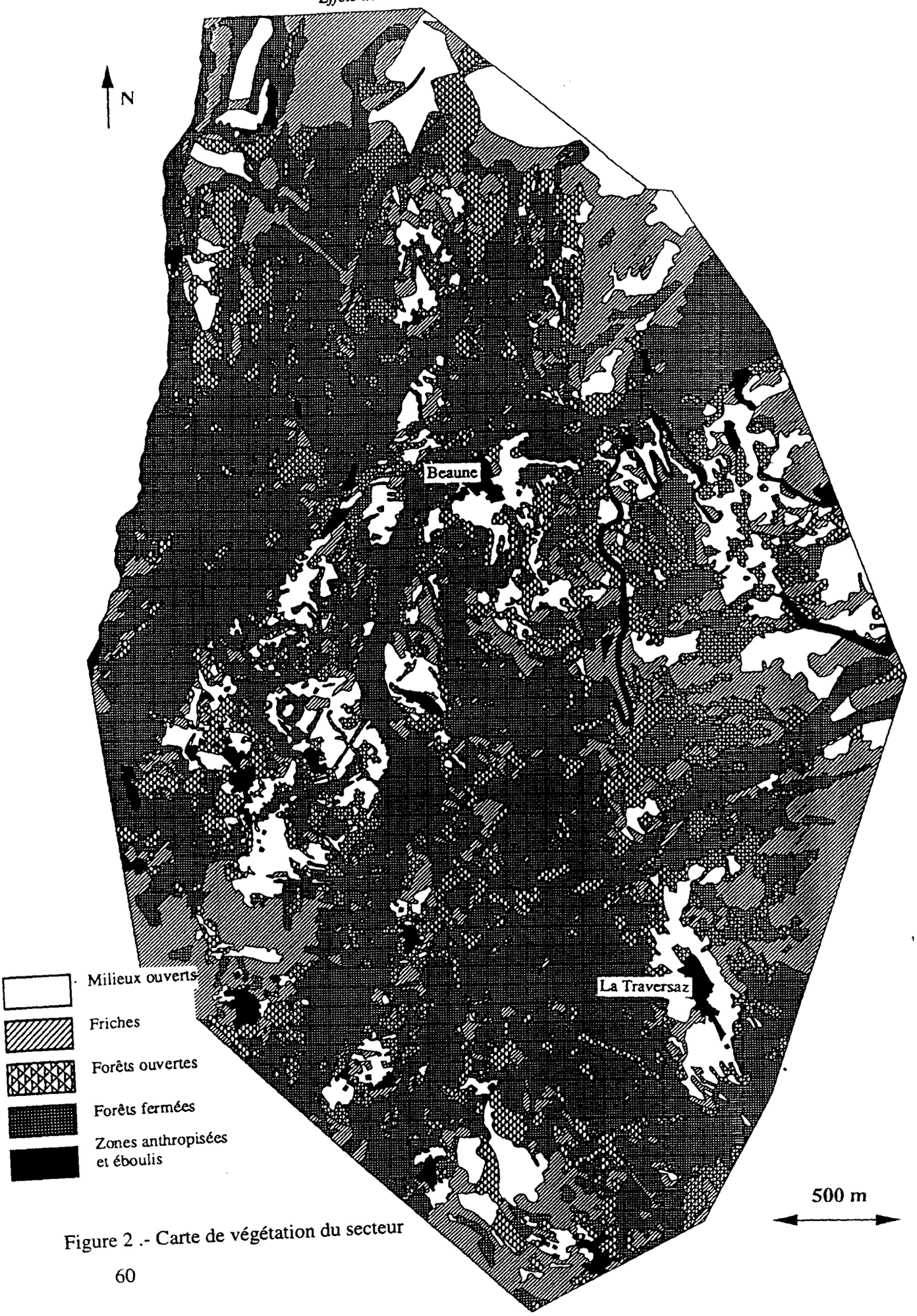


Figure 2 .- Carte de végétation du secteur

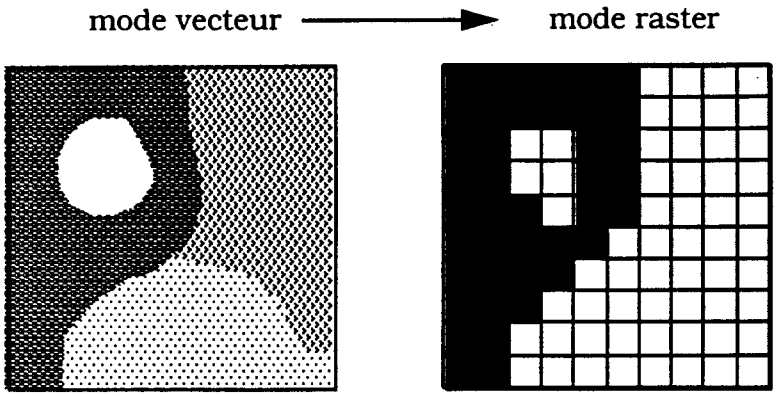
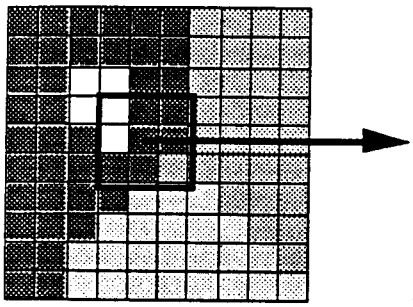


Figure 3.- Principe de la conversion du mode vecteur en mode raster



le pixel central prend la valeur de H :

$$H = -\sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} p_{i,j} \log(p_{i,j})$$

$P_{i,j}$ est la proportion, dans la fenêtre d'analyse d'une combinaison donnée pour un couple de points adjacents.
Ici, par exemple, la proportion du couple ■■ est de 3 / 12 soit 0,25.

Figure 4.- Calcul de l'hétérogénéité spatiale sur la carte de végétation en mode raster

Ainsi, dans cette période où la territorialité des brocards s'exprime le moins, ces derniers se montrent probablement plus tolérants les uns vis à vis des autres et se partagent donc sans trop d'agressivité un espace plus hospitalier – où les forêts dominent – en évitant les zones enneigées d'altitude ou les zones anthropisées situées plus bas.

En été au contraire, la territorialité s'exprime pleinement, et l'exclusion mutuelle de leurs territoires respectifs amène les brocards à se partager un espace beaucoup plus vaste, avec des secteurs vraisemblablement moins attrayants, d'où une répartition plus large des frottis anciens, sur toutes les tranches altitudinales.

Effet de l'hétérogénéité spatiale

Nous avons comparé les valeurs d'hétérogénéité moyenne dans le paysage et aux seuls points de localisation des frottis (figure 7). Plusieurs remarques sont à faire :

1- pour les deux populations de points, l'hétérogénéité moyenne augmente avec la taille de la fenêtre d'analyse, et tend vers un maximum. Cette augmentation se constate aussi par la simple observation des cartes d'hétéro-généité (figure 5).

2- les deux courbes évoluent parallèlement, ce qui signifie que l'hétérogénéité aux points de localisation des frottis évolue de la même façon que dans l'ensemble du paysage. En d'autres termes, les secteurs où les brocards frottent de préférence ne correspondent pas à des zones où l'hétérogénéité serait plus forte qu'ailleurs ;

3- au contraire, la courbe des seuls points de localisation des frottis présente constamment des valeurs légèrement inférieures à celle du paysage : ceci indiquerait éventuellement une préférence pour les zones plutôt homogènes bien que nous ne puissions vérifier le degré de signification de cette tendance[2];

[2] Les différences entre les deux courbes restent minimes (inférieures à 4 %) ; par ailleurs, les valeurs d'entropie ne suivant pas une loi normale, nous ne pouvons appliquer de test sur les moyennes.

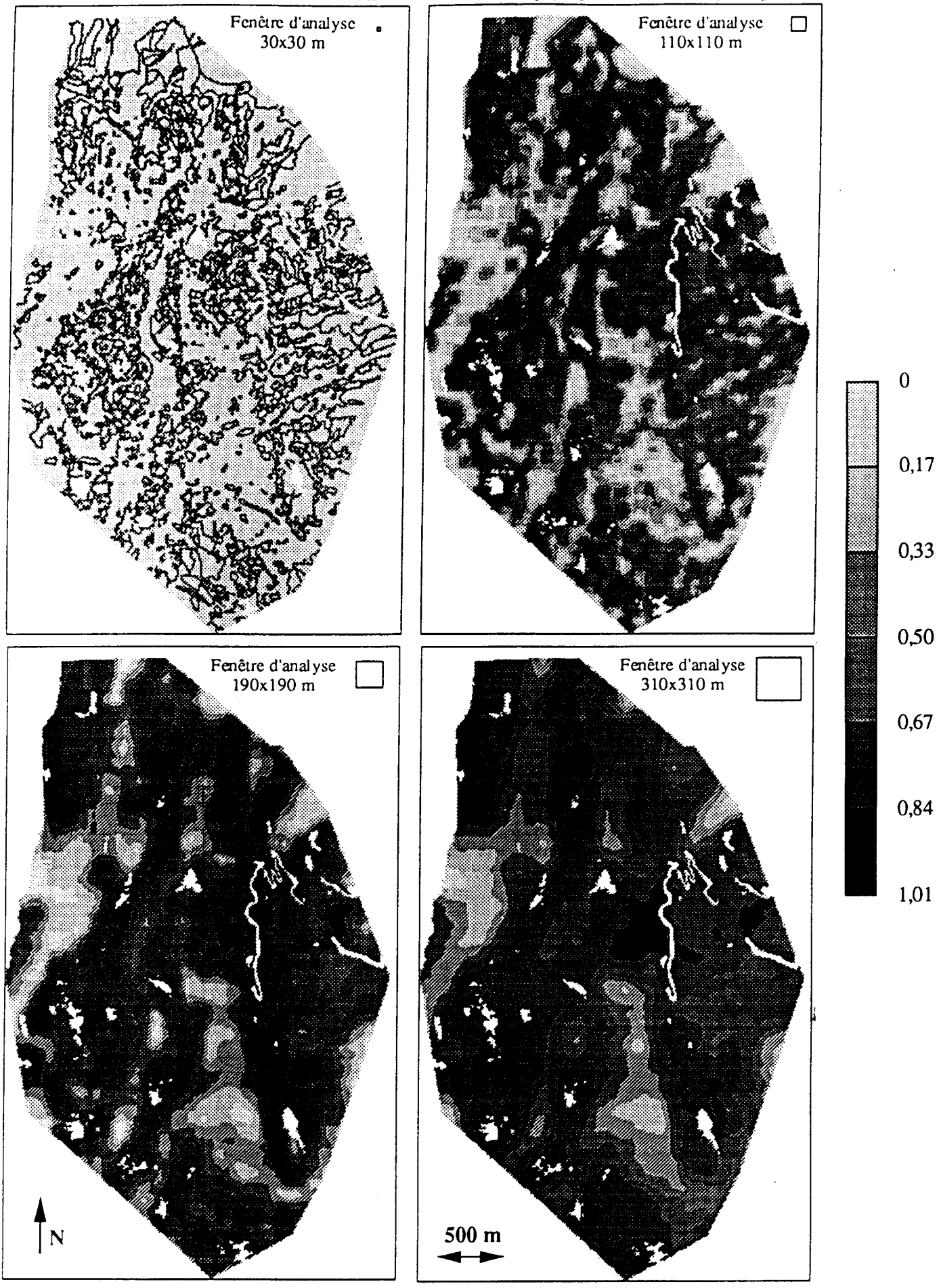


Figure 5 .- Cartes d'hétérogénéité spatiale

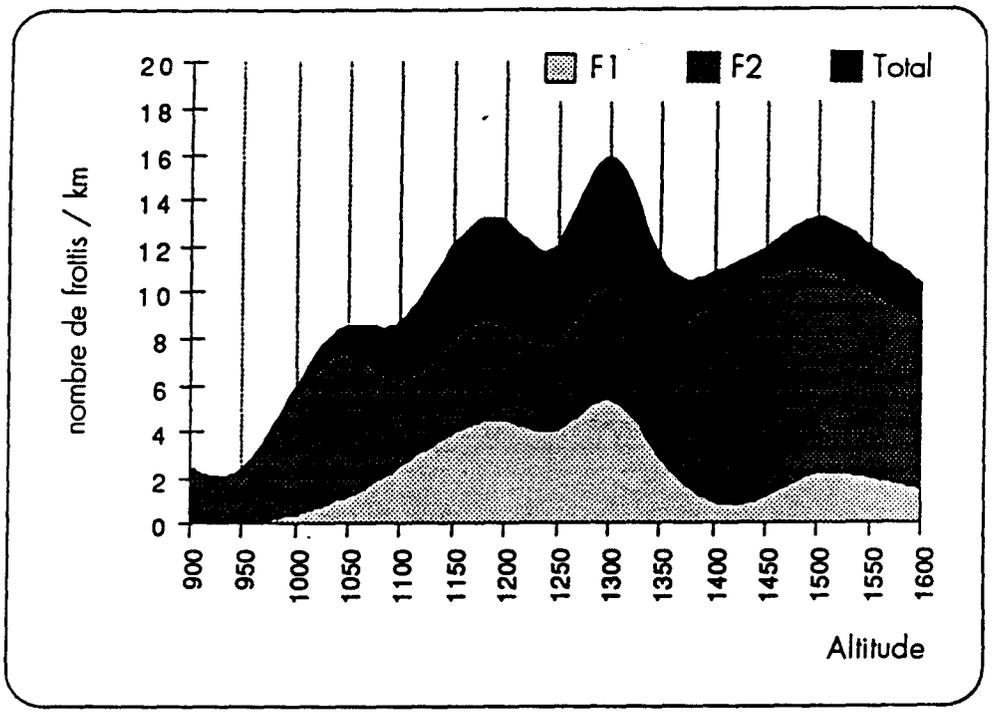


Figure 6.- Répartition normalisée des frottis par classe altitudinale (F1=frottis récents ; F2=frottis anciens)

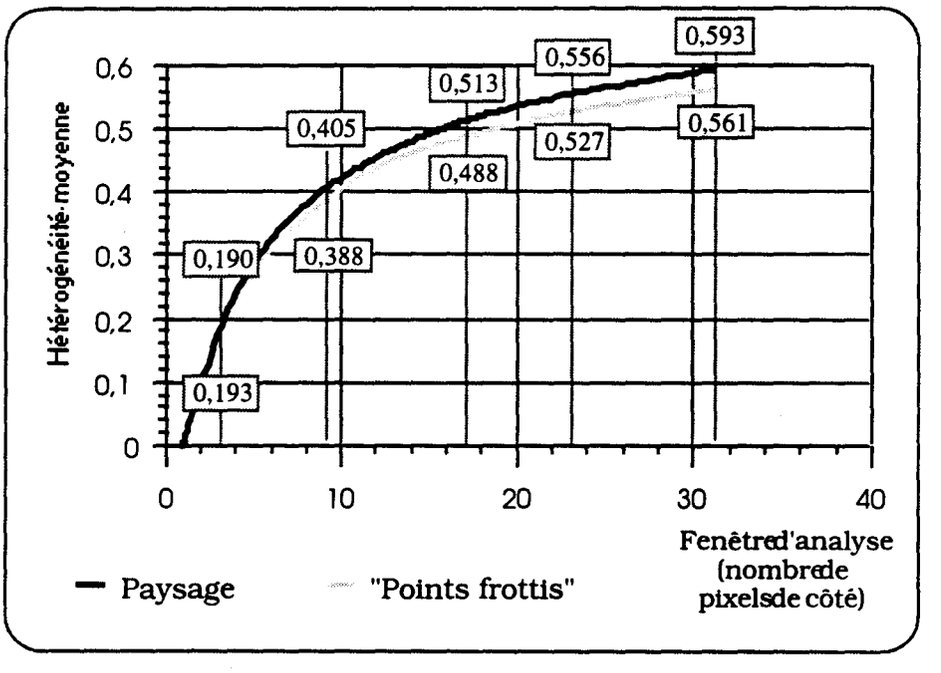


Figure 7.- Comparaison de l'évolution, avec la taille de la fenêtre d'analyse, des valeurs d'hétérogénéité moyenne dans le paysage et aux seuls points de localisation des frottis (les nombres situés au dessus de la courbe noire correspondent au paysage)

4- enfin, la seule fenêtre d'analyse pour laquelle l'hétérogénéité moyenne des points de localisation des frottis est supérieure à celle du paysage est la fenêtre de 3 x 3 pixels (30 m de côté), mais les valeurs d'entropie demeurent très proches.

Ces résultats montrent que l'activité de frottage n'est pas en relation avec l'hétérogénéité spatiale du paysage telle que nous l'avons mesurée, et ce quelle que soit la taille de fenêtre d'analyse utilisée.

Pour aller plus loin dans cette investigation, il faut revenir à la répartition des frottis dans les classes de végétation qui constituent les unités structurant notre paysage.

Répartition par classe de végétation

La figure 8 montre les effectifs normalisés (nombre de frottis ramené à une distance unitaire) de chacun des deux types de frottis (anciens et récents) dans chaque unité de végétation. Les milieux ouverts ne sont pas concernés puisqu'ils ne présentent pas de tiges ligneuses.

Le test du χ^2 indique de fortes disparités dans la répartition de chaque type de frottis (χ = 12,3 pour F1 ; χ = 28,7 pour F2 ; n = 2 ; α = 5 ‰). Le calcul d'intervalles de confiance (avec un seuil α = 5 %) sur chaque fréquence observée désigne les classes qui diffèrent le plus d'une répartition homogène (test de contraste). Les résultats sont les suivants :

- les frottis récents (d'ablation des velours) sont plus fréquents en forêts fermées, les friches étant frottées indifféremment et les forêts ouvertes étant plutôt évitées ; ceci concorde par ailleurs avec la répartition altitudinale de ces frottis récents, puisque la tranche 1100-1350 m, où on les rencontre en abondance, est aussi la plus boisée (figure 10) ;

- les frottis anciens (marquage du territoire) sont les plus fréquents en friches, les forêts fermées étant frottées indifféremment et les forêts ouvertes étant là encore évitées.

Il est difficile de tirer des conclusions quant à la répartition des frottis récents puisque celle-ci suit en quelque sorte un gradient intuitif de densité en tiges frottables, plus nombreuses en forêts fermées qu'en friches ou en forêts ouvertes[3] . Tout au plus peut-on relever le fait que la préférence pour les forêts fermées confirme la réputation forestière du chevreuil.

Au contraire, concernant le marquage territorial (effectifs F2), la préférence des brocards pour les friches est plus significative, puisqu'ils n'y rencontrent pas forcément un nombre de tiges frottables plus élevé qu'ailleurs. Il y a manifestement compétition vis-à-vis de ces unités qui sont généralement isolées dans la matrice forestière du paysage ; l'intérêt porté à ces friches est probablement de nature variée : visuelle, alimentaire, « stratégique » (possibilité de fuite vers une forêt contiguë)...

Ainsi, nous avons voulu vérifier si les zones de contact entre unités (lisières) jouaient un rôle dans l'activité de frottage.

Effet lisière

Un test du χ^2 appliqué aux effectifs représentés sur la figure 11 nous indique à nouveau un comportement de frottage indifférent de la part des brocards à la fin de l'hiver, puisque les frottis récents ne sont pas plus présents en lisières qu'à l'intérieur des unités (c = 1,95 ; n = 1 ; conformité très significative, a < 1%) ; à l'inverse, ces lisières jouent un rôle très net dans le comportement territorial du brocard puisque les frottis anciens y sont beaucoup plus fréquents (test du χ^2 : χ = 140,7 ; n = 1 ; α = 1%).

DISCUSSION

A la lumière de ces résultats, il apparaît que la structure du paysage telle que nous l'avons appréhendée n'exerce pas d'influence nette sur l'activité de frottage des brocards à la fin de l'hiver. Pour se débarrasser de leurs velours, ceux-ci ne semblent pas choisir les tiges qu'ils vont frotter.

Pourtant, à l'échelle du paysage, les chevreuils montrent à cette période une préférence marquée pour un secteur caractérisé par une *matrice* (FORMAN et GODRON, 1986) forestière importante. En fait, la structure du paysage jouerait ici un rôle vraisemblablement secondaire, mais indirectement lié aux facteurs qui conduisent les animaux à se regrouper sur cette zone (couvert et réserves alimentaires cruciales face aux rigueurs hivernales, activité humaine réduites au maximum).

A l'inverse, durant la période estivale, les frottis territoriaux ne sont plus effectués au hasard ; il y a une préférence pour des zones

[3] Cette hypothèse est difficilement vérifiable : il nous est impossible de quantifier de façon exacte la densité respective en tiges frottables dans chacune des unités.

privilégiées qui présentent une organisation spatiale particulière.

L'influence de la structure du paysage s'exprime alors nettement à une échelle fine, de quelques mètres à quelques dizaines de mètres autour du chevreuil.

En fait, nos résultats montrent que le marquage territorial du chevreuil est influencé par la présence de friches dans le paysage. Celles-ci se présentent souvent sous forme de *taches* isolées dans la matrice forestière du paysage et jouent ainsi un rôle de balise dans l'environnement des brocards.

Par ailleurs, nous avons montré que les *lisières* constituaient aussi une structure végétale privilégiée pour cette activité estivale de frottage. Leur caractère visuel très affirmé permet un repérage quasi-immédiat du frottis.

Par contre, à l'échelle du paysage, l'exclusion mutuelle des brocards de leurs territoires respectifs les amène à se partager l'espace sur une surface beaucoup plus grande rendant plus difficile le repérage des zones préférentielles de marquage.

Ainsi, en **hiver**, on ne distingue pas d'influence *directe* de la structure du paysage sur l'activité de frottage des brocards, mais l'observation à une échelle globale (celle du paysage) nous permet de distinguer une zone de fréquentation préférentielle des animaux, se caractérisant par un type d'organisation spatiale particulier.

Inversement, l'observation de la répartition des frottis **estivaux** à l'échelle du paysage ne permet pas de mettre en évidence l'influence de tel ou tel type d'organisation spatiale, alors qu'à une échelle plus fine ce facteur de structure joue un rôle très net, et de façon beaucoup plus directe (notamment avec les lisières).

Par ailleurs, l'entropie *telle que nous l'avons mesurée* sur des fenêtres de plus de 30 m de côté, n'a pas d'influence sur la répartition des frottis montrant ainsi que les brocards ne sont pas sensibles à cette forme d'hétérogénéité dans leur environnement végétal.

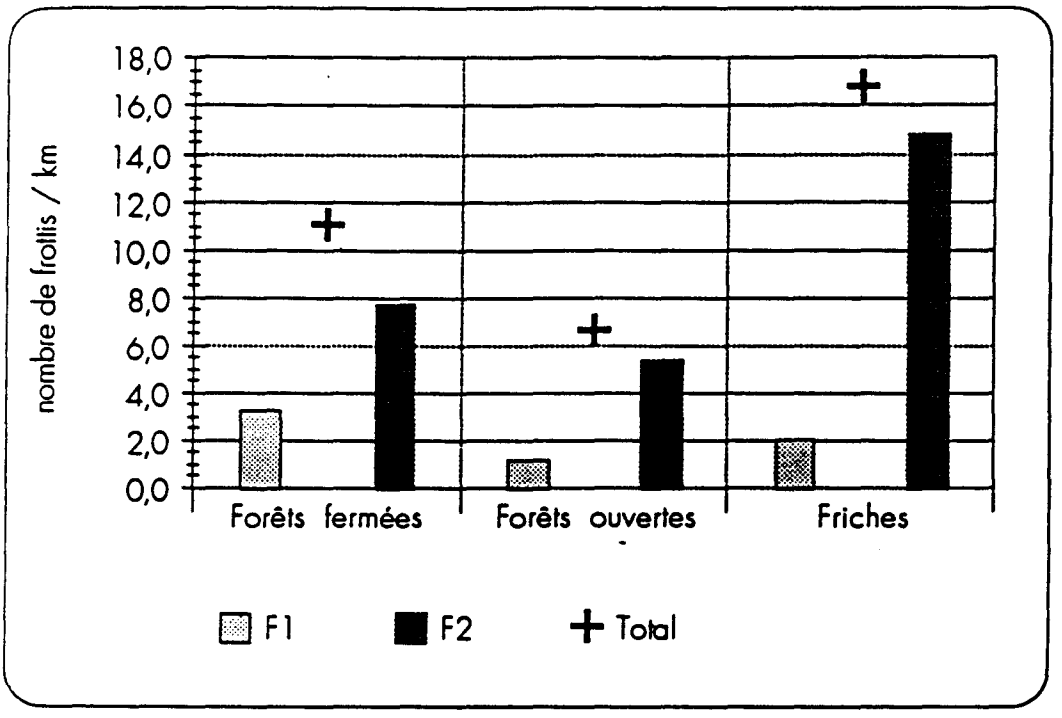


Figure 8.- Répartition normalisée des frottis par classe de végétation (F1=frottis récents ; F2=frottis anciens)

	Friches	Forêts ouvertes	Forêts fermées
Fréquence théoriques	0.09	0.27	0.64
Frottis récents	0.03-0.14	0.06-0.20	0.72-0.88
Frottis anciens	0.11-0.23	0.13-0.25	0.57-0.71

Figure 9.- Intervalles de confiances calculés sur les fréquences observées dans chaque classe de végétation. Les fréquences théoriques sont calculées à partir de la distance parcourue dans chaque classe (elles correspondent en fait au % de recouvrement moyen de chaque classe sur le secteur d'étude).

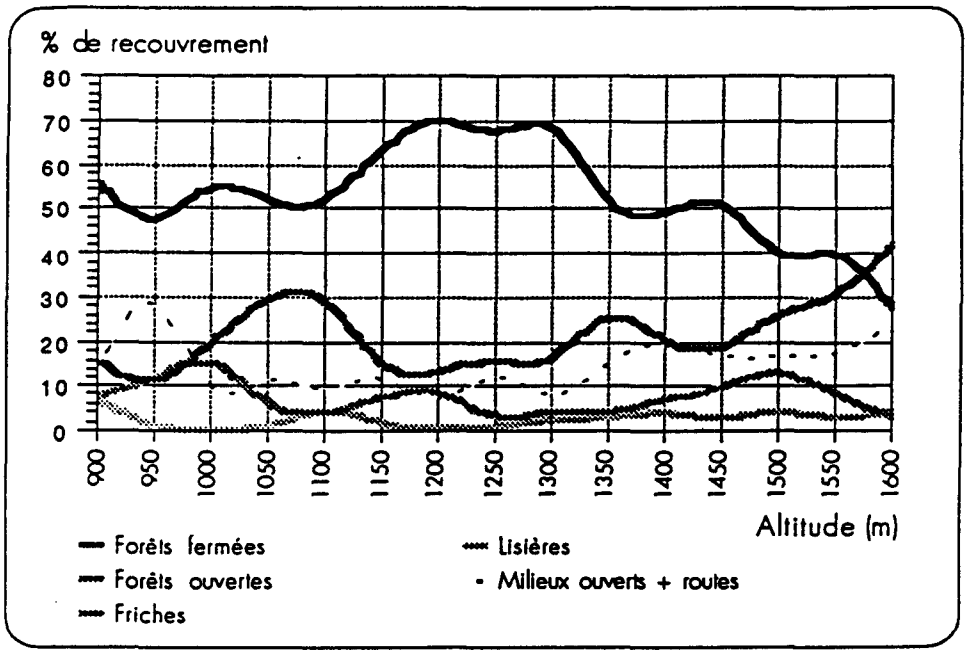


Figure 10.- Pourcentage de recouvrement de chaque unité de végétation dans le paysage

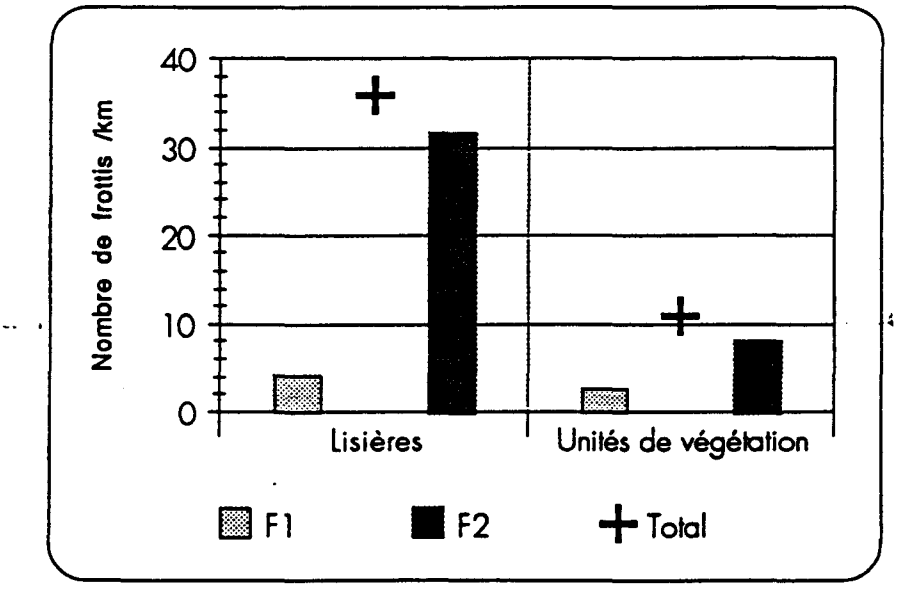


Figure 11.- Comparaison de la distribution des frottis entre lisières et unités de végétation (F1=frottis récents ; F2= frottis anciens)

En définitive, ce travail nous a permis d'apporter quelques éléments nouveaux dans la compréhension des relations qui existent entre le chevreuil et son environnement ; l'influence de l'organisation spatiale des unités qui composent le paysage est manifeste.

L'activité de frottage du chevreuil mâle nous a permis de montrer que cet animal a une perception plutôt locale (quelques mètres) de son environnement. L'analyse spatiale de la répartition des frottis par le biais de fenêtres de taille croissante nous a révélé qu'au delà d'une certaine distance, l'hétérogénéité du couvert végétal ne modifie plus le comportement territorial de ce mammifère.

Forts de ces premiers résultats, nous comptons améliorer notre méthodologie, en particulier en affinant l'échelle d'investigation.

De même une analyse *simultanée* des divers paramètres étudiés ici, ainsi que l'intégration de nouveaux paramètres de structure des unités de végétation et des mosaïques paysagères (diversité spatiale, degré de connectivité, d'isolement, de complexité, etc.) doivent être envisagées.

Ce travail sera facilité par la mise au point et l'utilisation d'outils d'analyse automatisée dont la réalisation permettrait le rapprochement d'écologues, de biologistes, de biométriciens et d'informaticiens.

Remerciements : nous tenons à remercier Benoît GUIBERT (CEMAGREF, division Espace Naturel et Faune Sauvage, Nogent-sur-Vernisson) pour son aide et pour la mise au point du protocole d'étude.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO M., 1992 - Evolution de la végétation et des paysages dans les Alpes du Sud. Quelle gestion pour les espaces ? Bulletin Mensuel ONC n°167, pp 6-12.

BAUDRY J., 1991 - La perception des changements d'utilisation des terres à différentes échelles. in Les transferts d'échelle, C. Mullon ed. ORSTOM, pp 425-438.

BAUDRY J., BAUDRY -BUREL F., 1982 - La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact, in Acta Œcologica, Œcol. Applic., vol. 3, n°2, pp 177-190.

BONNAUD A., 1993 - L'exploitation des feuillus en Moyenne-Maurienne : une valorisation possible d'un patrimoine naturel pour le développement d'une zone de montagne en déclin. DESS d'Aménagement, CEMAGREF, Universités Paris I et Paris VIII, 207 p. + annexes.

BOZON N., 1989 - Etude écologique des friches agricoles en moyenne Maurienne, DEA d'écologie, CEMAGREF, Université J. Fourier, Grenoble.58 p.

BRUN J.J. & DELCROS Ph., 1991 - Conséquences écologiques de la déprise agricole. Typologie et évolution des milieux naturels en moyenne Maurienne, CEMAGREF, Grenoble, 36 p.

CEMAGREF, 1993 - Répartition spatiale du chevreuil en zone de déprise agricole de montagne. Analyse par relevés d'indices de présence, Etude Cemagref Grenoble, Ministère de l'Environnement, 50 p.

CHENAVIER L., 1994 - Effets de la structure du paysage sur le comportement territorial du chevreuil (analyse de la répartition spatiale des frottis). DEA de géographie, CEMAGREF, Université J. Fourier, Grenoble, 82 p.

DELCROS P., 1993 - Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne, thèse de doctorat, Université J. Fourier, Grenoble, CEMAGREF, 263 p.

DESMARIS C., 1991 - Analyse historique et spatiale des mutations socio-économiques d'un adret de moyenne Maurienne (éléments pour une approche spatio-temporelle des processus d'abandon en montagne), Mémoire de maîtrise de géographie, Université J. Fourier, Grenoble, CEMAGREF, 79 p.

DESMARIS C., 1992 - Patrimoine naturel et développement local. Eléments de réflexion sur l'intégration écologie/économie dans la gestion de l'espace montagnard. DEA « Gestion des espaces montagnards », Université J. Fourier, Grenoble, CEMAGREF 54 p. + annexes.

FARINA A., 1991 - Recent changes of the mosaic patterns in a mountane landscape (north Italy) and consequences on vertebrate fauna, in Options Méditerranéennes - Série séminaires - n° 15, pp 121 - 134.

FELTGEN L., 1992 - Dynamique des communautés ligneuses et évolution des humus dans l'étage sub-alpin, DEA d'écologie, Universités J. Fourier (Grenoble) et St-Jérome (Marseille), CEMAGREF Grenoble, 33 p. + annexes.

FORMAN R.T.T. & GODRON M., 1986 - Landscape Ecology, éd. Wiley, New-York, 619 p.

GRAMET P., 1992 - Le chevreuil, in La forêt privée n°204, pp 9-11.

GROSSI J.L., 1991 - Biodynamique des humus et successions végétales post-culturales en zone de montagne, DEA d'écologie, CEMAGREF, Université J. Fourier, Grenoble, 126 p. + annexes.

GROSSI J.L., CHENAVIER L., DELCROS P., BRUN J.J., 1994 - Effects of landscape structure on vegetation and some animal groups after agricuture abandonment, in Landscape and Urban Planning, vol. 31 / Issue 1-3, pp 291-301.

GUTHORL V., 1994 - Zusammenhänge zwischen der Populationsdichte des Rehwildes (*Capreolus capreolus*, Linné 1758) und dem Verbissdruck auf die Waldvegetation, in Z. Jagdwiss. 40 pp 122-136.

HAVET P., 1988 - La chasse confrontée à la déprise agricole et aux changements d'affectation des terres (parties I, II, III et IV), in Bulletin mensuel de l'ONC n°124 pp 19-24, n°125 pp 25-29 et n°126 pp 25-34.

MAUBLANC M.L., CIBIEN C., GAILLARD J.M., MAIZERET C., BIDEAU E., VINCENT J.P., 1991 - Le chevreuil, in La Terre et la Vie (rev. écol.), suppl. 6, pp 155-232.

O'NEILL R.V., KRUMMEL J.R., GARNER R.H., SUGIHARA G., JACKSON B., DE ANGELIS D.L., MILNE B.T., TURNER M.G., ZYGMUNT B., CHRISTIENSEN S.W., DALE V.H., GRAHAM R.L., 1988 - Indices of landscape pattern. Landscape Ecology, vol. 1 n°3, pp 153-162.

OZENDA P., 1983 - The vegetation of the Alps, Council of Europe, Nature and Environment series n°29, 102 p.

PIQUERET Y., 1993 - Etude de la répartition du chevreuil en moyenne montagne sur un secteur en déprise agricole. Perspectives et limites d'utilisation de la méthode par relevés d'indices de présence, rapport de stage 2ème année, LEGTA du CHESNOY, Nogent/vernisson, CEMAGREF Grenoble, 42 p.

ROY L., 1990 - Analyse spatiale du milieu naturel. Concepts, outils, applications à l'étude des conséquences écologiques de la déprise agricole sur un adret de Moyenne Maurienne (Savoie), Mémoire 2ème année ENGREF, CEMAGREF, Grenoble, 124 p.

VIDAL F., HUBSCHMAN J., 1991 - Approach of Roe deer (*Capreolus capreolus*) ecoethology in the Monts of Vaucluse (France) by operating a multisources geographically referenced data base, in « Ongulés / Ungulates 91 », actes du colloque international, Toulouse, septembre 1991, pp 283-286.

Intégration des activités humaines

Quelle place pour les activités humaines dans la recherche en écologie du paysage ?

Jacques BAUDRY*

Le programme de l'écologie du paysage, telle qu'elle a été développée depuis le début des années 90, peut être résumé de la façon suivante : Quel est le rôle des structures spatiales et de leur évolution sur le déroulement des processus écologiques tels que les dynamiques de population, la dispersion des espèces, les flux de nutriments ? (RISSER *et al.*, 1983)

Les questions sur la dynamique de l'hétérogénéité spatiale, aussi bien que la volonté affichée d'une finalité d'aménagement et de gestion des milieux et de la biodiversité conduisent à réfléchir sur la place que peuvent avoir les recherches sur les activités humaines en écologie du paysage et plus particulièrement dans les paysages agricoles. J'organiserai mon propos en deux points : 1) une option sans prise en compte explicite des activités et 2) une option avec une prise en compte explicite.

PAS DE PRISE EN COMPTE EXPLICITE DES ACTIVITES

Une question centrale du programme de l'écologie du paysage : les relations entre la dynamique des populations et l'évolution des structures des paysages nécessite une analyse de cette évolution. La description des états et des évolutions de ces structures sont l'objet de nombreux travaux. On constate alors que l'état d'une structure, à un moment donné, ne permet pas de prévoir son état futur, car, dans les paysages humanisés, les évolutions dépendent largement de facteurs externes au paysage (BUREL & BAUDRY, 1990). Il n'en est pas de même dans les paysages pilotés par des dynamiques écologiques, telles que l'évolution de la végétation (ROMME, 1982). S'il n'y a aucune étude explicite de ces activités, on fait de l'écologie dans un contexte dont on ignore la dynamique ; ceci pose d'autant plus problème que, contrairement à l'hypothèse implicite de nombreux travaux, il n'y a que rarement « équilibre » entre l'état d'une population, d'un peuplement, à un moment donné et l'état du paysage. Le cas le plus fréquent est celui de transformation des pratiques humaines sans traduction paysagère immédiate ; par exemple, l'intensification de l'agriculture peut passer par une phase d'augmentation de intrants (fertilisation, produits phytosanitaires) avant une transformation du parcellaire, donc du paysage.

PRENDRE EN COMPTE LES ACTIVITES

Si l'utilité, voire la nécessité, de prendre en compte les activités humaines s'impose, il reste à savoir comment le faire. Les concepts et les théories de l'écologie ne permettent que la prise en compte des variables d'état décrivant le résultat des activités dans un paysage. La fauche, le défrichement, l'épandage de pesticide sont des variables de milieu. On peut progresser quelque peu en replaçant ces états dans le contexte de leur décision. On verra alors, par exemple, quelles sont les exploitations agricoles qui ont le plus de prairies ou de moutons,

* INRA / SAD-Armorique 65, rue de Saint-Brieuc 35042 Rennes Cedex
Tél : (33) 02 99 28 72 21 Fax : (33) 02 99 28 72 20 email : jbaudry@roazhon.inra.fr

ou encore les municipalités qui pratiquent des aménagements (BAUDRY, 1993). L'étape suivante, celle de la compréhension des mécanismes qui conduisent à une décision et à sa mise en œuvre technique, ne peut se faire que dans le cadre d'autres disciplines que sont les sciences sociales, les sciences agronomiques... qui possèdent les concepts nécessaires (THENAIL, 1996).

Donc, **schématiquement**, l'écologie du paysage peut développer des concepts et des méthodes pour une approche phénoménologique des dynamiques paysagères, mais elle est démunie pour en modéliser les mécanismes quand ces dynamiques sont liées aux activités humaines. Ce problème du déficit de modèles intégrant le pourquoi des transformations et des mécanismes sous-jacents a déjà été souligné par BAKER. Il en va autrement quand ce sont des processus tels que les feux spontanés ou les épidémies qui font évoluer les paysages. C'est à dire que l'écologie du paysage ne peut que partiellement remplir son programme. Pour remplir ce programme, il faut faire appel à d'autres champs théoriques. Ce qui est tout à fait intéressant, c'est la façon dont les modèles spatialement explicites de l'écologie du paysage permettent de faire le lien avec d'autres disciplines telle que l'agronomie. Quand cette dernière se donne pour objectif la participation à la résolution de problèmes d'environnement, elle ne peut non plus le faire seule, sans compréhension des mécanismes biologiques et biophysiques en cause, surtout sans prise en compte de l'espace, ainsi que les flux et les mouvements qui s'y déroulent.

Il ne s'agit pas ici de proposer un plaidoyer pour une discipline de synthèse, mais, au contraire, de souligner la singularité des disciplines et leurs complémentarités. Il faut sûrement, dans ce domaine, éviter les confusions et construire l'interdisciplinarité. Le chercheur doit définir les moyens, les compétences nécessaires pour répondre à ses objectifs. Pour l'écologue qui s'interroge sur l'état ou la dynamique de la biodiversité en un lieu utilisé par l'homme, la connaissance des activités humaines est nécessaire pour comprendre les dynamiques, aussi bien que pour agir sur elles, les gérer.

Cette réflexion peut être replacée dans les discussions récurrentes sur les relations entre écologie et agronomie (WORSTER, 1991), impossible mariage de disciplines ayant des fonctionnements biologiques comme objet central de recherche. L'une (l'écologie) les abordant en tant que processus spontané, l'autre l'agronomie, en tant que processus pilotés pour une finalité (productive, le plus souvent).

REFERENCES

BAKER, W.L. 1989. A review of models of landscape changes. *Landscape Ecology* 2 : 11-134

BAUDRY, J. 1993. *Landscape dynamics and farming systems : problems of relating patterns and predicting ecological changes.* Pages In : R. G. H. Bunce, Rykszkowski, and M. G. Paoletti, eds. *Landscape ecology and agroecosystems.* Lewis, London, 21-40.

BUREL, F., and J. BAUDRY. 1990. Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France. *Landscape Ecology* 4: 197-210.

RISSER, G., J. R. KARR, and R. T. T. FORMAN. 1983. *Landscape ecology directions and approaches.* The Illinois Natural History Survey, Natural ressources Building 607 East Peabody Drive, Champaign, Illinois 61820.

ROMME, W. H. 1982. Fire and landscape diversity in Subalpine Forest of Yellowstone National Park. *Ecol. Monogr.* 52: 199-221.

THENAIL, C. 1996. *Exploitations agricoles et territoire(s) : contribution à la structuration de la mosaïque paysagère.* Université de Rennes 1, Rennes.

WORSTER, D. 1991. The marriage of ecology and agriculture. *J. Prod. Agric* 4: 279-282.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 71-90

Le rôle des exploitations agricoles dans l'évolution des paysages : un facteur essentiel des dynamiques écologiques

The role of farms in landscape evolution : a major driving factor of ecological dynamics

Claudine THENAIL*, Nathalie MORVAN**, Camilla MOONEN*,
Didier LE COEUR**, Françoise BUREL**, Jacques BAUDRY*

RESUME

La mosaïque d'un paysage agraire résulte de la répartition, dans les exploitations agricoles, des usages du sol et des formes de gestion des bordures et haies. La structure de cette mosaïque présente des formes d'organisation liées au fonctionnement des exploitations, mais qui s'expriment à des niveaux spatiaux autres que la parcelle et l'exploitation. Ces mécanismes sont illustrés par une simulation des effets de deux scénarios de changement de politiques agricoles sur un site de 200 hectares, dont les règles choisies sont les processus d'organisation territoriale dans les exploitations. Les paysages résultants diffèrent par le linéaire de haies, la nature et le degré de fragmentation d'unités d'occupation du sol, à plusieurs niveaux spatiaux. L'exemple de deux espèces animales, aux modalités d'utilisation de l'espace contrastées (mobilité et utilisation des ressources), montre qu'il est important de prendre en compte ces niveaux dans la mise en relation des processus agricoles et écologiques, pour l'analyse de leurs interactions.

MOTS-CLES : exploitations agricoles, territoires agricoles, organisation spatiale, structure paysagère, dynamiques écologiques

ABSTRACT

The agricultural landscape mosaic results from the distribution of land use, and types of field margins and hedgerows management, within farms. The mosaic structure shows forms of organization linked to internal farms functioning, but that express on other spatial levels than fields and farms. To make clear these mechanisms, we simulate the effects of a change in agricultural policies through two scenarios, with only taking territorial management within farms for rules. The resulting landscapes differ by the hedgerow network, the nature and degree of fragmentation of land cover units, at different spatial levels. The example of two species of contrasted modes of space utilization (mobility and use of resources), shows the importance of taking into account those levels, to relate agricultural and ecological processes for analysing their interactions.

KEY-WORDS : farming systems, farms territories, spatial organisation, landscape pattern, ecological processes

* I.N.R.A. S.A.D. Armorique, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France
** Université de Rennes I, C.N.R.S. (UA 1853), Laboratoire E.S.N.M., Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France

INTRODUCTION

De nombreuses questions d'environnement (paysages, biodiversité, gestion durable des ressources naturelles...) sont actuellement dans les débats sur les politiques agricoles, à l'échelon national et européen (NYCHAS, 1995). Les questions portent sur les politiques à mettre en place et leur évaluation. Un certain nombre d'études s'articulant autour de scénarios et de simulations est élaboré à des fins d'aide à la décision pour les politiques agricoles et d'aménagement de l'espace (HEIJMAN *et al.*, 1994 ; RABBINGE *et al.*, 1994 ; VOS et OPDAM, 1993). Le principe de telles simulations est ainsi la prise en compte de manière intégrée des processus écologiques et des activités humaines qui interagissent au niveau d'un même espace.

Or certains aspects fondamentaux des dynamiques des paysages et de leurs relations à l'agriculture sont occultés dans la plupart de ces études.

Les simulations réalisées concernent des échelles larges (états, régions européennes...) qui ne permettent pas la prise en compte de nombreux processus écologiques se déroulant à des échelles plus fines de la mosaïque paysagère : celles où le parcellaire et les bordures de parcelles (éventuellement des haies) interviennent comme facteurs de contrôle (BUREL, 1993 ; ZONNEVELD et FORMAN, 1989). Le contrôle que peuvent exercer ces processus sur ceux qui se déroulent à des échelles plus larges s'en trouve éludé.

De la même manière, la nature des activités agricoles influant, à ces échelles fines, sur le parcellaire et les bordures de parcelles ne sont pas prises en compte. Les informations intégrées à de larges échelles sont les tendances statistiques sur les productions, les techniques et l'occupation du sol. Or les travaux sur les systèmes agraires ont montré pertinente la prise en compte de l'exploitation agricole, unité de décision et de fonctionnement, pour analyser l'intégration de l'agriculture dans son environnement social, économique, de même que son insertion dans le paysage et l'environnement « écologique », et ce, à diverses échelles (le bassin versant, la vallée, la région...) (INRA-ENSSAA, 1977 ; LAURENT, 1991). Via son territoire, l'exploitation est un niveau d'organisation important de la mosaïque paysagère (DEFFONTAINES *et al.*, 1995).

Le fonctionnement global de l'exploitation est, quant à lui, le niveau d'organisation essentiel des pratiques de gestion des parcelles et des bordures, contrôlant en particulier la richesse floristique des bordures (MOONEN, 1994 ; WAY et GREG-SMITH, 1987). La prise en compte des seules résultantes des activités agricoles (état de la fertilisation par parcelle, occupation du sol...) dans l'analyse des relations entre activités agricoles telle qu'elle est pratiquée dans une approche « agrosystémique »(LOWRANCE *et al.*, 1984) ne permet pas la compréhension de dynamiques de bordures.

L'objectif de cet article est de mettre en lumière, par simulation, la structuration différentielle du paysage qui résulte du fonctionnement territorial individuel des exploitations, et d'en envisager les caractéristiques écologiques. Nous avons choisi pour base des scénarios tirés d'une étude néerlandaise à l'échelle des régions européennes (WRR, 1992). Ces scénarios, selon la WRR, reflètent les « courants de pensée » européens actuels. Ils seront appliqués ici à une échelle beaucoup plus fine (200 ha) et à l'aide de règles de décision jouant sur les mécanismes techniques internes des exploitations.

MATERIEL ET METHODES

Sites d'étude et scénarios choisis

Les deux scénarios choisis sont très contrastés :

- Un scénario « marché libre / libre échange » (scénario 1) : l'agriculture est soumise aux lois du marché.

- Un scénario « environnement » (scénario 2), correspondant en fait à un scénario intermédiaire entre deux scénarios proposés par l'étude néerlandaise :

* Nature et paysage : où les efforts sont faits dans le sens de la conservation d'habitats naturels, via la création de zones de réserves complètement dissociées des zones agricoles.

* Protection environnementale : où ce sont l'air, l'eau et le sol que l'on cherche à protéger, en autorisant une agriculture partout mais strictement assujettie à des prérogatives environnementales.

La formule hybride que nous avons choisie est la création d'une zone de protection des bas-fonds, sous forme d'un couloir herbager bocager sans fertilisation. En dehors de cette zone, des cultures sont autorisées. Cette formule de « zone protégée » est déjà appliquée en France dans un certain nombre de cas, ce qui a motivé notre choix. En particulier pour la protection de la qualité des eaux, la création de semi-réserves de taille modeste est la formule

souvent considérée comme la plus réaliste à l'heure actuelle (MEROT *et al.*, 1995).

Le site de simulation est extrait d'une zone étudiée au nord de l'Ille et Vilaine (35) dans le cadre d'un programme de recherche sur les relations entre exploitations agricoles, dynamiques paysagères et conséquences écologiques (BAUDRY *et al.*, 1993). Ce site est traversé par un ruisseau avec une zone humide de bas-fonds de part et d'autre. Le terrain est plat ou en pente douce, sauf dans une partie limitée, au sud, où les pentes sont plus fortes. L'habitat humain est dispersé et il existe, dans cette zone, un bocage encore dense. Les exploitations sont de taille modeste (30 hectares en moyenne). Parmi les 15 exploitations qui utilisent au moins une parcelle dans le site, cinq exploitations y ont leur siège. La production laitière spécialisée domine, avec un affouragement du troupeau basé sur l'ensilage de maïs et d'herbe, la pâture de prairies semées et en moindre mesure de prairies permanentes. Des céréales peuvent être intégrées dans les successions culturales, notamment pour disposer de paille.

Méthode de simulation

Une exploitation peut être définie comme un système avec pour composantes : les infrastructures, la famille/main d'oeuvre, le système de production (nature et composition des productions), le ou les système(s) technique(s) (ensemble de moyens techniques mis en oeuvre pour produire) qui interagissent avec le territoire de l'exploitation que l'agriculteur modèle et gère (GRAS *et al.*, 1989). Un facteur moteur extérieur (un aménagement rural, une mesure agro-environnementale, une opportunité économique...) touche de manière différentielle, selon sa nature, les composantes et le système tout entier (THENAIL et BAUDRY, 1996).

Sur la base des deux scénarios, nous raisonnons ainsi sur les systèmes d'exploitations et ses composantes qui peuvent être touchés, dans le premier cas par un changement d'ordre économique, et dans le second cas par une contrainte localisée de non - fertilisation (contrainte technique), et une contrainte de maintien de haies (contrainte de structure). La simulation porte sur 1) le choix du nombre d'exploitations résultantes dans chaque scénario, la nature de leur production et la structure de leur parcellaire, 2) le système technique des exploitations comprenant l'allocation d'usages aux parcelles et la gestion des bordures.

Pour cette simulation, nous nous sommes appuyés d'une part sur les résultats de travaux concernant le fonctionnement global de l'exploitation agricole et le fonctionnement de son territoire (INRA Agronomie - SAD, 1985 ; PEARSON et ISON, 1987 ; SEBILLOTTE, 1990), les changements actuels affectant les exploitations agricoles (LAURENT *et al.*, 1994), et d'autre part sur la connaissance empirique d'exploitations proches de la zone d'étude, présentant des systèmes de production similaires mais des systèmes techniques et des degrés d'intensification variables.

* L'étape de simulation des systèmes techniques de gestion territoriale de l'exploitation se fait selon un modèle de base qualitatif (THENAIL et BAUDRY, 1994). De manière générale, le parcellaire d'une exploitation est divisé en groupes de parcelles assurant des fonctions distinctes dans le cadre des objectifs de production :

- des fonctions principales mises en oeuvre pour répondre aux objectifs principaux de production (pour une exploitation laitière : les parcelles destinées à assurer l'affouragement d'été des vaches, par exemple) ;

- des usages secondaires destinés à valoriser certaines parcelles à des coûts moindres. Ces usages ne sont pas directement ou pas du tout liés à la production principale mais apportent une aide ou un complément (pour une exploitation laitière spécialisée : des pâtures pour quelques boeufs, par exemple) ;

- des sous-usages correspondant à des parcelles non valorisées (friches, certains taillis...).

L'organisation fonctionnelle du territoire de l'exploitation (organisation de complémentarités de production entre parcelles, circulation du troupeau, de fertilisants...) se traduit spatialement par une répartition raisonnée des différents usages sur ce territoire (DEFFONTAINES, 1985 ; MORLON et BENOIT, 1990).

A cet égard, il existe un modèle de base, concentrique, de répartition des usages du sol à partir du siège d'exploitation (DEFFONTAINES *et al.*, 1995). Il résulte de la conjonction de deux facteurs déterminants de distance et d'encombrement spatial autour de ce siège, qui jouent dans tous les cas, quelles que soient les qualités de structure et de terrain des parcelles. L'importance de ces facteurs résulte de la nécessité de pâtures proches des bâtiments pour les vaches laitières (dans le cas d'un retour en bâtiment pour la traite). Les cultures et pâtures pour génisses peuvent être plus ou moins loin selon les possibilités.

En effet, sur la base de ce modèle, l'allocation d'usage se fait pour chaque parcelle, selon une hiérarchie de déterminants. Si la distance au siège d'exploitation est un facteur

fort, il entre toutefois toujours en jeu de manière relative, avec la pente, l'humidité de la parcelle, (BLANC - PAMARD et MILLEVILLE, 1991 ; ALFARO *et al.*, 1994), la fertilité (SEBILLOTTE *et al.*, 1989) par rapport aux caractéristiques de l'ensemble du parcellaire et des objectifs et techniques de production de l'exploitant. Ainsi, selon les cas, le modèle concentrique se trouve plus ou moins déformé. Par ailleurs, la structure spatiale varie d'une exploitation à l'autre.

* En ce qui concerne le réseau de haies, il est nécessaire de distinguer d'une part, la présence de haies et leurs connexions, qui sont liées à l'histoire foncière du territoire (qui n'est pas forcément superposé à celui des exploitations actuelles), et d'autre part les caractéristiques morphologiques des haies, qui dépendent fortement de la gestion actuelle au sein des exploitations.

La simulation présentée ici, prend en compte les deux aspects, en opérant une restructuration du parcellaire affecté aux exploitations, et en considérant les choix de gestion des haies au sein des exploitations.

Il existe pour l'instant peu de connaissances suffisantes et formalisées sur la différenciation spatiale de la gestion des haies dans les exploitations. La simulation se base sur les connaissances acquises sur nos sites d'études, par enquêtes (BARMOY et CASSEGRAIN, 1995) et sur les relations spatiales entre types de haies (plus exactement certaines caractéristiques morphologiques révélant des pratiques de gestion) et usages du sol des parcelles adjacentes (non publié).

* Les étapes cartographiques de la simulation sont les suivantes :

1. Sélection / placement des sièges d'exploitations ;
2. Modification de la structure du parcellaire ;
3. Allocation des différentes parcelles aux exploitations ;
4. Allocation des usages aux différentes parcelles dans les exploitations. A cette étape l'évolution des bordures de parcelles selon les scénarios est raisonnée.

Les modifications suivant différentes règles de décision ont été effectuées à la main sur une carte numérisée du paysage initial. Le Système d'Information Géographique utilisé (IDRISI) nous a permis par la suite un certain nombre d'analyses spatiales.

Mise en oeuvre de la simulation : modification des exploitations

Nous avons choisi une zone de simulation qui présente initialement une composition en exploitations relativement homogène, en terme de types de production et d'intensification des techniques de production. Nous gardons pour les scénarios cette même logique de relative homogénéité intra-site selon ces critères. Par contre, dans chacun des trois cas (état initial, scénarios 1 et 2), les exploitations se trouvent dans des conditions différentes de territoires (structure, type de terrain). Ainsi, les choix globaux d'usage du sol, mais surtout les choix relatifs d'allocation d'usage aux parcelles et le fonctionnement de leurs territoires seront différents. Ceci nous permet de concentrer cette simulation sur la mise en évidence des effets collectifs d'organisation du paysage, résultant de l'agrégation des territoires d'exploitations.

La mise en oeuvre des scénarios se traduit d'abord par un changement des systèmes de production et des structures d'exploitations existants.

Pour le scénario 1, les exploitations qui sont susceptibles, dans cette région, de répondre à des exigences de compétitivité sont de grandes exploitations laitières (présence d'une filière « lait » très importante et structurée) et de cultures. Pour le scénario 2, le couloir herbager impose des exploitations d'élevage mixte lait / viande (ou spécialisées viande) susceptibles de tirer au mieux parti des prairies permanentes.

Dans les deux cas, le nombre d'exploitations utilisant le site est inférieur à celui trouvé pour l'état initial (deux sièges d'exploitation se maintiennent, pour chacun des scénarios). Dans le premier cas, la compétitivité d'exploitations laitières et / ou céréalières va de pair avec un agrandissement des structures de production, donc une diminution du nombre des exploitations. Dans le deuxième cas, des exploitations d'élevage extensif ont besoin d'une surface accrue pour l'affouragement des animaux, basée sur l'herbe. Nous avons donc aussi choisi dans ce cas une diminution du nombre des exploitations.

L'agrandissement des structures des exploitations avec une main d'oeuvre constante s'accompagne d'une recherche pour simplifier l'organisation du travail, la circulation des engins, les interventions techniques (DEDIEU, 1993 ; CERF *et al.*, 1994). L'un des moyens de cette simplification est le regroupement du parcellaire et un agrandissement des parcelles. Nous avons ainsi modifié le parcellaire dans le même sens pour les deux scénarios, mais de manière moins importante pour le deuxième,

répondant à l'obligation de garder une certaine densité de haies. En outre, pour le premier scénario, l'intensification de l'utilisation du sol renforce ce processus.

Pour illustrer les variations de nature et d'organisation des usages du sol dans les exploitations, la figure 1 montre l'évolution d'une exploitation sélectionnée, à dominante laitière, selon les trois états (état initial, scénario 1 et scénario 2).

Selon le modèle présenté, les trois exploitations, de système de production identique, ont en commun un certain nombre de caractéristiques d'organisation de leurs territoires : présence de pâtures proches à vaches laitières, de cultures fourragères pour l'alimentation hivernale du troupeau, de pâtures à génisses qui peuvent être plus éloignées. Nous nous intéressons aux variations, sur cette base, du système technique de production et de gestion territoriale de l'exploitation dans les trois cas.

* *L'exploitation de l'état initial (observé),* dispose d'une surface totale modeste (x ha), d'un parcellaire morcelé et dispersé : l'exploitant doit ainsi tirer partie de l'ensemble de son parcellaire pour assurer un affouragement correct du troupeau, c'est-à-dire pour remplir les fonctions principales. Cela se traduit par une variété importante de sources d'affouragement, adaptées aux conditions variées de sol et de structure des parcelles : cultures fourragères et prairies diverses (semées, de plus ou moins longue durée, ou permanentes). Pour les mêmes raisons, l'exploitation de l'état initial présente des usages secondaires mais pas de sous-usages dans les zones difficiles de bas-fonds et de pentes. Ces parcelles sont principalement occupées par des pâtures pour génisses (la surface autour des bâtiments étant limitée, elle est strictement réservée aux vaches laitières) et quelques animaux à viande (boeufs...).

De nombreuses parcelles sont bordées de haies dans l'exploitation. La gestion des arbres se fait par émondage[1], les émondes servant de bois de chauffage. L'exploitant gère aussi la base de la haie pour éviter qu'elle ne s'embroussaille et s'étende. Cette gestion comprend du débroussaillage mécanique, du débroussaillage chimique, et ce, en fréquence et en intensité variables, selon l'usage de la ou des parcelle(s) adjacente(s). Ainsi, au bord des parcelles de cultures, le débroussaillage et l'émondage sont plus fréquents qu'en bord de prairies, avec une utilisation plus importante de débroussaillants chimiques. Au bord de pâtures, la haie « gêne » moins et constitue un abri pour les animaux.

* *L'exploitation du scénario 1* axe l'affouragement estival des animaux sur la prairie semée mais aussi l'ensilage de maïs. Ainsi, les prairies permanentes sont absentes et la surface en prairies semées autour des bâtiments est restreinte au profit de nombreuses parcelles de cultures fourragères. Les cultures de vente (sur des parcelles éloignées) sont variées, installées chaque année en fonction des opportunités du marché. Ce type de fonctionnement technique basé sur de grandes cultures et l'usage d'engins lourds, avec une main d'oeuvre relativement peu importante s'accompagne d'une simplification de la gestion du parcellaire :

- Les parcelles difficiles, humides ou pentues, mais aussi les petites parcelles et les pointes de certaines parcelles sont laissées en friches ou en taillis.
- Les haies représentent des contraintes dans la gestion technique de la parcelle : les arasements sont importants et les haies restantes sont gérées de manière drastique notamment avec l'usage systématique de débroussaillant chimique. Parallèlement, les haies des parcelles non valorisées s'enfrichent.

* *L'exploitation du scénario 2* axe l'alimentation estivale et hivernale des animaux sur les prairies permanentes (pâture et fourrage) situées sur une zone étendue, autour des bâtiments. Dès lors que les cultures sont autorisées en dehors de la zone de protection, l'exploitant sera enclin à y implanter du maïs. C'est en effet un fourrage plus énergétique que l'herbe et qui permet de sécuriser l'affouragement hivernal (les rendements du maïs et les résultats d'ensilage sont plus stables que pour l'herbe).

La diversité d'usage du sol provient surtout des pratiques d'allotement et de circulation du troupeau sur les différentes prairies. Le fonctionnement technique axé sur la gestion de la prairie permanente permet une valorisation assez aisée de parcelles difficiles (petites, lointaines, pentues...), elles sont gardées en prairie, pâturées par des animaux secondaires dans le système de production : vaches taries, boeufs...(usage secondaire). Toutefois, des zones d'enfrichement peuvent apparaître sur certaines parcelles disposant d'un chargement (nombre d'animaux par unité de surface) trop faible, et donc sous-pâturées (BAUDRY, 1991).

Sur la majeure partie du parcellaire, le réseau bocager est maintenu car il ne représente pas une contrainte. Dans le couloir herbager, les haies sont gérées avec un débrous-

[1] L'émondage est une forme particulière de taille des arbres de haies dans cette région. L'arbre d'émonde (ragosse ou ragole) est soumis à une coupe répétée des branches latérales, au ras du tronc. Le tronc appartient au propriétaire tandis que l'émonde (branches) revient au fermier.

saillage mécanique et le pâturage éventuel des animaux. L'émondage est régulier, dans les limites de main d'oeuvre disponible, cette activité représentant un travail conséquent. De fait, les situations d'enfrichement de haies, notamment dans les zones sous-pâturées, ne sont pas négligeables.

RESULTATS ET DISCUSSION

Conséquences des simulations sur la structure du paysage

Nous procédons dans cette partie en trois étapes principales, correspondant à différents degrés d'investigation de la mosaïque paysagère : composition globale de l'usage du sol, fragmentation globale de certains de ces usages, et fragmentation de ces mêmes usages au sein de zones définies à l'intérieur du site.

Ces zones sont définies par type de milieu physique homogène. La zone correspondant au couloir herbager réglementé sera aussi prise en compte. L'analyse par zone est destinée à « tester » le rôle structurant du milieu physique d'une part, de la zonation réglementée d'autre part, sur la mosaïque paysagère.

De manière générale, à chacun de ces niveaux d'investigation nous considérerons d'une part l'information apportée sur l'organisation topologique de la mosaïque paysagère, d'autre part les relations entre organisation topologique et organisation fonctionnelle de cette mosaïque, relativement aux exploitations.

Seront abordées enfin les relations entre ces organisations et la structure du réseau bocager.

Composition de l'usage du sol dans les trois paysages

Compte-tenu de nos choix, la composition de l'usage du sol reflète directement la diversité interne des exploitations. La figure 2 montre tout d'abord l'augmentation nette, et attendue, de la surface en prairie lorsque l'on passe du scénario 1 à l'état initial puis au scénario 2. Par contre, il est à noter que les paysages du scénario 1 et de l'état initial se ressemblent par la dominance des cultures, tandis que les paysages des deux scénarios sont plus proches l'un de l'autre par la part de « sous-usages » (taillis et friches).

Concernant la part de sous-usages dans les paysages des scénarios, bien que les productions et les techniques soient très différentes, la simplification des systèmes techniques dans les deux cas a pour effet de délaisser en partie certaines portions de leur territoire. Cette ressemblance est ainsi engendrée par des déterminants et des processus de nature différente.

Dans l'état initial, la nécessité de valorisation de l'ensemble du territoire de chaque exploitation par une diversité de cultures fourragères, de prairies semées de plus ou moins longues durées amène à une part de cultures assez proches de celle du scénario 1. Par contre, dans ce scénario 1 la composition des cultures est différente : ce sont le maïs et les cultures de vente qui dominent largement. Ainsi, on notera qu'outre les processus, les résultats sont aussi différents selon le degré de détail choisi dans la définition des cultures.

Organisation spatiale des trois paysages

On observe une répartition spatiale des prairies permanentes ainsi que des bois et friches, qui oppose fortement les trois paysages (figure 3), alors que leur composition globale en occupations du sol montre certaines similitudes (cf. paragraphe précédent). Plusieurs paramètres de structure permettent de quantifier ces différences : hétérogénéité, connectivité... (TURNER et GARDNER, 1991).

Nous avons choisi d'utiliser la fragmentation des usages, estimée ici par le nombre de fragments par classe de taille, que nous relierons aux notions de diversification, de spécialisation, de différenciation spatiale des usages du sol engendrée par l'ensemble des exploitations. Dans cette étude, un fragment est défini par un ensemble de parcelles adjacentes de même occupation du sol : c'est donc un élément spatial qui peut être défini et utilisé sans connaissance des exploitations agricoles.

Fragmentation globale des usages du sol (cas des prairies permanentes et des cultures)

* *Les prairies permanentes* (figure 4) : le degré de fragmentation total des prairies permanentes diminue, de manière attendue, avec l'augmentation de la surface totale de prairie. Ce degré de fragmentation, correspondant au rapport du nombre de fragments sur la surface totale de prairies est de 1,5 pour le scénario 1, de 0,8 pour l'état initial, et de 0,3 pour le scénario 2. Par contre, les profils de répartition des fragments par classe de taille présentent des différences moins homogènes entre les paysages. Ainsi, les paysages du scénario 1 et de l'état initial se caractérisent par un profil où les fragments de petite taille (inférieure à deux ha) prédominent nettement, tandis que le paysage du scénario 2 montre une répartition assez homogène des fragments dans toutes les classes de taille.

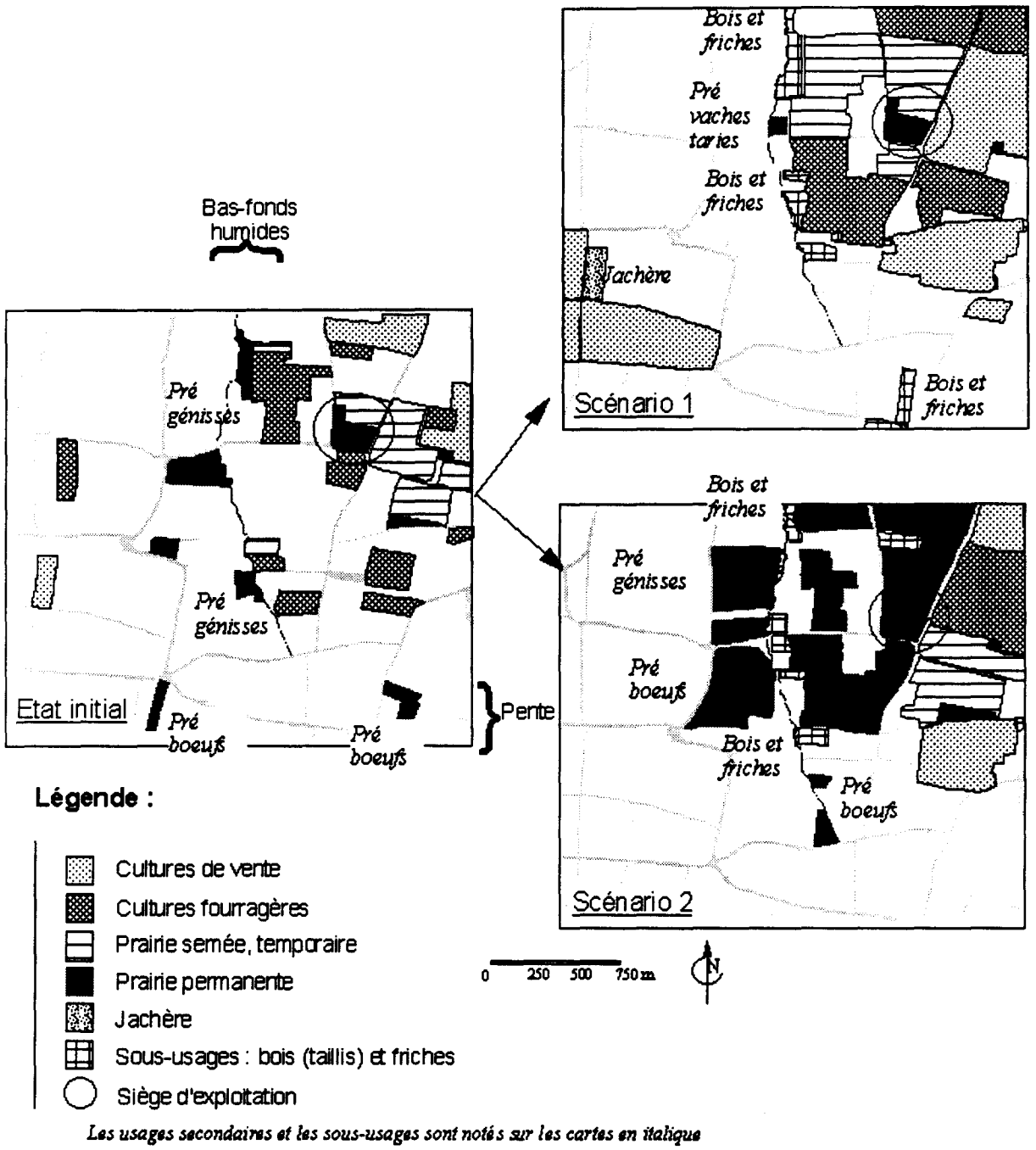


Figure 1.- Cartographie d'un territoire d'exploitation laitière dans le site d'étude : état initial et simulations

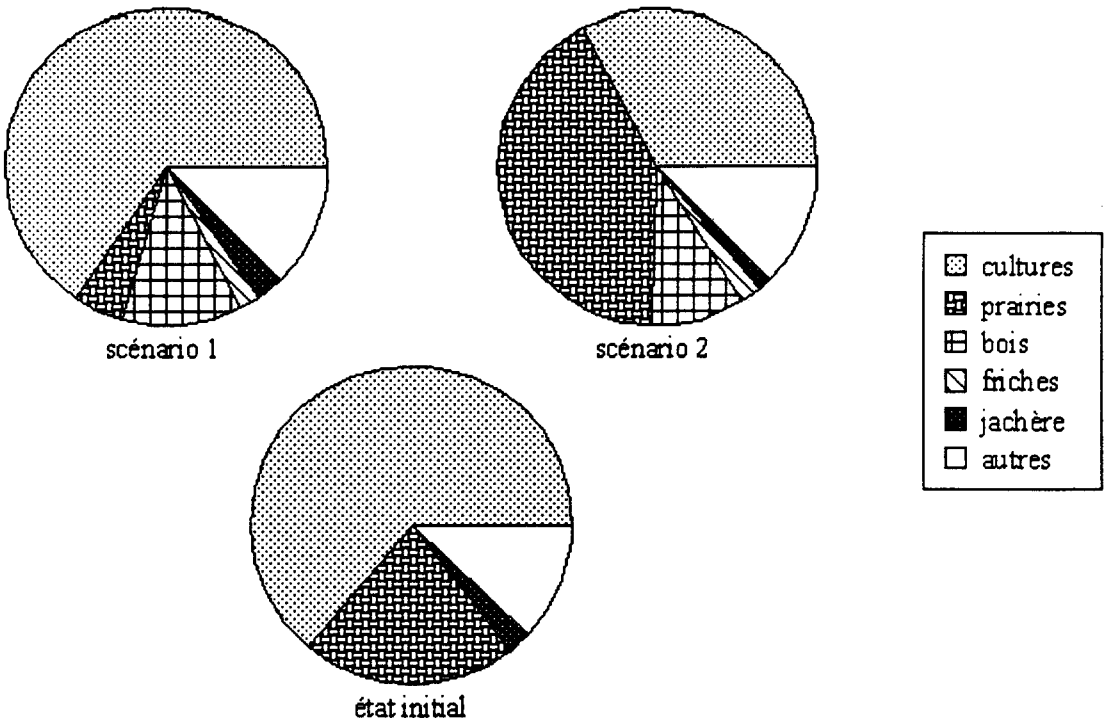


Figure 2.- Répartition des usages du sol dans les trois paysages : observés et simulés

* *Les cultures* (figure 5) : le degré de fragmentation total des cultures est similaire d'un paysage à l'autre, avec un rapport du nombre de fragments par unité de surface (en ha) de 0,3 pour l'état initial, de 0,2 pour le scénario 1 et de 0,3 pour le scénario 2. Pourtant, si les paysages de l'état initial et du scénario 1 présentent une proportion de culture similaire, la proportion observée pour le scénario 2 est nettement inférieure.

D'autre part, les paysages du scénario 1 et de l'état initial qui se ressemblent par la proportion et la fragmentation totale des cultures, diffèrent par le profil de répartition des fragments de culture par classe de taille. En effet, le paysage de l'état initial se singularise par la proportion importante de fragments inférieurs à un hectare, deux à trois fois supérieure à ce que l'on observe pour les scénarios 1 et 2.

Ainsi, contrairement à ce que l'on observe pour les prairies permanentes, les différences d'un paysage à l'autre, de systèmes d'exploitations et de processus techniques internes aux exploitations n'affectent pas le degré de fragmentation total des cultures. En d'autres termes, dans les trois cas, *les ensembles de parcelles* allouées aux cultures présentent le même degré de fragmentation.

Au contraire, les ensembles de parcelles allouées aux prairies permanentes ne présentent pas le même degré de fragmentation. Plus la surface en prairie permanente diminue, plus la fragmentation correspondante augmente, ce qui pourrait être mimé par un processus aléatoire d'allocation d'usage.

Les profils de répartition de fragments par taille montrent aussi que des différences à la fois dans la taille et l'isolement des parcelles existent lorsque l'on passe d'un usage à l'autre et d'un paysage à l'autre.

Ce phénomène d'agrégation partielle et différentielle des usages à l'échelle du paysage est une propriété émergente.

Sachant que le milieu physique est généralement considéré comme un facteur très structurant de la mosaïque, nous analysons dans le chapitre suivant la relation entre les zones de milieu physique homogène et cette différenciation spatiale émergente.

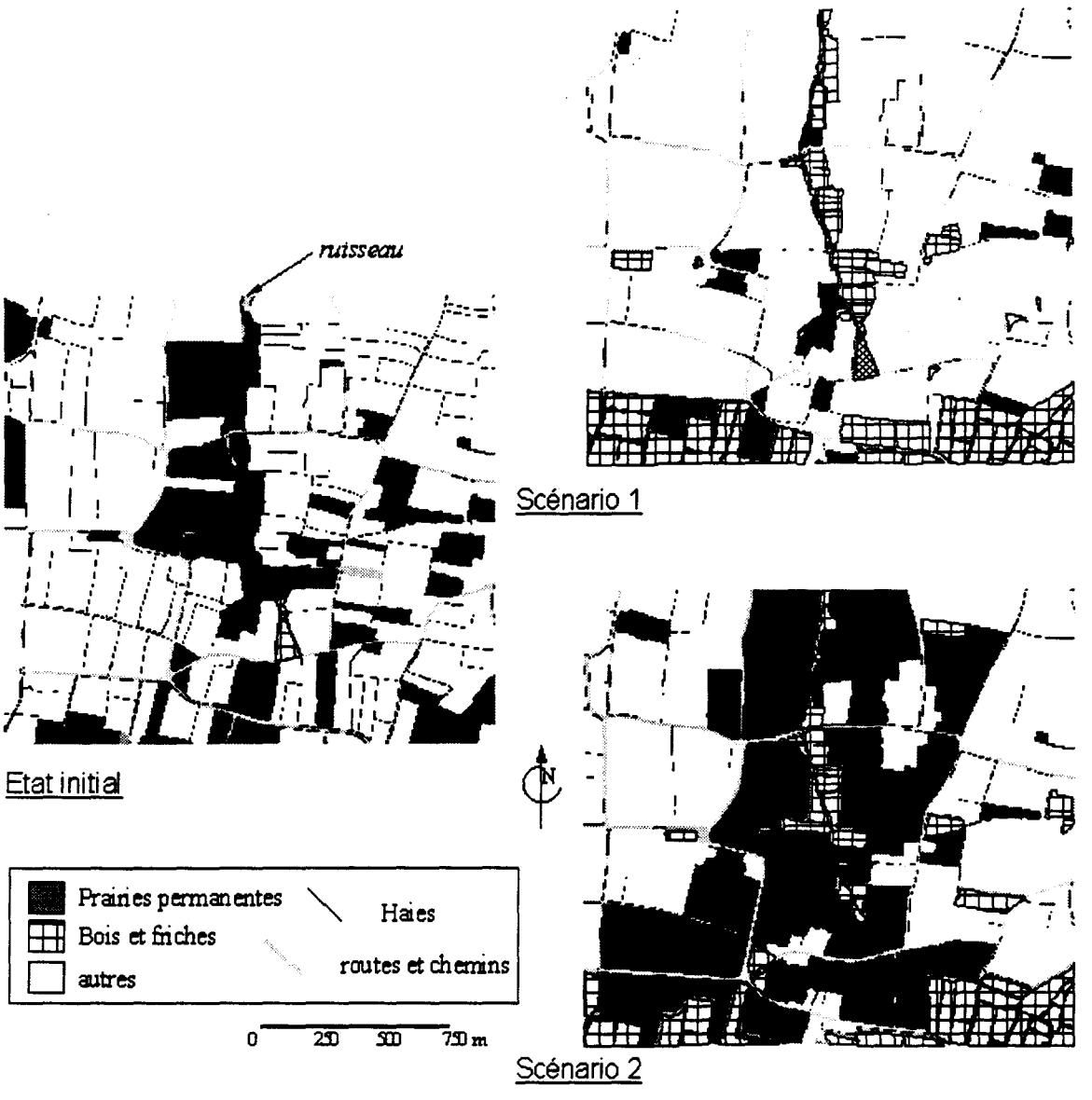


Figure 3.- Cartographie du réseau de haies, des prairies permanentes, des bois et des friches : état initial et simulations

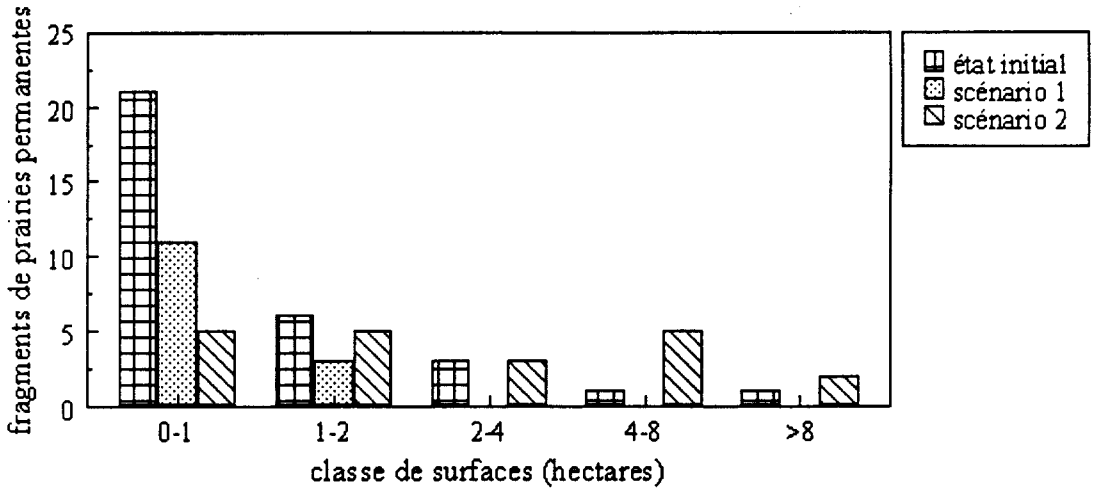
Fragmentation des usages du sol par zone, dans le paysage

Les types de terrains définis sont les suivants : zone saine et plate, zone plate d'hydromorphie moyenne à forte, et zone de pente. La zone correspondant au couloir herbager du scénario 2 sera aussi considérée.

Les trois paysages sont ici comparés, du point de vue de la diversité et de la fragmentation des usages, à l'intérieur des zones.

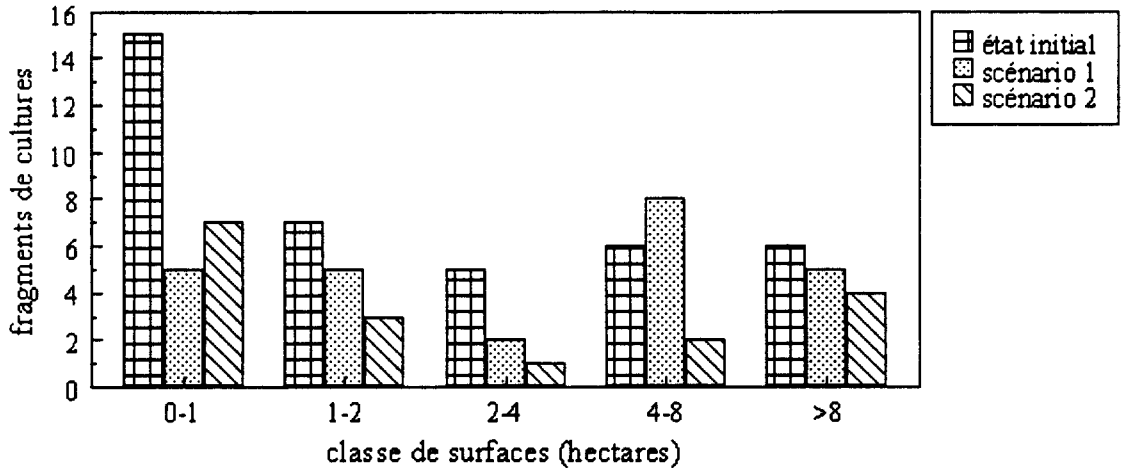
* *La zone de bas-fonds humides* (adjacente au ruisseau, figure 6) apparaît comme une zone différenciée du point de vue des usages, pour les trois paysages. Par contre, ces usages ne sont pas de même nature. C'est la prairie permanente qui prédomine dans le paysage de l'état initial, tandis que ce sont les bois et friches pour le scénario 1 et les prairies, bois et friches pour le scénario 2.

* *La zone de pente* (figure 7) montre une spécialisation des usages dans les paysages des scénarios. Dans ce cas aussi, la nature de la spécialisation n'est pas la même. Pour le scénario 1, les bois et friches prédominent avec un degré de fragmentation faible. Pour le scénario 2, ce sont les prairies, bois et friches qui dominent. Par contre, pour l'état initial, cette zone de pente présente une diversité d'usages comparable à celle qui existe sur l'ensemble du site, les prairies y sont toutefois globalement moins fragmentées.



état initial: 32 fragments, 40 hectares
scénario 1: 14 fragments, 9 hectares
scénario 2: 20 fragments, 74 hectares

Figure 4.- Fragmentation des prairies permanentes : état initial et simulations



état initial: 39 fragments, 120 hectares
scénario 1: 25 fragments, 121 hectares
scénario 2: 17 fragments, 60 hectares

Figure 5.- Fragmentation des cultures, c'est-à-dire usages agricoles autres que les prairies permanentes : état initial et simulations

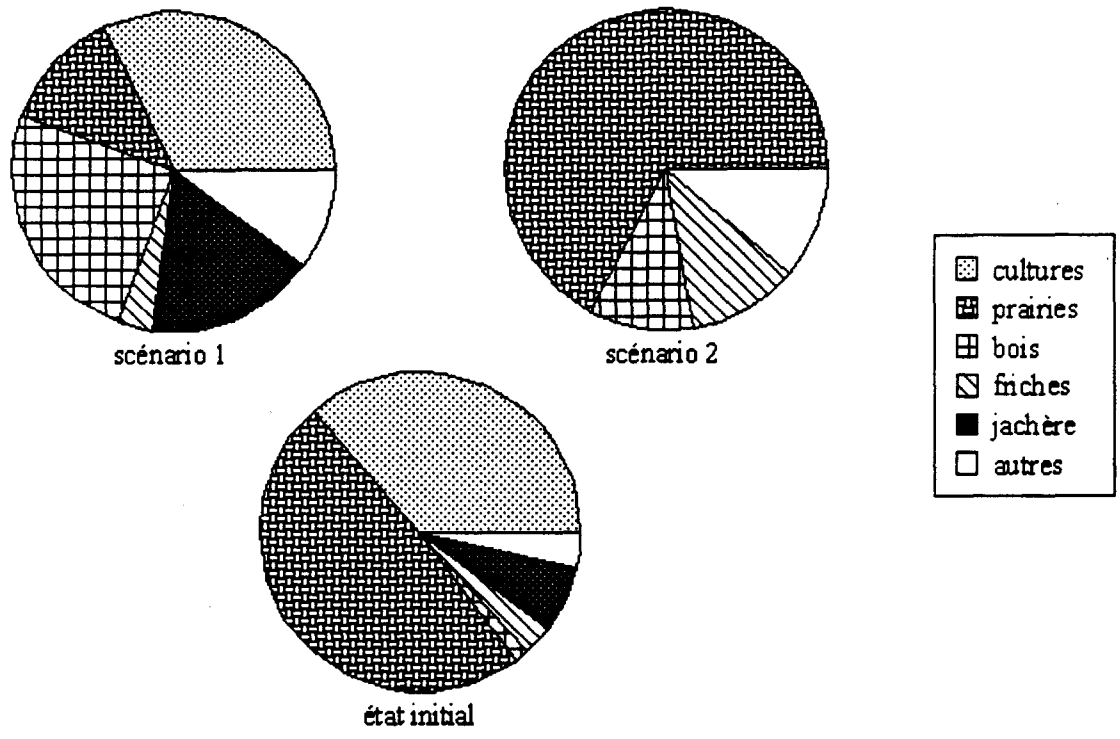


Figure 6.- Répartition des usages du sol dans la zone de bas-fonds

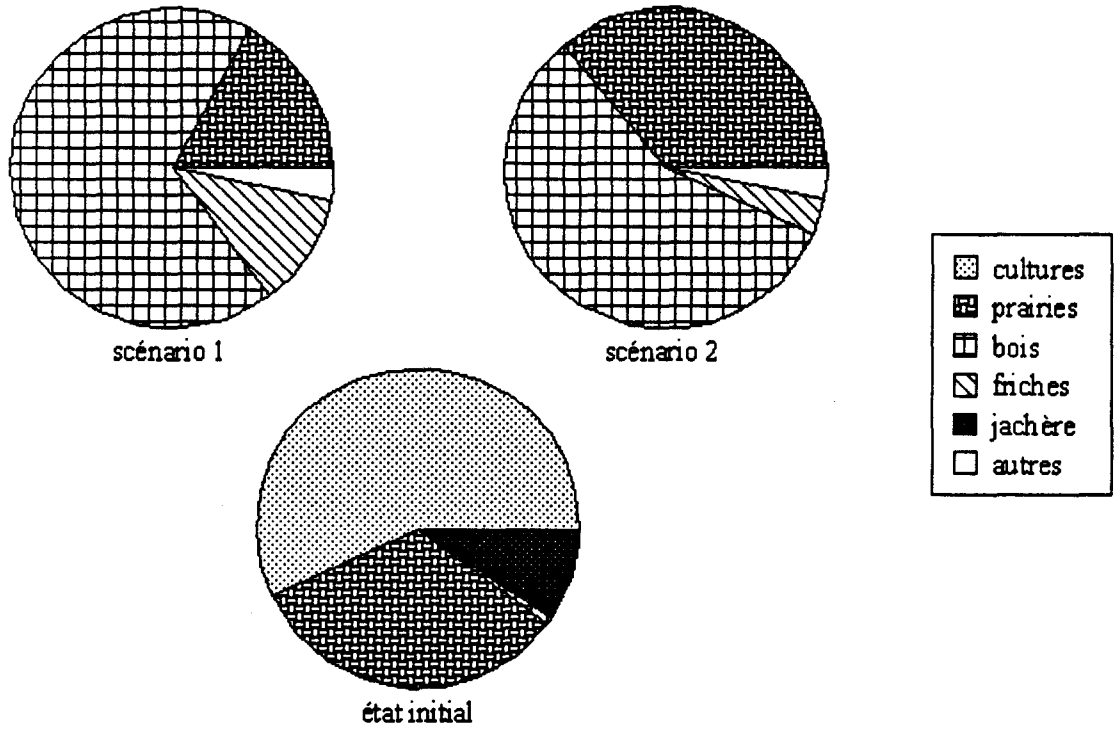


Figure 7.- Répartition des usages du sol dans la zone de pente

* *La zone de terrain plat et sain :*

Dans les trois paysages, cette zone présente une proportion importante de culture, avec un degré de fragmentation faible. Toutefois, cette zone présente aussi, quel que soit le paysage, une diversité d'autres usages. Ces usages ont un degré de fragmentation nettement plus élevé dans les paysages de l'état initial et du scénario 1 que dans le paysage du scénario 2. Pour ce dernier, ils correspondent à l'ensemble des prairies très agrégées à l'intérieur du couloir réglementé. On observe pour ce scénario, dans la zone de faibles contraintes, une forte différenciation des usages (et des niveaux d'intensification) en deux sous-parties de part et d'autre de la limite du couloir.

Ainsi, le milieu physique participe, ici, à une structuration de la mosaïque paysagère, via une différenciation collective, spatiale, des usages. Mais, selon les paysages et les types de milieu physique, cette influence peut 1) s'exprimer de manière très différente, 2) être liée à des processus agricoles de nature différente, ou bien encore 3) apparaître comme minime par rapport à d'autres déterminants.

La zone de pente illustre le cas 3). Pour le paysage de l'état initial, dans lequel les exploitations cherchent une valorisation maximale de leurs territoires, la pente représente une contrainte perçue diversement et est souvent relativement moins importante que les contraintes de distance, ou de taille de la parcelle. Selon ces critères multiples (parcelles petites et éloignées, larges et éloignées etc.), les parcelles situées dans cette zone se trouvent dans des conditions très différentes les unes des autres, et expriment à cause de cela des usages très divers. La fragmentation de ces usages se trouve alors être plus importante que ce que l'on aurait obtenu avec une influence très forte du facteur « pente ». De ce fait, la zone de pente apparaît comme moins différenciée, moins lisible, que la zone de bas-fonds par exemple.

Cette zone de bas-fonds illustre le cas 2). Elle se caractérise par un enfrichement important dans les deux scénarios, mais les processus responsables sont différents. Dans le scénario 1 les exploitations ont un même choix *a priori* de différenciation forte de leurs territoires, avec des zones utilisées (celles qui sont fortement intensifiables) et des zones abandonnées (non gérables). Dans le scénario 2, au contraire, le choix initial est bien de gérer la totalité du couloir herbager. Mais l'importance des surfaces à gérer induit un abandon de certaines parcelles les plus difficiles (taillis). D'autre part, il existe localement des phénomènes de sous-pâturage, induisant une déprise, dans les zones les moins accessibles et aux marges de ces zones ou d'autres parcelles.

Cette zone de bas-fonds illustre aussi le cas 1). En effet, dans chacun des 3 paysages, elle correspond à une zone qui se différencie nettement par ses usages du reste du site, mais dans les scénarios il s'agit de bois et friches, tandis que dans l'état initial ce sont des prairies.

Dans ce paysage initial, les contraintes physiques de cette zone apparaissent, pour les exploitations, comme nettement plus déterminantes que dans la zone de pente et amène ainsi une différenciation de cette zone. Mais le maintien d'un niveau suffisant d'affouragement du troupeau (avec des territoires d'exploitations de petite taille) induit un usage généralisé de la prairie dans cette zone.

Caractéristiques du réseau bocager

Les processus affectant le réseau bocager sont de deux ordres : ceux affectant la structure même du réseau, et ceux affectant les caractéristiques morphologiques des haies.

* *Processus affectant la structure du réseau :*

Ils sont liés à la restructuration du parcellaire des exploitations lors de la simulation. L'agrandissement global des parcelles pour les deux scénarios amène de façon assez évidente une diminution globale du linéaire de haies dans les deux paysages (figure 8).

En outre, on observe des différences entre paysages, quant aux variations dans l'espace de la densité de haies et de la connectivité du réseau. Dans les deux scénarios, les zones de milieux les plus contraignants sont des zones où le parcellaire a été peu modifié, de même que le réseau de haies. Ceci est aussi vrai pour le paysage de l'état initial. Par contre, dans les paysages des scénarios, la différence entre ces zones contraignantes et le reste du site est très marquée, contrairement à ce que l'on a pour le paysage initial. On observe ainsi, pour les paysages des scénarios, non seulement un linéaire moins important dans les zones non contraignantes, mais aussi plus de haies isolées. Ce phénomène de différenciation spatiale du réseau des zones de bas-fonds s'observe assez souvent dans les communes bocagères.

* *Processus affectant les caractéristiques morphologiques des haies :*

Dès lors que la gestion des haies vise globalement à contrôler son élargissement (en plus du prélèvement de bois), il est intéressant de prendre en compte la largeur, la densité, d'une part de la strate arborescente (canopée gérée à une échelle pluriannuelle), d'autre part de la strate arbustive (broussailles gérées à une échelle annuelle). La fréquence et l'intensité de l'entretien de chacune des deux strates sont va-

riables. Il est ainsi possible d'avoir grossièrement dans le paysage plusieurs combinaisons de ces deux strates, relativement à leur largeur et leur densité. Finalement, sur un ensemble de haies globalement connectées, l'une ou l'autre des strates peut être déconnectée.

Selon les paysages (état initial, scénario 1 ou 2) il existe des relations plus ou moins fortes et de nature diverse entre type d'usage et caractéristiques morphologiques des haies.

Dans le paysage du scénario 1, ce sont deux types extrêmes de haies qui dominent. Il s'agit, en zone de déprise, de haies à strate arborescente et arbustive de forte densité, donc, dont chacune des strates présente un fort degré de connexion. En zone de cultures, dominent des haies à strates arborescente et arbustive de faible densité (avec strates arbustives peu connectées), voire des haies uniquement à strate arbustive.

Ainsi, la gestion des haies renforce la différenciation spatiale du paysage réalisée au travers des usages du sol.

Dans le paysage du scénario 2, trois zones peuvent être discernées.

Dans la zone de bas fonds, les profils des haies sont comparables à ce que l'on trouve dans cette même zone mais dans le paysage du scénario 1.

Dans les zones de cultures, les haies sont majoritairement de strates arborescentes et arbustives de faible densité.

Au contraire, les zones de prairies se caractérisent par une diversité de types de haies, relativement à la densité des strates. Cette diversité est liée à la diversité de pratiques de gestion des prairies. On peut avoir des haies de strates arborescentes de densité moyenne ou forte, combinées à des strates arbustives de densité faible (pâturage du talus par les animaux), moyenne, ou forte (débroussaillage peu fréquent). On notera que dans la majeure partie du couloir herbager, la connectivité des strates arbustives est inférieure à celle des haies, toutes strates confondues.

Dans le paysage de l'état initial, la zone de bas-fonds se caractérise par des profils de haies beaucoup plus divers que ce que l'on trouve dans les scénarios, pour la même zone. L'absence de sous-usage et la diversité des pratiques de gestion de prairies en sont à l'origine (comme pour le couloir herbager du scénario 2). Les haies des zones de culture présentent des densités (strate par strate) globalement moins importantes que celle des zones de cultures, mais les différences sont beaucoup moins marquées que ce que l'on trouve dans les paysages des scénarios. Cette tendance est ainsi la même que pour les linéaires et le degré de connectivité des haies toutes strates confondues.

Conséquences écologiques des simulations : l'exemple de deux groupes d'espèces d'insectes

La prise en compte récente de l'hétérogénéité des espaces a permis de développer de nouvelles problématiques de dynamiques de population, de peuplement et de biodiversité.

Les paysages obtenus par les simulations sont d'un point de vue structural très différents. A partir de la bibliographie, il est possible d'envisager des variations de processus écologiques dans ces trois paysages (BUREL *et al.*, en révision).

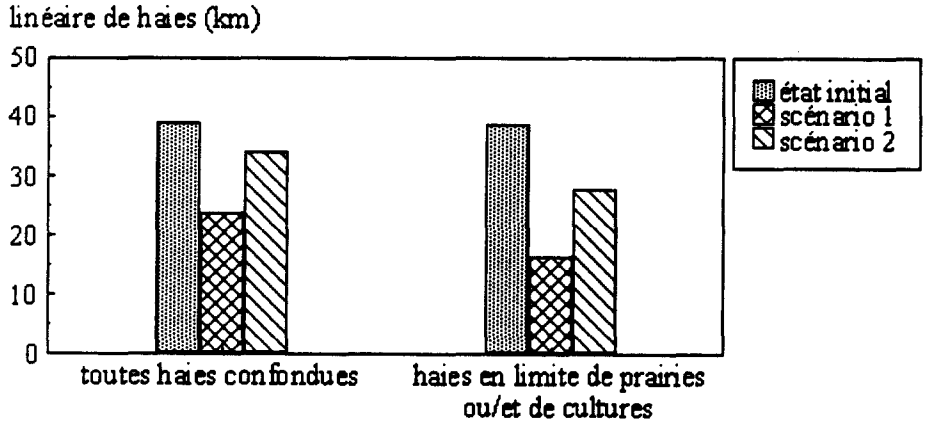


Figure 8.- Le linéaire de haies dans trois paysages observés et simulés ; les haies en limites de culture ont été différenciées de l'ensemble des haies.

La faune présente dans les paysages bocagers est très variée. Parmi les nombreuses espèces, il est possible d'opérer des regroupements en fonction de l'un de leurs traits de vie, par exemple l'utilisation de l'espace. A cet égard, certaines espèces accomplissent la totalité de leur cycle dans un élément du paysage.

Par contre d'autres espèces utilisent différents éléments. Il est intéressant d'envisager les conséquences des scénarios sur de tels groupes d'espèces. Pour cela, nous allons considérer les carabes forestiers d'une part et le genre Hilara (Empididae : Diptera) d'autre part, en nous référant aux études passées et actuelles qui sont réalisées sur des milieux semblables (BU-REL, 1991 ; FRY, 1995).

Les carabes forestiers sont des insectes rencontrés le plus souvent, et en plus grande abondance, en forêt. Cependant les haies, du fait de leurs caractéristiques structurales, accueillent aussi ces espèces. De nombreuses études ont montré le rôle corridor de ces structures linéaires boisées pour les carabes forestiers (BUREL, 1991 ; PETIT et BUREL, 1993, MAUREMOOTOO, sous presse). La disponibilité de l'habitat bois / haies influence donc la distribution de ces espèces et leur dynamique de populations.

De plus, des études ont suggéré, à leur égard, une organisation en métapopulation. Cette hypothèse souligne l'importance de la structure spatiale des haies pour le maintien des populations. En effet, les échanges entre populations seront favorisés dans un paysage bocager si le réseau est bien connecté (PETIT, 1994).

Dans les paysages obtenus après simulations, l'habitat forestier augmente globalement, quel que soit le scénario considéré. La colonisation de ces nouveaux habitats par les carabes forestiers est probable à partir des haies maintenues en limite des bois et friches.

Cependant, dans le scénario 1, la déstructuration du réseau de haies sur l'ensemble du site menace la survie de la métapopulation. Par contre, dans le scénario 2, le couloir herbager apparaît comme une zone très favorable aux carabes forestiers car il s'accompagne d'une évolution vers un réseau bocager bien structuré, composé de haies elles-mêmes de structure favorable, et d'une augmentation des bois et friches. En effet, la distribution des carabes forestiers est dépendante de l'isolement des habitats favorables, mesure qui doit intégrer la qualité des éléments, le coût de déplacement dans des haies épaisses ou dans des chemins creux étant moindre (PETIT et BUREL, ce volume). Mais en dehors de ce couloir les populations sont menacées, le paysage étant ouvert et constitué principalement de parcelles agricoles.

Les empididés du genre Hilara se caractérisent, en particulier, par des comportements reproducteurs remarquables. Les adultes se regroupent dans des microhabitats précis, milieux aquatiques ouverts, pour former des essaims de reproduction consistant en des vols orientés d'individus femelles où s'introduisent des mâles portant une offrande nuptiale. La structure du paysage de ces sites semble déterminer la genèse des essaims, en relation avec la luminosité (GROOTAERT, 1994) et / ou des repères optiques (TREHEN, 1971) tels que les haies de bord de ruisseau. Les adultes utilisent également les haies comme refuge quand les conditions météorologiques ne permettent pas la formation des essaims (vent fort, pluie, températures extrêmes).

Si les adultes sont des insectes ailés avec des capacités de vol importantes, les larves sont quant à elles édaphiques. Leur développement est dépendant des propriétés du sol, mais aussi des perturbations humaines, comme le labour en paysage agricole. Dans un paysage bocager, les sites larvaires sont donc les prairies permanentes et les talus.

Ainsi, au cours de leur cycle de développement, ces espèces nécessitent des habitats différents qui peuvent être dispersés dans un paysage (MORVAN *et al.*, 1994).

La dynamique de ces populations est dépendante de la disponibilité des habitats et de leur arrangement spatial. En effet, dans un paysage considéré dans son ensemble, les habitats disponibles, ne pourront être utilisés que s'ils sont dans une zone compatible avec la capacité de déplacement des espèces. De plus, la dispersion est elle-même dépendante de la structure du paysage en raison notamment de la présence d'éléments - barrières tels que les haies.

Dans nos simulations, quel que soit le scénario, les ruisseaux se ferment à cause d'un sous-entretien des parcelles et haies adjacentes, c'est-à-dire que des broussailles se développent au-dessus de la surface de l'eau. Une telle dynamique entraîne une disparition des sites potentiels d'essaims, la reproduction des populations est certainement affectée.

Par ailleurs, dans le scénario 1 le linéaire de haies décroît fortement ainsi que les surfaces de prairies permanentes. La disponibilité de sites larvaire est alors médiocre. Comme nous l'avons décrit auparavant, la structure du paysage obtenu avec le scénario 2 est totalement différente. Dans ce cas, les prairies et les haies sont abondantes à proximité même du

ruisseau, maintenant les sites larvaires potentiels. Par contre, une dispersion des populations semble peu probable étant donné la juxtaposition au couloir herbager, d'une zone sans prairies permanentes, et présentant très peu de haies.

Ces deux exemples illustrent comment de mêmes structures de paysage affectent différemment la dynamique de population selon les espèces considérées. En effet, les processus écologiques influencés par ces structures de paysage sont différents.

Par ailleurs, les trois niveaux d'investigation considérés dans la caractérisation du paysage apportent des informations complémentaires. Ainsi, au travers de la composition globale des paysages il est possible de connaître s'il y a augmentation ou diminution des habitats favorables aux espèces. Ces paramètres ne sont cependant pas suffisants pour prévoir les conséquences écologiques. Il faut ensuite considérer leur agencement spatial, pour mieux estimer l'impact du paysage sur les processus écologiques étudiés. Par exemple, dans le scénario 2, la surface de prairies augmente mais leur répartition ne favorise pas la dispersion des Hilara. Enfin, la différenciation dans le paysage de zones de terrain homogène où des usages agricoles s'individualisent correspond aussi à des zones où les processus écologiques sont différents, comme le couloir herbager pour les carabes forestiers.

DISCUSSION GENERALE

Les résultats obtenus par cette simulation renforcent tout d'abord l'idée que la prise en compte explicite du paysage est pertinente pour analyser l'influence des activités agricoles sur les processus écologiques, car il représente un champ d'interaction entre ces différents processus (BAUDRY, 1989).

Dès lors, l'étude de ces interrelations via le paysage passe par deux étapes essentielles : une étape concernant la détermination des systèmes agricoles qui agissent sur les paysages et de leurs modalités d'action, et une autre étape sur les modes de relation (et les méthodes d'analyse associées) entre ce premier ensemble et les processus écologiques, ce que nous discuterons ici.

Sur les relations entre fonctionnements territoriaux des exploitations et structuration de la mosaïque paysagère

Ces simulations ont été effectuées avec des règles affectant strictement les exploitations et leurs territoires respectifs, et non la mosaïque paysagère directement. Cela étant, elles donnent lieu à la construction de paysages qui diffèrent à la fois par la nature globale des éléments présents (présence / absence de haie, nature des usages du sol), leur agencement dans l'espace ainsi que leur structure / composition interne (en l'occurrence celle des haies). Ils sont aussi différents de ce que l'on peut obtenir par une simulation aléatoire, basée sur des modèles purement spatiaux de type « contagion » ou « percolation » (DALE *et al.*, 1994 ; GARDNER *et al.*, 1987 ; O'NEILL *et al.*, 1988), contestables ici.

Ils s'écartent enfin de paysages résultants de simulations réalisées à l'aide de modèles d'adéquation entre usage du sol (déduit des systèmes de production) et contraintes potentielles du milieu physique pour la production agricole. Nous mentionnerons en particulier les travaux d'ALFARO *et al.* (1994) qui prennent en compte dans leur approche agriculture / paysage le niveau de l'exploitation et des contraintes d'ordre physique des parcelles dans le choix des usages du sol, mais pas les relations fonctionnelles spatiales inter-parcelles dans les exploitations. La méthode de simulation mise en oeuvre selon ces principes ne peut aboutir, par exemple, au cas de la zone de pente d'usage diversifié que l'on observe dans le paysage de l'état initial.

Les résultats que nous obtenons sont directement liés au mode de simulation, ils correspondent bien à un effet collectif des mécanismes individuels internes aux exploitations qui n'est compréhensible qu'à cette même échelle du paysage. De ce fait, les résultats de cette simulation confirment de nouveau l'intérêt de prendre en compte le niveau du système - exploitation, dans l'analyse de la structure d'un paysage agraire (BAUDRY, 1993 ; KIMBERLY *et al.*, 1995).

Nous avons analysé plus avant la structure de ces paysages à la lumière des processus agricoles sous-jacents, pour en rechercher d'éventuelles caractéristiques d'organisation fonctionnelle relativement aux exploitations. Pour ce faire, nous avons choisi sciemment trois niveaux d'investigation adaptés à une approche écologique du paysage, qui peuvent être définis sans connaissance des exploitations présentes : la composition globale des usages du sol et du linéaire boisé, la fragmentation globale des usages du sol, et enfin la fragmentation des usages ainsi que la composition du linéaire boisé par zone de terrain homogène.

Nous observons des différences entre les trois situations (état initial, scénario 1 et scénario 2) qui ne sont pas régulières lorsque l'on passe d'un niveau à l'autre, ainsi certains pay-

sages peuvent se ressembler à un niveau et être très différents à un autre. En particulier, les deux niveaux d'analyse de la fragmentation révèlent des organisations topologiques différentes des usages du sol et des types de haies, d'un paysage à l'autre et d'un niveau à l'autre.

Ces différences sont liées aux interrelations entre les processus agricoles de choix technique d'usage / gestion des parcelles et haies, et l'organisation topologique propre de ces éléments. C'est-à-dire que des processus variables, de spécialisation ou au contraire de diversification des usages et formes de gestion, s'expriment aux deux niveaux d'investigation, sur un patron structural de haies et de parcelles préexistant, lui même variable.

Ainsi, dans une certaine mesure, cette organisation perçue est bien liée à une organisation fonctionnelle agricole hiérarchique, qui s'exprime à des niveaux qui ne se superposent pas aux niveaux des exploitations (par exemple : la zone de bas-fonds). Un certain nombre d'études ont mis en évidence des phénomènes de différenciation manifeste de zones, selon des degrés d'intensification ou au contraire de déprise (CAPILLON et DAVID, 1993, BAUDRY, 1991) mais sans mettre à jour de méthodes permettant d'analyser systématiquement ce type de processus.

Sur l'analyse des relations entre processus écologiques et processus agricoles via le paysage

Dans le cadre de la problématique générale concernant l'influence des processus agricoles sur les processus écologiques via le paysage, se pose la question essentielle de ce que l'on doit mettre effectivement en relation entre les deux types de processus, dans l'analyse.

Cette mise en relation peut concerner d'une part les structures spatiales de l'espace étudié, d'autre part les facteurs produits par le fonctionnement des exploitations, que l'on souhaite tester. En ce qui concerne les structures spatiales, en effet, quelle que soit l'approche, agronomique ou écologique, c'est toujours sur une représentation spécifique du paysage que l'on travaille.

Le principe d'une simulation jouant sur les mécanismes internes des exploitations a induit au départ le choix d'unités spatiales qui soient des unités de gestion pour les exploitations : la parcelle d'usage et la haie au bord de la parcelle.

Par ailleurs, FLAMM et TURNER (1994) ont montré qu'un modèle de simulation stochastique d'occupation du sol donnait des résultats plus satisfaisants lorsqu'il était basé sur des unités spatiales correspondant à des unités de gestion, plutôt que sur des pixels.

C'est aussi ce choix qui est fait plus généralement dans notre programme de recherche (BAUDRY *et al.*, 1993). C'est bien ce qui permet, par exemple, de simuler les variations du réseau bocager liées aux dynamiques agricoles pour en envisager les conséquences écologiques.

D'autre part, les espèces végétales et animales et les activités agricoles apparaissent interagir à des échelles d'espace variées (FREEMARK, 1995 ; GULINCK, 1986). La question se pose alors de la prise en compte de niveaux spatiaux supérieurs à celui de l'unité spatiale élémentaire, pour la mise en relation des processus agricoles et écologiques.

Nous avons choisi ici l'utilisation des mêmes niveaux d'investigation de la mosaïque paysagère pour l'approche agronomique comme pour l'approche écologique. Ces niveaux d'investigation intègrent d'une part deux niveaux spatiaux (le paysage entier, et des zones dans le paysage), et d'autre part deux représentations du paysage (l'usage global du sol, et son niveau de fragmentation). Les simulations montrent ou illustrent selon les cas, le fait que ces niveaux d'investigation ont du sens à la fois relativement aux processus agricoles structurant le paysage, et relativement aux processus écologiques réagissant à ce paysage. Nous pensons ainsi qu'il est intéressant d'explorer des voies de recherche qui concernent non seulement des échelles spatiales variées, mais aussi des représentations spatiales (patrons spatiaux, ou zonations) variées pour la mise en relation de ces processus. L'analyse de processus d'érosion dus aux pratiques culturales collectives d'agriculteurs sur un bassin versant en montrent bien la pertinence (PAPY et BOIFFIN, 1988).

Dans le cadre de la présente simulation, nous avons choisi des variables de type usage du sol et morphologie des haies, observables sans connaissance des exploitations et révélateurs d'un état, à l'instant d'observation. Cependant, ces variables sont explicitées à la lumière du fonctionnement des exploitations agricoles, dans les premières parties de cet article. Des états visuellement similaires (de mêmes occupations du sol, de mêmes morphologies de haies) résultent ou font partie d'ensembles techniques mis en œuvre au niveau de la parcelle / haie, qui peuvent être très différents. Ainsi, une prairie observée à un instant t peut être, en fait, gérée à l'intérieur de l'année seulement par du pâturage, ou au contraire par un pâturage et deux fauches ; elle peut aussi faire partie d'une succession culturale avec un retour de la culture rapide, ou au

contraire plus lent. La recherche de facteurs intégrant plus avant les processus agricoles, permet de prévoir des états futurs des unités élémentaires spatiales étudiées, et permet d'améliorer l'investigation des effets des processus agricoles à ce niveau.

Mais les processus agricoles, dans leur complexité, s'organisent à des niveaux spatiaux supérieurs, que ce soient des niveaux intermédiaires entre parcelle et paysage, comme une zone de bas-fonds, ou bien des niveaux encore supérieurs, comme une région agricole... Ainsi, il est aussi important d'aborder ces niveaux supérieurs à la lumière de ces processus, dans le cadre d'une mise en relation des processus agricoles et écologiques.

Or la littérature montre à cet égard que la prise en compte de niveaux intermédiaires définis par les processus agricoles n'est pas faite, dans le cadre des approches activités agricoles / processus écologiques dans un paysage. Ces niveaux sont souvent pris en compte uniquement d'un point de vue écologique, sans sens agricole, contrairement aux niveaux de la parcelle et de l'exploitation (ALFARO *et al.*, 1994).

Par contre, HOBBS et SAUNDERS (1991) prennent en compte des niveaux intermédiaires entre la parcelle et l'exploitation, mais les exploitations étudiées en Australie se présentent en un seul bloc qui peut être envisagé comme un fragment cohérent de paysage.

Cette approche n'est pas adaptée pour des paysages ruraux constitués d'exploitations morcelées, représentant de nombreux cas en Europe et particulièrement en France.

CONCLUSION

Le choix du maintien d'une activité agricole conjointement à des objectifs de protection environnementale du territoire est souvent source de conflits d'intérêt, les exploitations choisies pour la simulation en illustrent bien quelques aspects.

Pour les exploitations des deux scénarios, par exemple, les contraintes techniques et de main d'oeuvre, d'origine différente, induisent une simplification de la gestion du territoire, défavorable à plusieurs égards à différentes espèces.

Pour l'état initial, la complexité de la mosaïque observée ainsi que l'absence de sous-usage s'explique par une diversification des usages intra et inter-exploitations forte, mais qui s'effectue en réponse aux contraintes techniques importantes de morcellement et de dispersion du parcellaire. Ces contraintes se traduisent en même temps pour l'exploitant par une charge en travail importante, accrue par l'activité annuelle d'émondage d'une partie des haies. En effet, le fondement du fonctionnement territorial des exploitations est la mise en place de complémentarités d'usage sur l'ensemble du parcellaire pour tirer partie de leurs territoires, en répondant aux objectifs de production. Mais c'est bien aussi sur ce principe qu'il est possible de s'appuyer pour raisonner une restructuration du paysage, à des niveaux spatiaux différents de ceux des exploitations, qui soient bénéficiaires tant pour les activités agricoles que vis-à-vis d'objectifs environnementaux.

Cette approche permet de rendre compte de la dépendance d'échelle spatio-temporelle de la durabilité des usages du sol (« land use sustainability ») (FRESCO et KROO-NENBERG, 1992). Des simulations sur des ensembles paysagers doivent éclairer des choix entre solutions alternatives.

Remerciements : cette recherche a pu être réalisée grâce au soutien financier du Ministère de l'Environnement (Comité EGPN et Mission Sciences Sociales), de l'Union Européenne (DG VI), et de l'INRA (AIP Nouvelles Fonctions de l'Agriculture et de l'Espace Rural).

BIBLIOGRAPHIE

ALFARO R. ,. BOUMA J., FRESCO L.O., JANSEN D.M., KROONENBERG S.B., VAN LEEUWEN A.C.J., SCIPPER R.A., SEVENHUYSEN R.J., STOORVOGEL J.J, WATSON V. (1994). Sustainable land use planning in Costa Rica: A methodological case study on farm and regional level. *In* Fresco L.O. Stroosnijder L., Bouma J., Van Keulen H. (Eds.), The future of the land. Mobilising and integrating knowledge for land use options. pp. 183-202. Chichester: John Wiley & Sons.

BARMOY S., CASSEGRAIN A. (1995). Organisation du travail et gestion des haies dans les exploitations agricoles en zones bocagères. Mémoire de fin d'étude, ENSH. SAD-Armorique: 138 p.

BAUDRY J. (1989). Interactions between agricultural and ecological systems at the landscape level. Agricultural Systems and Environment.27 : 119-130.

BAUDRY J. (1991). Ecological consequences of grazing extensification and land abandonment: role of interactions between environment, society and techniques. Options Méditerranéennes 15 : 13-19.

BAUDRY J. (1993) Landscape dynamics and farming systems: problems of relating patterns and predicting ecological changes. *In* Bunce, R.G.H., Ryszkowski, L., and Paoletti, M.G.(eds.) Landscape Ecology and Agroecosystems. Lewis Publishers, Boca Raton. pp 21-40

BAUDRY J., TATONI T., LUGINBÜHL Y., BARRE V., BERLAN-DARQUE M. (1993). Bocages et environnement. Recherches, Etudes, Environnement, Développement 41-42 : 15-19

BLANC-PAMARD C., MILLEVILLE P. (1991) Pratiques paysannes, perception du milieu et système agraire. In Blanc-Pamard, C. et Lericollais (eds.) A travers champs - Agronomes et Géographes. ORSTOM Editions, Paris. pp 101-138

BUREL F. (1991). Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques. Thèse d'état, Université de Rennes I : 235 p.

CAPILLON A. DAVID G. (1993) Gestion agricole de l'espace et environnement : OGAF-Environnement et types d'exploitations en Marais poitevin des Deux-Sèvres. Cahiers Agricultures, 2 : 116-130

CERF M., MOUSSET J., ANGEVIN F., BOIZARD H., PAPY F. (1994). La modélisation des conditions d'intervention au champ en grande culture. Recherche-Systèmes en Agriculture et Développement Rural, 13e Symposium International. . CIRAD. pp 53-57.

DEDIEU B. (1993). Pratiques d'élevage extensif. Identifier, modéliser, évaluer. Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, INRA SAD, 27 : 303-321.

DEFFONTAINES J. P. (1985). Etude de l'activité agricole et analyse du paysage. L'espace géographique, 1 : 37-47.

DEFFONTAINES J.P., THENAIL C., BAUDRY J. (1995) Agricultural systems and landscape patterns: how can we built a relationship ?. Landscape and Urban Planning, 31 : 3-10.

FLAMM R. O., TURNER M.G. (1994). Alternative model for a stochastic simulation of landscape change. Landscape Ecology, 9(1), 37-46.

FREEMARK K. (1995). Assessing effects of agriculture on terrestrial wildlife: developing a hierarchical approach for the US EPA. Landscape and Urban Planning, 31 : 99-115.

FRESCO L. O., KROONENBERG S.B. (1992). Time and spatial scales in ecological sustainability. Land Use Policy 9 : 155-182.

FRY G. (1995). Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems. In Ecology and Integrated farming Systems, Glen D.M, Greaves M.P. and Anderson H.M. (Eds), John Wiley & Sons, UK : pp 178-202.

GARDNER R. H., MILNE B.T., TURNER M.G., O'NEILL R.V. (1987). Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. Landscape Ecology 1 : 19-28.

GRAS, R., BENOIT, M., DEFFONTAINES, J.P., DURU, M., LAFARGE, M., LANGLET, A., OSTY, P.L. (1989) Le fait technique en agronomie. Activité agricole, concepts et méthodes d'études. INRA-L'Harmattan, Paris, 184 p.

GROOTAERT P. (1994). Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In Hoffmann, M, and Van der Veken P. (eds), Proceedings of the symposium on « Biodiversity: study, exploration, conservation », Ghent, 18 November 1992 : pp 121-141.

GULINCK H. (1986). Landscape ecological aspects of agro-ecosystems. Agriculture Ecosystems and Environment,16 : 79-86.

HOBBS R. J., SAUNDERS D.A. (1991). Reintegrating fragmented landscape. A preliminary framework for the western Australian wheatbelt Journal of environmental management, 33 : 161-167.

INRA Agronomie-SAD (groupe de recherche) (1985). Fonctionnement de l'exploitation agricole. Points de vue d'agronomes sur les concepts et les découpages. INRA, Paris, 49 p.

INRA, ENSSAA (groupe de recherche) (1977) Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud. INRA, Paris, ENSSAA, Dijon 192 p.

KIMBERLY E. M. , OKEY W.O., BARRETT G.W., LUCAS M.F., RENWICK W.H. (1995). Landscape change with agricultural intensification in a rural watershed, southwestern Ohio, U.S.A. Landscape Ecology, 10(3) : 161-176.

KINNON J. C. M. (1976). Design and management of farms as agricultural ecosystems. Agro-ecosystems, 2 : 277-291.

LAURENT C. (1991). Place de l'activité agricole dans l'espace, l'exemple d'une région agricole de Normandie, le Pays d'Auge. Economie Rurale 202-203 : 34-39

LAURENT C. , CHEVALLIER C., JULLIAN P., LANGLET A., MAIGROT J.L., PONCHELET D. (1994). Ménages, activité agricole et utilisation du territoire : du local au global à travers les recensements généraux de l'agriculture. Cahiers Agricultures, 3 : 93-107.

LOWRANCE R., STINNER B.R., HOUSE G.J.(eds) (1984) Agricultural ecosystems. John Wiley and Sons. New-York. 233 p.

MAUREMOOTOO J.R., WRATTEN S.D., WORNER S.P., FRY G.L.A. (in press). Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. Agricultural Ecosystem and Environment

MEROT P., REYNE S., BAUDRY J. (1994). Structures linéaires boisées : environnement physique et agronomique, méthodes et perspectives d'étude des transferts. *In* I. CEMAGREF (Ed.), Agriculteurs, agricultures et forêts, (pp. 89-117). Paris: CEMAGREF.

MOONEN C. (1994). The factors influencing field margin vegetation in two contrasted agricultural landscapes: Bocage and Polder. University of Wageningen, INRA, SAD-Armorique

MORLON P., BENOIT M. (1990). Etude méthodologique d'un parcellaire d'exploitation, en tant que système. Agronomie 6 : 499-508

MORVAN N., DELETTRE Y.R., TREHEN P., BUREL F., BAUDRY J. (1994). The distribution of Empididae (Diptera) in hedgerow network landscapes. BCPC Monographs, 58 : 123-127.

NYCHAS A. E. (1995). Integrating agricultural and environmental policies in the European Community. In D. M. ,. G. Glen M.P., and Anderson,H.M. (Eds.), Ecology and integrated farming systems (pp. 1-8). Chichester: John Wiley & Sons Ltd.

O'NEILL R. V., MILNE B.T., TURNER M.G., GARDNER R.H. (1988). Resources utilization scales and landscape pattern. Landscape Ecology 2 : 63-69.

PAPY F., BOIFFIN J. (1988). Influence des systèmes de culture sur les risques d'érosion par ruissellement concentré. II. Evaluation des possibilités de maîtrise du phénomène dans les exploitations agricoles. Agronomie 8 : 745-756

PEARSONN C.J., ISON R.L. (1987). Agronomy of grassland systems. Cambridge University Press. 169p.

PETIT S., BUREL F. (ce volume). Mesure et influence de l'isolement spatial sur la distribution des carabides forestiers dans un réseau bocager. Ecologia Mediterranea.

PETIT S. (1994). Métapopulations dans les réseaux bocagers: analyse spatiale et diffusion. Thèse d'université, Rennes I. 153 p.

PETIT S., BUREL F. (1993). Movements of Abax ater (Col. Carabidae): do forest species survive in hedgerow networks?. Vie et Milieu 43 : 119-124.

RABBINGE R. ,. VAN DIEPEN C.A., DIJSSELBLOEM J., DE KONING G.J.H., VAN LATESTEIJN H.C., WOLTJER E., VAN ZIJL J. (1994). "Ground for choices": A scenario sutdy on perspectives for rural areas in the European Community. *In* Fresco,L. O., Stroosnijder,L., Bouma,J., and Van Keulen,H. (Eds.), The future of the land. Mobilising and integrating knowledge for land use options. (pp. 183-202). Chichester: John Wiley & Sons.

SEBILLOTTE M. (1990). Système de culture : un concept opératoire pour les agronomes. In L. Combes et D. Picard (eds). Paris, INRA, pp 165-196.

SEBILLOTTE M. (sous la direction de) (1989). Fertilité et systèmes de production. Paris, INRA. 369 p.

THENAIL C., BAUDRY J. (1994) Méthodes d'étude des relations entre activités agricoles et paysages. Recherche-Systèmes en Agriculture et Développement Rural, 13e Symposium International. CIRAD. pp 316-321.

THENAIL C., BAUDRY J. (1996). Consequences on landscape pattern of within farm mechanisms of land use changes (example in western France). In R.H.G. Jongman (ed.) Land use changes in Europe and its ecological consequences. European Center for Nature Conservation, pp. 161-173.

TREHEN P. (1971). Recherches sur les Empididés à larves édaphiques. Thèse d'Etat, Université de Rennes I.280 p.

VOS C.C., OPDAM P. (eds.) (1993) Landscape Ecology of a Stressed Environment. Chapman & Hall. IALE studies in Landscape Ecology 1. 310 p.

WAY J.M., GREIG-SMITH P.W. (eds.) (1987) Field margins. BCPC Monograph N° 35. British Crop Protection Council. 128 p.

WRR (1992) De l'espace pour choisir : quatre perspectives pour les zones rurales dans la Communauté Européenne. Wetenschappelijk Raad voor het Regeringsbeleid. 150 p.

ZONNEVELD I.S., FORMAN, R.T.T. (eds.) (1989) Changing Landscapes: an ecological perspective. Springer-Verlag, New-York, 286 p.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 91-106

Effets de l'intensification de l'agriculture et de la déprise agricole sur la dynamique paysagère en Bretagne intérieure

Impact of agriculture intensification and abandonment on landscape dynamics (Brittany, France)

Sylvain DIQUELOU* et Françoise ROZE*

RESUME

Le paysage en Bretagne intérieure, étudié au travers de la commune de St Julien (Côtes d'Armor) a subi d'importantes mutations depuis trente ans. En particulier, une cassure provoquée par la régression de l'agriculture s'est révélée avec force. Les abandons de parcelles sont une des principales causes de changement. La diversité et la complexité du paysage se sont alors accrues à l'échelle du groupe de villages. L'introduction de nouvelles unités écologiques et la dynamique propre des unités abandonnées sont apparues être le moteur de cette évolution. Par contre à l'échelle du village la forte vague de déprise agricole apparaît avoir des effets plus nuancés, provoquant l'homogénéisation de l'espace. La dynamique de la végétation des zones abandonnées est désormais le moteur de la dynamique paysagère. Parallèlement, le réseau bocager a connu en trente ans de profondes dégradations, sources d'une diminution de la diversité paysagère en terme de corridors.

MOTS-CLES : écologie du paysage, agriculture, déprise agricole, dynamique du paysage, diversité

ABSTRACT

Middle Brittany landscape have been studied at St Julien. Many alterations occur since 30 years, especially, following the break caused by the recession of agriculture. At the level of the study area, landscape diversity and complexity increased strongly after agriculture abandonment. This trend seems to be linked with the introduction of new landscape units and the abandonment of parcels. However, at the village's scale the large abandoned areas promote more shaded effects because of the uniformisation of the space. The importance of vegetation dynamics in former and abandoned agricultural lands is then emphasized. Concurrently, hedgerows' network has sustain deep damages that caused a loss of landscape's diversity in term of corridors.

KEY-WORDS : landscape ecology, farming, agriculture abandonment, landscape dynamics, diversity

INTRODUCTION

La Bretagne intérieure a subi depuis la deuxième Guerre Mondiale de profonds bouleversements de son paysage rural. Ce paysage typiquement bocager a connu tout d'abord une phase d'intensification de l'agriculture marquée par un arasement plus ou moins conséquent des haies et des talus. Depuis quelques années, une phase d'abandon de terres (déprise agricole) parfois importante lui fait suite, marquée par l'apparition de nouvelles formations végétales. Au sein d'une commune présentant deux stades de développement agricole (déprise et agriculture intensive), spatialement juxtaposés, nous chercherons à traduire l'évolution du paysage lors de ces deux phases et nous envisagerons les conséquences de la déprise agricole, à l'échelle du paysage.

* Laboratoire d'Ecologie Végétale U.M.R C.N.R.S. 6553 Complexe Scientifique de Beaulieu 35042 RENNES Cedex

Les matrices de transition seront à la base de l'estimation de la dynamique paysagère que nous préciserons par l'évolution des indices de forme des unités écologiques, de diversité et de complexité de l'espace.

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE

St Julien est situé à 12 km au sud de St Brieuc, dans la vallée du Gouët. Le sous-sol est formé par un massif granitique ; le climat correspond à un climat océanique typique (CORILLION, 1971). Cette commune a été retenue car représentative des paysages du centre Bretagne (DIQUELOU et ROZE, 1992) : paysage agricole vallonné au bocage présent mais relativement dégradé délimitant des parcelles de taille moyenne. L'ensemble du bassin-versant a longtemps eu une économie fondée sur l'agriculture. Les exploitations céréalières et celles à activité mixte (production fourragère - production laitière) se partagent l'espace. Les exploitations sont en moyenne de faible superficie : inférieure à 17 ha selon le R.G.A de 1988. Comme beaucoup de communes du centre Bretagne, St Julien n'a pas connu de remembrement organisé mais un regroupement et un repartage des terres, diffus sur les trente dernières années. Actuellement, le secteur agricole est en forte régression et les friches se multiplient. Selon PIERREL (1992), la surface totale des « espaces incultes » est de 4,3% pour l'écorégion de rattachement, soit une valeur proche de la moyenne départementale. Cependant cette surface tend à augmenter rapidement sous l'influence prépondérante des facteurs socio-économiques : CANEVET (1991) tirant ses sources du précédent R.G.A. indique que plus de 33% de la S.A.U. n'a pas de repreneur.

En 1992, l'agriculture sur cette commune et ses voisines présente deux visages contrastés : certains secteurs révèlent des exploitations dynamiques, d'autres une vague de déprise récente étendue parfois à plusieurs exploitations. Selon ce critère, un secteur de 130 ha environ, englobant deux villages principaux : un au sud illustrant le premier cas, un au nord représentatif du second, a été sélectionné.

MATERIEL ET METHODE

L'évolution du paysage est envisagée depuis 1960, époque des premières mutations importantes de l'agriculture dans cette partie de la Bretagne centrale (CANEVET, 1991). A partir des photographies aériennes I.G.N. des missions de 1961, 1972, 1981, 1989 en vue stéréoscopique et de relevés systématiques de terrain effectués en 1992, des cartes de l'occupation du sol sont réalisées : groupements végétaux, nommés unités écologiques et réseau bocager. L'examen sous stéréoscope des photographies aériennes permet l'élaboration des cartes (levée automatique par un système de barres de parallaxe) ensuite numérisées et traitées sous logiciel de dessin (Canvas). Les photographies de 1989 servent de base pour le fond de carte de 1992, aucune modification de structure mais uniquement des changements d'affectation des terres étant intervenus entre les deux dates. L'unité de base cartographiée est la parcelle agricole qui le plus souvent correspond à la parcelle cadastrale mais qui peut en être une subdivision ou une fusion.

Pour des raisons de facilité de traitement et de lisibilité des cartes, les occupations du sol en terme de surface (unité écologique, figures 1a et 1b) et de linéaire (réseau bocager) sont disjointes.

Les unités écologiques

Douze unités écologiques ont été identifiées : culture, prairie temporaire (plus stable dans le temps que les autres formes de culture), prairie permanente, verger, déprise herbacée, déprise chamaephytique, déprise phanérophytique, lande, bosquet, peupleraie, plantation de conifères, habitation. Pour chacune, la surface totale, le nombre d'éléments, leur surface moyenne, minimale et maximale sont calculés aux différentes époques (TURNER, 1990) de façon semi - automatisée sous Canvas. La surface totale des différentes unités écologiques constitue alors le vecteur d'état du paysage l'année considérée.

La superposition des cartes se succédant dans le temps permet le calcul des matrices de transition. Elles reflètent la dynamique paysagère en quantifiant le pourcentage de surface d'une unité écologique au temps t évoluant vers une autre unité au temps t+1 (DEBUSSCHE *et al.*, 1977).

Soit : $N(t+1) = L \times N(t)$
L : matrice de transition (dite de Leslie) entre t+1 et t
N : vecteur d'état

Le pas de temps régulier d'environ 10 ans renforce l'intérêt de leur utilisation en permettant de les comparer à un modèle markovien (HOBBS et LEGG, 1983). Cependant, ce n'est pas l'aspect prédictif des matrices, souvent critiqué dans les systèmes anthropisés (LEPART et ESCARRE, 1983), mais leur valeur descriptive et explicative qui est surtout recherchée. En complément, dans cette optique, la trace de la matrice (somme des valeurs de la diagonale sur la dimension de la matrice) est calculée. Elle donne une valeur indicatrice de la stabilité du système.

Trois matrices de transition pour les différentes périodes sont calculées ainsi qu'une

globale sur les trois décennies de l'étude. Pour la dernière période (1981-1992) deux sous-matrices, correspondant aux deux villages sont envisagées : elles permettront de comparer l'évolution de chacun des villages et de souligner ainsi l'impact de la déprise à deux niveaux : le village et l'ensemble de villages.

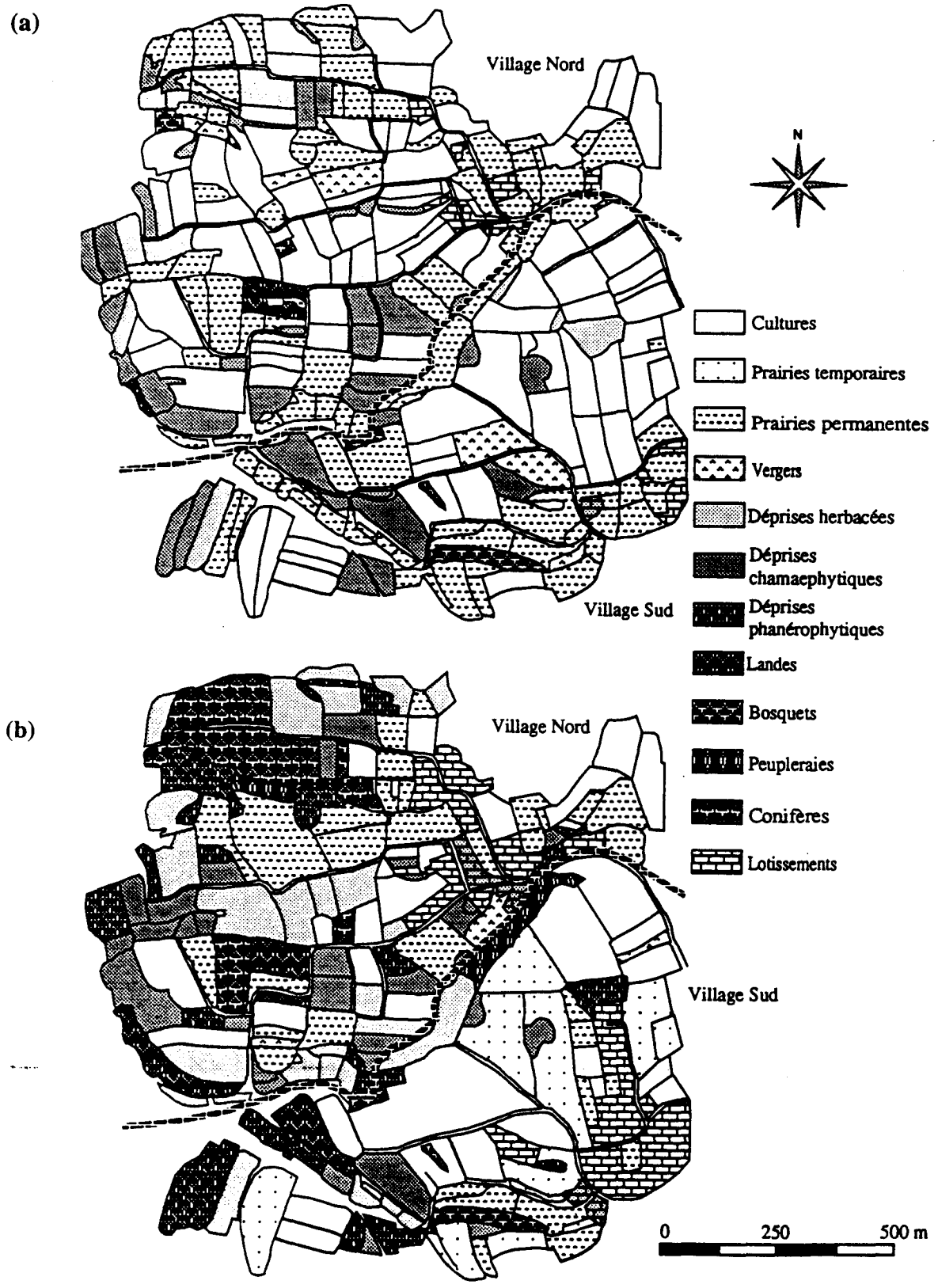


Figure 1.- Saint Julien, carte des unités paysagères (**a**) en 1961 ; (**b**) en 1992

Toutefois les matrices de transition, si elles indiquent bien la dynamique paysagère, ne permettent pas de la spatialiser : les résultats obtenus sont globaux pour l'ensemble du secteur d'étude (DELCROS, 1993). Des informations intéressantes, contenues dans les cartes concernant la localisation des unités, la diversité et la complexité du paysage doivent être synthétisées et l'évolution de ces paramètres mise en parallèle aux matrices. En complément, donc, la forme et la surface moyenne des unités écologiques, la diversité informationnelle du paysage, la diversité induite par une unité écologique et de la complexité du paysage sont calculées.

La forme de chaque type d'unité écologique est approchée par l'indice de Patton (PATTON *in* FORMAN et GODRON, 1986). L'écart type est précisé et les valeurs minimales et maximales constatées relevées.

Indice de Patton :

$C = P / 2 \times \sqrt{\pi} \times S$

avec P : périmètre

S : surface

Cet indice est minimal et égal à 1 pour un cercle et est d'autant plus élevé que la forme est tourmentée (rapport P/S élevé). L'évolution temporelle de ce paramètre est envisagée. La signification des différences observées est vérifiée par analyse de variance en utilisant le test de Tuckey.

L'indice de diversité informationnelle de Shannon, souvent utilisé à une échelle inférieure : diversité spécifique, mais aussi au niveau du paysage (TURNER et RUSCHER, 1988) a été choisi pour calculer la **diversité spatiale**. Le calcul est envisagé en considérant les proportions des différents groupements végétaux en terme de surface.

Indice de Shannon :

$H' = -\sum_{i=0}^{n} si/S \times \log_2 si/S$

unité : bit / contact

avec si /S : probabilité de l'élément (i)

Plus l'espace est diversifié, plus l'indice est élevé. Cet indice de diversité informationnelle est pondéré par la diversité maximale potentielle, afin de faciliter les comparaisons.

Soit : $H' max = - \log_2 N$

N : nombre d'unités écologiques

(=12 pour l'étude présente)

Elle permet d'obtenir la régularité (J' = H' / H' max). Les différences observées entre les différentes années sont testées par un test t de Student (PIELOU, 1975 *in* BOURNAUD, 1980).

Pour préciser la notion de diversité globale du paysage, il est intéressant de se pencher sur la contribution de chaque unité écologique à cette diversité. L'indice de **diversité induite par une unité écologique** (BAUDRY et BAUDRY-BUREL, 1982 ; BAUDRY, 1985) a été construit dans cet objectif.

$D = (P \times n^2) / (s \times [\, 100 \times s - 50 \times S])$

unité : $10^{-5}\ m^{-3}$

avec

P : périmètre total de l'unité écologique

s : superficie de l'unité écologique

S : superficie du territoire

n : nombre d'éléments

Nous l'avons utilisé pour les différentes dates en lui faisant subir une transformation logarithme, comme le suggère DELCROS (1993) afin de tempérer les fortes amplitudes des valeurs calculées.

Pour illustrer la **complexité** du paysage, le mode de juxtaposition des différentes unités est appréhendé. BAUDRY et BAUDRY-BUREL (1982) ont montré la validité de l'utilisation de l'indice de Shannon sur des couples de points, prenant ainsi en compte la fragmentation de l'espace et les relations de voisinage. Plutôt que de travailler sur des transects comme ils le proposaient nous avons choisi d'exploiter les cartes dans leur totalité. Une grille est pour cela superposée à chaque carte (FORMAN et GODRON, 1986). Chaque maille de la grille est caractérisée par l'unité écologique qui y est prépondérante. La taille de la maille a été choisie comme étant égale à la surface moyenne des parcelles agricoles en 1961. Les mailles sont regroupées par couple horizontalement et verticalement. Ceux-ci sont rangés en classes de couples identiques ((AA) ; (A,B) ; ... ; (BB) ; ...).

Un indice de Shannon (Ih') est alors calculé en prenant en compte les effectifs de chaque classe (BAUDRY et BAUDRY-BUREL, 1982). De même que précédemment, il est pondéré par la complexité maximale potentielle (Ih' max) qui permet de calculer la régularité.

Le réseau bocager

De l'analyse des photographies aériennes ont été tirés quatre types différents de haies, se différenciant par leur stratification : haie arborescente de feuillus non dégradée, haie arborescente de feuillus dégradée (où la strate arborescente couvre moins de 30% du linéaire),

haie arbustive de feuillus et haie de conifères. L'évolution du linéaire de chaque type est envisagée, parallèlement à celle du grain du réseau bocager (densité de haie).

Les différents types d'intersections : connections en L, en T, en + (ROZE, 1995) et un cinquième révélé par les photographies aériennes : intersection en -X sont individualisés et l'évolution de leurs effectifs appréhendée. L'approche est complétée par la prise en compte du nombre de non intersections (quand l'extrémité d'une haie n'est reliée à aucune autre). Parallèlement, l'évolution de la connectivité (BUREL, 1992), donnant une indice de la qualité globale du réseau est tirée :

Connectivité = ... + 2 x (nombre d'intersections en L) + 6 x (nombre d'intersections en T) + ...

(Chaque haie est connectée à deux autres dans une intersection en T, à trois autres dans une intersection en + d'où respectivement 6 et 12 connections.)

RESULTATS

Dynamique paysagère : matrices de transition

Les vecteurs d'états

Les surfaces des différentes unités écologiques (vecteurs d'état) sont données en pourcentages de la surface totale (figure 2). De 1961 à 1981, la vocation agricole apparaît avec une surface cultivée ou pâturée voisine de 75% du total, puis elle s'atténue au début des années 1990 : 50% (figure 2) seulement des terres sont encore concernés par ces activités. D'une façon globale, le nombre de « parcelles agricoles » est en diminution constante : de 260 pour les deux premières dates à 240 puis 223.

Le pourcentage de parcelles agricoles est en chute constante principalement pour les prairies puis pour les cultures tant en terme d'effectif que de surface. Les prairies temporaires font leur apparition au début des années 70. Elles se développent essentiellement au détriment des cultures, la surface prairiale totale reste stable (de 28 à 31% de la surface totale). Parallèlement, les vergers régressent puis disparaissent à la fin des années 1970. Dix ans plus tard, ils réapparaissent (figure 2).

Les déprises occupent déjà 18% de la surface en 1961, elles progressent de 5,5% de 1961 à 1972, puis régressent entre 1972 et 1981 où des défrichements concernent des terres abandonnées parfois depuis plusieurs décennies. Elles explosent en 1992 avec plus de 30% de terres abandonnées au total, en comprenant les landes qui en sont issues (figure 2). En 1961, les 3/4 des déprises sont au stade chamaephytique, les déprises herbacées sont peu développées. Les déprises phanérophytiques représentent moins de 0,5% de la surface totale, puis s'accroissent fortement : 3% en 1972, 7% en 1992.

A la fin des années 1980 apparaissent de nouvelles unités écologiques : les peupleraies et les plantations de conifères (*Picea sitchensis* pour l'essentiel) qui s'étendent pour occuper respectivement 1,5% et 6% de la surface en 1992. Les landes connaissent une forte progression : de 0,75 à 4% alors que les bosquets gardent une superficie égale. La surface bâtie passe de 2% en 1961 à 9% en 1992 avec une progression sensiblement constante ; le nombre de « lotissements » ne varie cependant quasiment pas.

Les matrices de transition

La matrice de transition 1961-1992 va permettre d'appréhender l'évolution globale du paysage entre ces deux dates, en complétant la simple analyse des vecteurs d'état. D'importantes modifications de l'occupation du sol apparaissent (tableau 1) : la trace prend la valeur de 47,9%. En fait, si comme le suggère DELCROS (1993), la trace est pondérée par les surfaces de départ des unités écologiques concernées, il apparaît que seulement 33,5% des parcelles gardent la même affectation. Les unités les plus stables sont les habitations (97,2%), les bosquets, les landes (100%) et les déprises phanérophytiques (70,7%). Il n'y a pas de nouveaux défrichements de terres ni de reprise importante des abandons anciens situés sur les terres les moins favorables à l'exploitation.

L'augmentation des abandons est importante : au cours des 30 ans, respectivement 20,5% et 45,9% de la surface originelle des cultures et prairies ont été abandonnés, (tableau 1) tandis que 6,6% et 10,1% contribuaient à l'extension des lotissements. Une extensification importante s'est déroulée parallèlement : 12,5% des cultures ont été transformés en prairies permanentes. Par contre d'autres secteurs montrent des signes d'intensification : 11,4% et 5,7% des prairies permanentes sont devenus des cultures ou des prairies temporaires : ceci concerne les prairies situées sur les meilleures terres. Les déprises chamaephytiques se distinguent avec 14,2% de leur surface de départ reprise par l'agriculture. Si ces résultats sont pondérés par les surfaces de départ, il apparaît qu'en fait l'intensification des pratiques culturales concerne 6,6% de la surface totale contre 28,5% (parcelles loties non comprises) pour l'extensification et l'abandon.

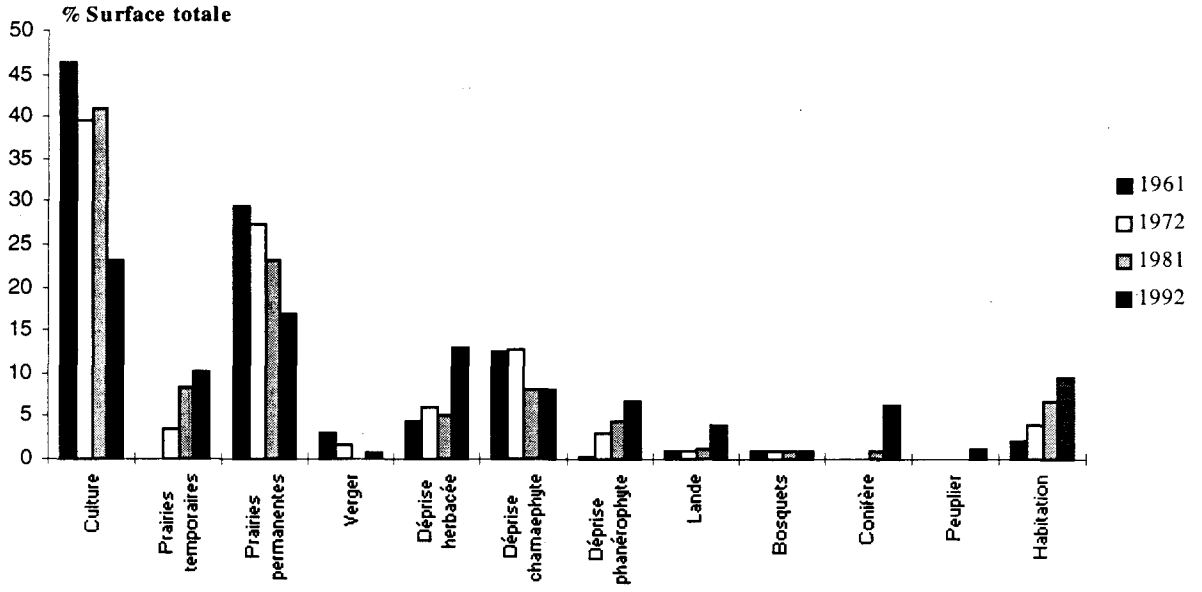


Figure 2.- Evolution de la surface relative des différentes unités écologiques

La dynamique de la végétation après abandon est relativement rapide : la grande majorité des terres abandonnées en 1961 n'a pas été reprise et a évolué vers les stades dynamiques suivants (tableau 1). Toutefois aucune n'a pendant ce laps de temps atteint un stade physionomiquement identique à celui des bosquets. Une perturbation importante est venue contrecarrer l'évolution naturelle de parcelles en déprise : la plantation de conifères effectuée dans un but spéculatif par les agriculteurs au moment de leur départ en retraite. Cette politique de plantation a essentiellement concerné les abandons les plus récents : déprises herbacées, plus facilement défrichables.

Les matrices intermédiaires (tableaux 2,3,4), permettent de préciser le déroulement de la dynamique paysagère. Le premier élément qui apparaît est la non linéarité de cette dynamique dans le temps.

Ceci est bien explicité par les valeurs des traces (indice de stabilité physionomique) : 71,7%, 69,9%, 68,8% et plus encore par les valeurs pondérées par les surfaces concernées : 81,1%, 63,1% et 46,3% de la surface gardent la même affectation à chaque période. Au cours du temps, une accélération de la dynamique est bien notable.

Lors des deux premières périodes, les cultures ont une forte pérennité dans le temps (70%). Les prairies permanentes sont moins stables avec 52% de pérennisation à chaque période. Elles évoluent vers les cultures et prairies temporaires. Une rotation constante entre ces types d'utilisation du sol apparaît : phénomène de succession culturale. Les vergers disparaissent à leur profit. Le phénomène de déprise agricole est alors encore peu marqué. 8% (10,3 ha) de la surface connaît un abandon entre 1961 et 1972 alors que 2% des terres en friches sont repris par l'agriculture (2,5 ha).

Tableau 1
Matrice de transition 1961-1992
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

61-92	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	39,5	.	11,4	60,7	.	3,8	.	.	.	.	2,8	.
Prairie temporaire	19,1	.	5,7	.	2,0	.	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	12,5	.	25,0	30,9	.	6,3	.	.	.	.	.	.
Verger	0,3	.		.	.	4,1	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	13,8	.	20,5	.	18,7	8,7	29,3	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	3,9	.	5,8	.	20,6	28,2	.	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	0,3	.	7,5	8,4	21,3	22,7	70,7	.	.	.	.	.
Bois		.		.	.	.	.	100,0	.	.	.	.
Conifère	2,1	.	7,4	.	29,4	5,7	.	.	.	.	.	.
Peuplier	0,4	.	4,7	.	.	1,2	.	.	.	.	.	.
Bâti	6,6	.	10,1	.	.	3,7	.	.	.	.	97,2	.
Landes	1,6	.	3,1	.	8,0	15,4	.	.	.	.	.	100.0

Tableau 2
Matrice de transition 1961-1972
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

61-72	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	67,3	.	19,0	26,9	.	3,4	.	.	.	.	.	.
Prairie temporaire	3,5	.	4,5	12,4	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	23,0	.	52,0	.	.	12,5	.	.	.	.	.	25,8
Verger	.	.	.	52,3	.	.	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	2,2	.	9,5	.	.	10,4	.	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	2,0	.	9,5	.	.	58,4	30,9	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	.	.	1,7	8,4	.	13,5	69,1	.	.	.	.	.
Bois	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.	.	.	.
Conifère	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Peuplier	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bâti	2,0	.	3,8	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.
Landes	.	.	.	.	.	1,6	.	.	.	.	.	74,2

Tableau 3
Matrice de transition 1972-1981
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

72-81	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	70,9	81,1	25,9	100,0	.	5,8	5,7	.	.	.	1,0	.
Prairie temporaire	9,7	18,9	8,9	.	14,0	3,3	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	12,6	.	52,5	.	15,2	2,4	7,9	.	.	.	.	.
Verger	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	3,5	.	1,8	.	35,8	6,1	11,2	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	0,5	.	6,2	.	31,0	77,0	.	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	.	.	0,8	.	3,2	11,8	75,1	.	.	.	.	.
Bois	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.	.	.	.
Conifère	.	.	.	.	.	0,8	.	.	.	.	.	.
Peuplier	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bâti	2,7	.	3,9	.	0,9	3,7	.	.	.	.	99,0	.
Landes	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	100,0

Tableau 4
Matrice de transition 1981-1992
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

81-92	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	52,8	4,3	6,3	.	.	0,6	.	.	.	.	.	.
Prairie temporaire	12,0	38,0	9,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	19,6	18,5	28,6	.	9,6	.	.	.	.	.	.	.
Verger	1,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	9,5	19,7	23,1	.	36,8	3,6	.	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	0,3	19,6	13,5	.	4,2	36,0	.	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	.	.	2,0	.	26,4	11,3	95,6	.	.	.	.	.
Bois	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.	.	.	.
Conifère	2,9	.	4,3	.	14,9	26,6	4,4	.	100,0	.	.	.
Peuplier	.	.	3,1	.	8,0	.	.	.	.	.	.	.
Bâti	0,5	.	6,7	.	.	1,9	.	.	.	.	100,0	.
Landes	0,6	.	3,1	.	.	19,7	.	.	.	.	.	100,0

Entre 1972 et 1981, un dynamisme certain de l'agriculture se traduit par un important défrichement qui concerne 29% , 33% et 14% des surfaces aux stades de déprises herbacées, chamaephytiques et phanérophytiques, soit 8,2 ha. Pendant la même période seulement 5,1 ha de terres agricoles sont abandonnés. Aux deux périodes, les terres déjà abandonnées évoluent vers des stades physionomiques plus « matures », tandis qu'une gestion légère des friches chamaéphytiques entraîne leur rajeunissement au stade de déprise herbacée.

Le faible indice de stabilité physionomique de la dernière période apparaît être sous-tendu par d'importants abandons qui concernent 11% des cultures, 38 et 40% des prairies permanentes et prairies temporaires soit 21,3 ha au total. C'est durant cette période

qu'ont été effectuées les plantations de conifères et de peupliers notamment sur les terres en déprise. De par leur ampleur elles interviennent fortement sur la mutation du paysage. Sur la cartographie de 1992 (figure 1), apparaissaient de grandes différences entre la zone sud et la zone nord, par rapport aux situations antérieures. Ceci est illustré par les deux sous-matrices de 1992 (tableaux 7a et 7b) : pour la zone nord la trace prend une valeur pondérée de 30,2% et 63,6% pour la zone sud.

La zone sud maintient un fort dynamisme des activités agricoles (tableau 5b) : 99% des cultures, 100% des prairies temporaires et 72% des prairies permanentes restent dans le domaine agricole. Les prairies se distinguent par l'abandon de 26% et la mutation en lotissement de 16% de leur surface. Les déprises herbacées se boisent rapidement. La dynamique paysagère indiquée par l'indice de stabilité physionomique tient essentiellement à ces deux derniers phénomènes et au « bruit de fond » causé par les successions culturales.

La situation tranche avec celle de la zone nord où 25% des cultures, 64% des prairies temporaires et 60% des prairies permanentes quittent le domaine agricole (abandon ou plantations) et où 33% des cultures et 30% des prairies cultivées sont transformés en prairies extensives (tableau 5a). Dans ce secteur une très importante mutation du paysage apparaît, se traduisant par une complète redistribution des surfaces des unités écologiques créées par l'exploitation agricole vers les unités de transition entre celles-ci et les formations « naturelles » du paysage (landes et bois).

Surface moyenne et forme des unités écologiques

Surface moyenne

La surface moyenne des différentes unités écologiques présente une forte variabilité : de 500 m² environ à 5,12 ha. Les deux premières années les parcelles sont petites : les surfaces minimales sont souvent proches de 1000 m², voire inférieures, et les surfaces supérieures à 1 hectare rares.

Tableau 5a
Matrice de transition 1981-1992, zone nord
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

81-92N	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	29,0	6,8	6,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie temporaire	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	32,9	29,8	26,8	.	14,4	.	.	.	.	.	.	.
Verger	3,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	23,7	31,7	21,9	.	41,3	5,1	.	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	0,6	31,6	18,2	.	6,3	36,2	.	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	.	.	3,3	.	3,5	8,4	92,8	.	.	.	.	.
Bois	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Conifère	1,6	.	7,3	.	22,3	37,6	7,2	.	100,0	.	.	.
Peuplier	.	.	5,3	.	11,9	.	.	.	.	.	.	.
Bâti	0,7	.	5,4	.	.	2,7	.	.	.	.	100,0	.
Landes	1,3	.	5,3	.	.	10,0	.	.	.	.	.	100,0

Tableau 5b
Matrice de transition 1981-1992, zone sud
ch : chamaéphytique ; ph : phanérophytique

81-92 S	Culture	Prairie temporaire	Prairie permanente	Verger	Déprise herbacée	Déprise ch	Déprise ph	Bois	Conifère	Peuplier	Bâti	Landes
Culture	68,1	.	8,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie temporaire	23,9	100,	32,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prairie permanente	7,4	.	30,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Verger	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Déprise herbacée	.	.	15,3	.	27,5	35,0	.	.	.	.	.	.
Déprise chamaéphytique	.	.	9,3	.	.	56,0	.	.	.	.	.	.
Déprise phanérophytique	.	.	.	.	72,5	9,0	100,0	.	.	.	.	.
Bois	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.	.	.	.
Conifère	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Peuplier	.	.	2,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bâti	0,6	.	16,2	.	.	.	.	.	.	.	100,0	.
Landes	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	100,0

De 1961 à 1992, la surface minimale n'évolue pas, alors que la surface maximale est en constante progression : de 1,78 à 5,12 ha. Toutes unités écologiques rassemblées, une augmentation significative des surfaces est constatée entre 1961 et 1972 d'une part et 1992 d'autre part. 1981 présente des surfaces intermédiaires (figure 3). Globalement sur l'ensemble des années, les unités agricoles dominent (figure 3) : cultures en 1961 et 1972 puis prairies temporaires en 1981 et 1992. Les déprises phanérophytiques - et les habitations en 1961 et 1972 - présentent les plus petites surfaces moyennes. Le critère surface moyenne permet d'isoler les cultures et les prairies temporaires d'autres unités par leur surface significativement supérieure, en accord avec le mode de gestion des terres : les activités agricoles ont dicté des parcelles de taille supérieure, les surfaces plus petites n'ont pas été défrichées ou ont été délaissées. Toutefois, les déprises phanérophytiques, landes, bois et vergers sont, certaines années, sous représentées d'où une très forte erreur type qui nuit à la représentativité de certaines différences.

La surface moyenne des cultures, vergers, landes, déprises herbacées et déprises chamaephytiques tend à diminuer entre 1961 et 1972 (morcellement des parcelles cadastrales). Ensuite, la tendance est à l'augmentation traduisant les regroupements fonciers des parcelles agricoles et la dynamique de certaines terres en déprise vers la lande.

Les seules évolutions statistiquement significatives concernent les prairies temporaires et les habitations. En 1992, les premières sont plus grandes que celles de 1972 (au seuil de 5%) et celles de 1981 (au seuil de 10%) et les lotissements ont une surface supérieure au seuil de 5 % à ceux de 1961 et 72.

Indice de forme

L'indice de forme a également une forte variabilité : de 1,05 à 2,40 (forme très linéaire dans le cas présent). La valeur moyenne pour chaque unité écologique est comprise entre 1,2 et 1,6. En 1961 et 72 elle est voisine de 1,3 (figure 4), puis sa variabilité augmente : de 1,2 à un peu plus de 1,4.

Les indices des bosquets et des déprises chamaephytiques se démarquent : 1,63 et 1,15 (1961). Les seules différences significatives entre unités écologiques soulignent la plus grande complexité de forme des bosquets (figure 4).

En 1961 et 72, les prairies permanentes et les cultures présentent une forte similarité : cela reflète la forme rectangulaire typique des parcelles agricoles de cette période, avant les regroupements fonciers.

De 1961 à 1992, la plupart des unités écologiques ne présentent que des fluctuations non significatives de leur indice de forme. Seuls se démarquent les cultures et les vergers.

Les cultures ont un indice de forme plus bas en 1992 (au seuil de 10%) qu'aux années précédentes où il apparaît constant ; la forme se simplifie vers de grands ensembles géométriques. Les vergers de 1992 diffèrent de ceux de 1961 (au seuil de 5%) : ils ne sont plus situés sur les mêmes parcelles.

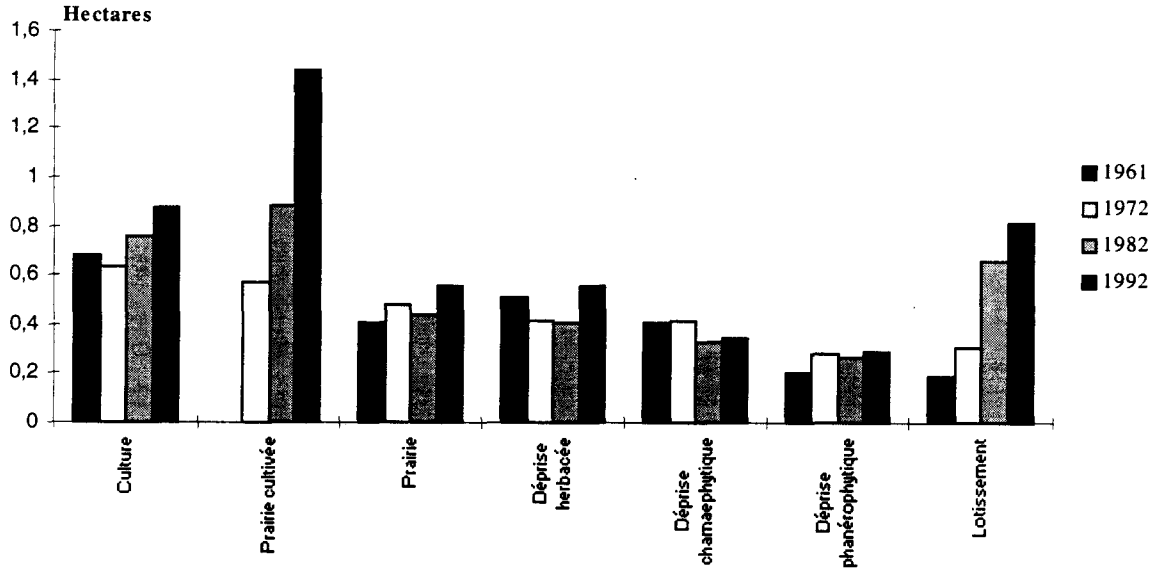


Figure 3.- Evolution de la surface moyenne des unités écologiques

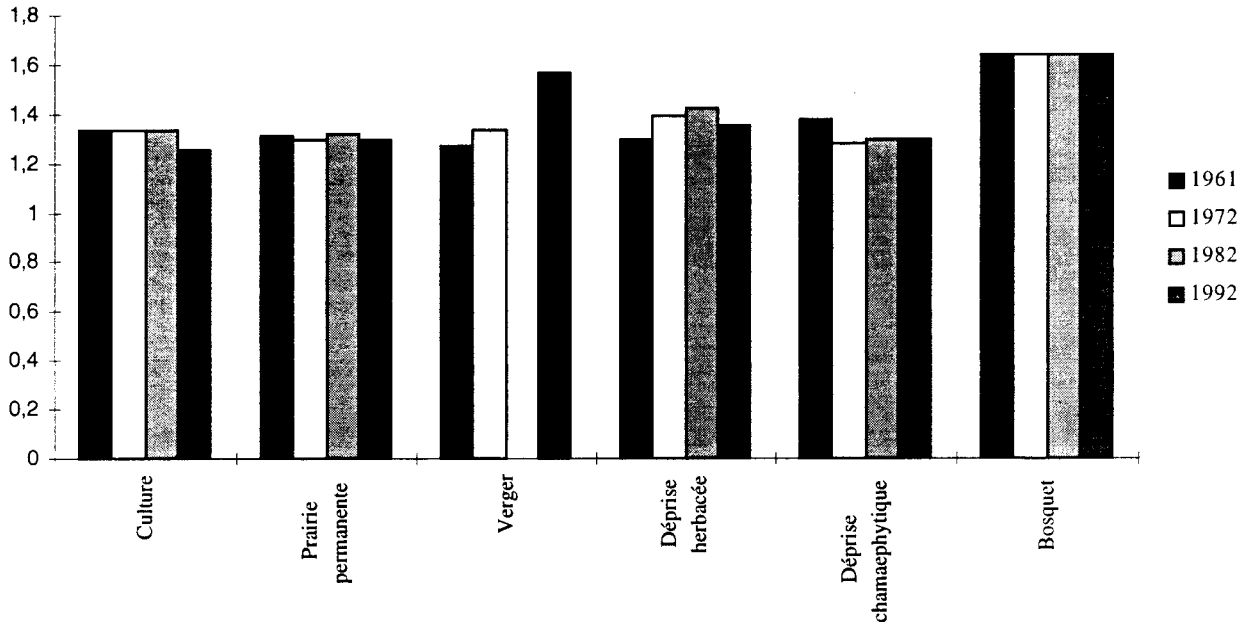


Figure 4.- Evolution de l'indice de forme moyen des unités écologiques

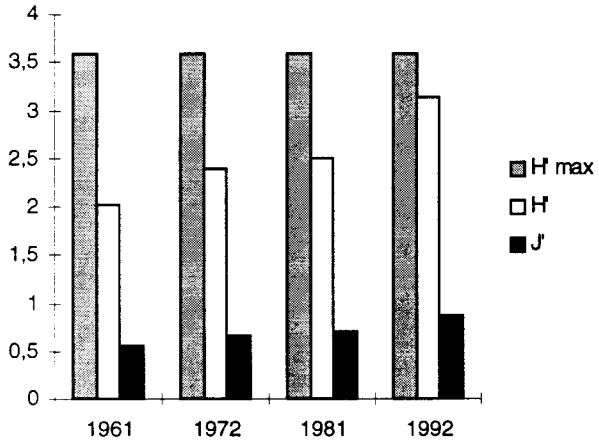


Figure 5.- Indice de diversité informationnelle H' et régularité (évolution)

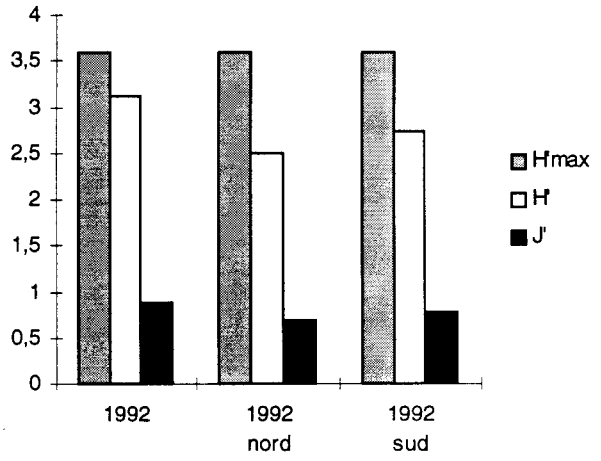


Figure 6.- Diversité informationnelle, comparaison des zones nord et sud

Indices de diversité

L'indice de diversité de Shannon est en constante augmentation ; une différence significative entre 1992 et les années antérieures apparaît (au seuil de 10%, figure 5). Cette augmentation est corrélée à celle du nombre d'unités écologiques. La diversité maximale de 1992 souligne aussi que les 12 unités écologiques présentes tendent à occuper la même fraction de l'espace. La régularité est en constante progression et se rapproche de 1 : la diversité effective tend vers la diversité maximale potentielle. Un léger plateau apparaît entre 1972 et 1981 : il traduit un paysage agricole stable, après regroupement des parcelles, sans déprise agricole conséquente.

L'analyse plus fine de la situation en 1992 (figure 6) montre une situation tranchée entre les villages nord et sud. A l'échelle du village, la diversité est inférieure à la diversité globale de l'aire d'étude : 10 unités écologiques sont notées pour chacun, contre 12 pour les deux réunis. Le village nord montre un indice de diversité inférieur à celui du village sud : 2,485 contre 2,741.

L'indice de diversité D (BAUDRY et BAUDRY-BUREL, 1982), exprimé ici en logarithme de base 10, montre de fortes disparités entre les unités et entre les années (figure 7).

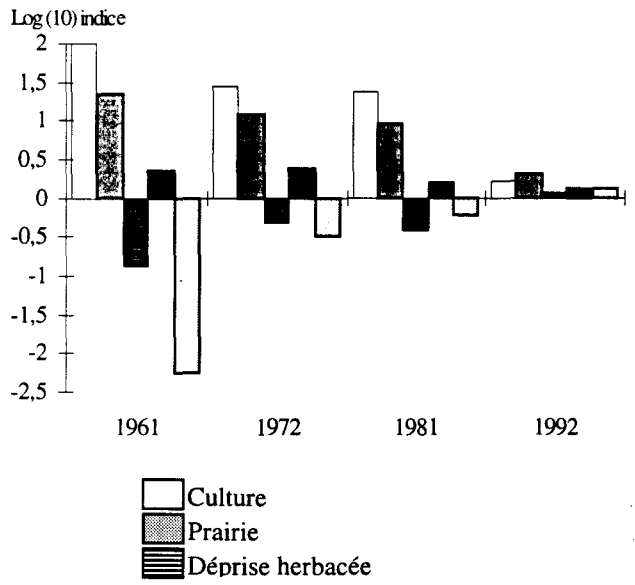


Figure 7.- Evolution de l'indice de diversité D

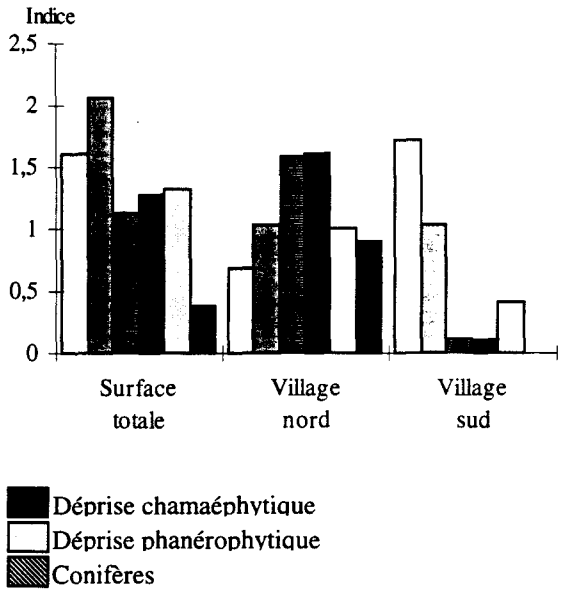


Figure 8.- Comparaison de l'indice de diversité D : village nord et village sud

Seuls sont représentés les indices ayant les plus fortes valeurs, ceux des autres unités sont proches de 0. Les plus forts indices sont ceux des prairies permanentes et surtout des cultures de 1961 à 1981, puis ceux des déprises chamaephytiques. Les valeurs négatives traduisent une très faible diversité induite. Les indices des unités agricoles sont en chute constante, ceux des déprises augmentent globalement. En 1992 les indices D sont faibles et relativement homogènes : chaque unité écologique tend à apporter la même diversité au paysage ce qui était également traduit par l'équilibre des surfaces (figure 1). En 1972 et 1981, comme pour l'indice de diversité informationnelle, l'indice D indique une forte stabilité de la structure paysagère : les différentes unités conservent sensiblement le même apport à la diversité totale. En 1992, selon cet indice D les deux villages montrent des situations tranchées (figure 8). Pour le village nord, seules les 6 unités écologiques figurées ont un indice élevé : elles représentent la majeure partie de la surface et sont les seules à intervenir réellement dans la diversité spatiale. Pour le village sud, seules dominent les cultures et les prairies permanentes, les autres unités écologiques (y compris celles non représentées) tendent à apporter la même diversité au paysage.

Indice de complexité

L'indice de complexité augmente fortement (de 3,61 à 5,63 : figure 9) entre 1961 et 1992, traduisant l'apparition de nouveaux rapports de contiguïté dans le paysage. Comme pour les indices de diversité, en 1972 et 1981 les valeurs trouvées sont très proches. L'augmentation constatée est ainsi directement corrélée au nombre d'unités écologiques présentes augmentant de 1961 à 1972 puis de 1981 à 1992 et à l'augmentation des surfaces en déprise (1981-1992). Cette évolution de la complexité est validée par l'existence de nombreuses différences significatives entre les années (test de Student). L'indice Ih' de 1992 est différent au seuil de 5% de ceux des autres années et ceux de 1981 et 1972 de celui de 1961.

En 1992 l'analyse de la complexité montre des résultats inverses de ceux de la diversité informationnelle (figure 10). Le secteur d'étude dans son ensemble a toujours une hétérogénéité supérieure à celle des deux villages pris séparément, mais cette fois-ci le village nord présente un paysage plus hétérogène que celui situé au sud.

Analyse du réseau bocager

Le réseau bocager subit, de 1961 à 1981 essentiellement, une forte dégradation qui se traduit à la fois par une régression importante du linéaire, une diminution de la « qualité » des haies (destruction de la strate arborescente) et une déstructuration du maillage. Le linéaire passe ainsi de 44 km en 1961 à 36 km en 1972 puis 28 km en 1981, soit une diminution de la densité de 0,34 à 0,21 km/ha. La suppression des haies se ralentit ensuite nettement avec la disparition de 0,7 km entre 1981 et 1992. L'observation des différentes cartes montre que des haies de tous types sont arasées entre les différentes dates. Le linéaire de haies arborescentes non dégradées subit la plus forte chute (figure 11) : de 78% en 1961 à 60% en 1992. Celui des haies dégradées baisse en moindre proportion puis se stabilise.

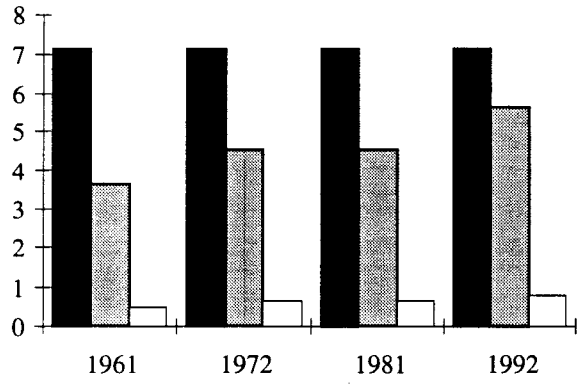


Figure 9.- Indice de complexité Ih', complexité maximale et régularité

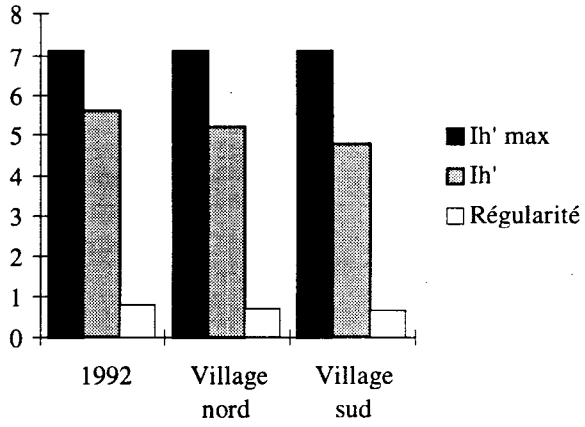


Figure 10.- Indice de complexité : comparaison des villages nord et sud

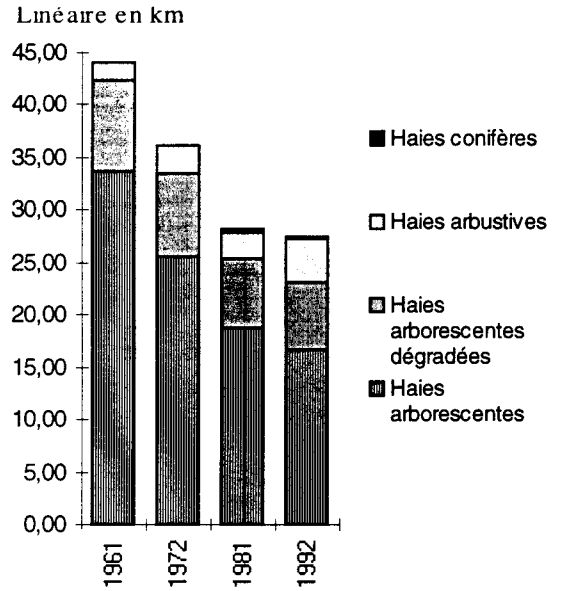


Figure 11.- Linéaire du réseau bocager

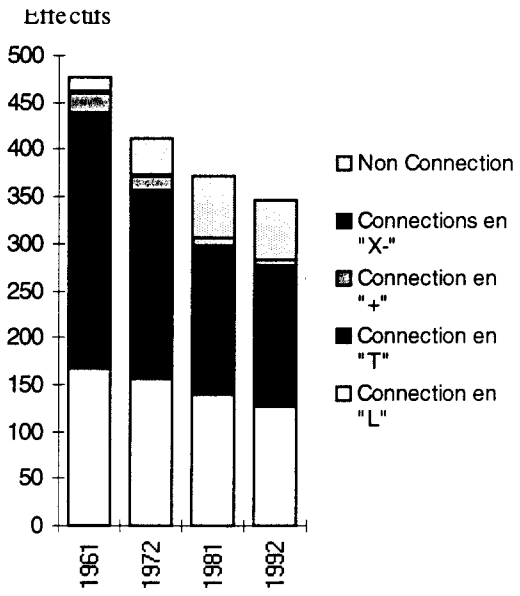


Figure 12.- Connections au sein du réseau bocager

Le linéaire de haies arbustives, où tous les arbres de grande taille ont disparu, est en augmentation constante, passant de 1,6 à 4,1 km soit de 3,4 à 14,9% du total.

Ainsi si le linéaire reste quasiment stable entre 1981 et 1992, la dégradation du bocage se poursuit toujours.

Parallèlement, une dégradation du réseau bocager se produit aux différentes époques. La connectivité globale régresse ainsi de 2280 à 1760 puis 1300 et 1280 au cours du temps et le nombre de non connections augmente, passant de 19 à 39 pour se stabiliser autour de 65 (figure 12). A toutes les dates, les connections en « T » sont les plus nombreuses, suivies par les connections en « L » puis les connections en « + ».

La cinquième forme de connection notée en 1961 et 1972 : la connection en « -X », est notée à 2 reprises : elle correspond à la jonction de cinq haies et caractérise ainsi un bocage très structuré. Elle disparaît en 1981. Ce sont les connections en « + » qui diminuent le plus :

-77%, puis les connections en « T » :
-45% et les connections en « L » : -24%.

DISCUSSION

Le paysage a connu au cours de la période d'étude de profondes mutations. Deux phases principales se distinguent comme le montre l'évolution de la surface utilisée par l'agriculture, voisine de 75% de 1961 à 1981 puis chutant à 50%. Elles correspondent aux 2

phases décrites précédemment : phase d'intensification de l'agriculture et phase de déprise. L'évolution du paysage n'est pas linéaire, du fait de la non constance de la fréquence des abandons et de l'importance des successions culturales aux différentes époques.

Lors de la première phase : intensification, il n'y a pas eu de nouveaux défrichements. Comme partout en Bretagne, toute la surface potentiellement utilisable pour l'agriculture a été exploitée dès les siècles précédents. Au contraire, certaines parcelles, minoritaires, peu adaptées à la mécanisation pour des raisons de pentes, de forme, d'affleurement rocheux ou d'enclavement, ont été délaissées très précocement, même avant 1961 (DIQUELOU et ROZE, 1992). Le phénomène de déprise avait alors un fondement essentiellement mésologique. Cette situation peut être comparée à celle des milieux de haute et moyenne montagne où les pâturages les plus éloignés ou situés sur les milieux les plus contraignants ont été les premiers abandonnés (FILY, 1990). L'intensification s'est traduite par une modification des pratiques culturales : développement des prairies temporaires, disparition des vergers et par un regroupement foncier modéré (cf. diminution du nombre de parcelles) ; la surface moyenne globale des unités écologiques augmente ainsi significativement au cours des 30 ans.

Entre 1961 et 1972, la matrice de transition montre un paysage relativement stable : indice pondéré de stabilité physionomique de 81%. L'agriculture est demeurée traditionnelle avec une activité de production laitière importante (CANEVET, 1991) basée sur un système de prairies permanentes. Les parcelles agricoles sont de petite taille car enserrées dans un réseau bocager traditionnel au maillage relativement régulier (même indice de forme pour les cultures et les prairies permanentes). Cependant l'espace se diversifie et se complexifie avec l'apport de la nouvelle unité écologique prairie temporaire et la légère diminution de la superficie en culture. Parallèlement, la surface des différentes formes de déprises s'accroît (poursuite de l'abandon des parcelles les moins adaptées à la mécanisation). L'indice de diversité D montre que ce sont les prairies et essentiellement les cultures (1961 à 1981) qui apportent de la diversité au paysage (au sens statistique du terme). Le fort indice trouvé traduit leur faible agrégation et leur surface supérieure à celle des autres. Par opposition l'apport des autres unités est faible. L'augmentation de la complexité spatiale, notée en parallèle, montre que l'apparition des prairies temporaires et l'augmentation des surfaces en déprise s'est faite de manière ponctuelle dans la matrice paysagère. Le début de regroupement des parcelles et la volonté de limiter les charges d'entretien provoque le début de l'arasement des talus (RENARD 1976).

L'intensification s'est essentiellement déroulée au cours des années 70 où l'indice pondéré de stabilité physionomique est de 63%. La dynamique paysagère s'est produite sous l'influence conjuguée de successions culturales exacerbées et d'une reprise importante quoique très temporaire de terres précédemment abandonnées. Cette reprise traduit le côté non définitif des abandons. Certaines terres abandonnées connaissaient un entretien minimal afin d'éviter un trop gros enfrichement. En témoigne le rajeunissement de certaines déprises chamaéphytiques au stade herbacé (CLEMENT, 1987). Par rapport à 1972, 1981 présente des diversités et complexité voisines : la diminution de la surface en déprise a été compensée notamment par l'augmentation de surface d'autres unités minoritaires comme les prairies temporaires. L'accroissement des regroupements fonciers qui se sont traduits par la disparition complète d'une ferme (bâtiments compris), n'a eu aucune répercussion notable en terme de surface totale, surface moyenne et agencement des unités écologiques. Les remembrements et l'intensification, comme le souligne BAUDRY (1985), n'entraînent pas toujours l'augmentation de surface des parcelles agricoles même s'ils agissent sur la surface cadastrale. Par contre, le réseau bocager subit directement les effets de ce remembrement tant en termes de linéaire que de connection d'où l'intérêt d'un indice de diversité qui permettrait de combiner les éléments linéaires (corridors) et les surfaces (taches ou parcelles dans le cas présent). Par rapport à 1961, l'augmentation de la diversité informationnelle et de la complexité en période d'intensification de l'agriculture s'explique par la diversification des unités écologiques tant agricoles que non agricoles et par l'accroissement de surface des unités minoritaires. De fait le maintien de l'équilibre agro-sylvo-pastoral de 1961 à 1981 n'est pas synonyme de stagnation de la diversité du paysage.

La dernière période est caractérisée par une importante vague de déprise qui induit une forte dynamique paysagère comme le traduit la valeur pondérée de l'indice de stabilité physionomique de 46,3%. La déprise intervient alors soit directement, soit indirectement par le biais des plantations de conifères et de peupliers. La vague d'abandon est cette fois sous-tendue par les facteurs socio-économiques comme le souligne ELLENBERG (1988) pour l'Europe centrale. Les terres sont abandonnées par taches ou par grands ensembles au sein de la matrice paysagère. L'abandon, causant la perte de dominance des unités agricoles et l'extension des différentes formes de déprises, provoque une augmentation importante de la diversité (indice de Shannon). Chaque unité écologique voit son

occupation du sol se rapprocher de 10% de la surface totale et apporte alors la même contribution à la diversité spatiale : l'indice D prend des valeurs proches pour toutes les unités écologiques. Parallèlement à la diversité, la complexité augmente, traduisant l'apparition de nouveaux rapports de contiguïté dans le paysage.

Ce type de déprise agricole d'origine socio-économique intervient au niveau d'une ou plusieurs exploitations entières, donc spatialement de façon très continue. Cela apparaît bien au niveau des deux sous-matrices de la dernière période. L'indice de stabilité physionomique de la zone sud, qui maintient un secteur agricole dynamique, est quasiment identique à celui de l'ensemble du secteur d'étude pour la période précédente (63,6% contre 63,1%). Cela traduit en partie la poursuite de l'intensification dans ce village avec entre autre de nouvelles fusions de parcelles, tout comme entre 1972 et 1981. A l'échelle du secteur d'étude dans son ensemble, ce phénomène est masqué par la très forte mutation du village nord qui connaît un enfrichement conséquent : indice de stabilité physionomique de 30,2% seulement. Le maintien de l'activité agricole dans le secteur sud cause la seule modification significative d'indice de forme constatée au cours de l'étude : la forme des cultures se simplifie sous l'effet de leur regroupement en grands ensembles géométriques simples. L'extension de l'habitat pourtant conséquente n'a pas eu pour impact de provoquer un mitage de l'espace : la surface bâtie s'est accrue par « contiguïté ».

La diversité est fonction de l'échelle de perception, si elle augmente à l'échelle de l'ensemble du secteur, elle chute à l'échelle du village (village nord) sous l'effet de la déprise agricole. Le village nord est totalement dominé par les unités en déprise et les plantations de conifères (plus de 53% de la surface) qui créent une forte homogénéité paysagère. Dans le village sud, la diversité est favorisée par la répartition relativement homogène des surfaces des différentes unités écologiques, en dépit de cultures très développées (34,1% de la surface totale). Par contre, si le village nord est moins diversifié spatialement, le paysage y est plus hétérogène (cf. indice de complexité). A partir de situations semblables à l'origine, l'arrivée de nouvelles unités (notamment les plantations de conifères) et l'accroissement du nombre de parcelles en déprise au sein de la matrice agricole a créé de nouveaux rapports de contiguïté. Pour le village sud, les déprises et les nouvelles unités (peupliers) se sont développées en périphérie, le centre restant dévolu aux activités agricoles ce qui limite les nouveaux rapports de voisinage.

Durant la dernière période, hormis les défrichements délibérés pour les plantations, la gestion des espaces abandonnés régresse fortement et la végétation évolue librement. Les successions post-abandon atteignent le stade chamaephytique assez rapidement (parfois moins de 10 ans). Le stade de bosquet n'est jamais atteint même si les potentialités des terres le permettent (DIQUELOU et ROZE, 1992) : la dynamique se ralentit vers les stades les plus âgés.

A toutes les périodes, l'indice de forme ne révèle aucune différence significative entre les différentes unités écologiques, sauf pour les bosquets. Ceux-ci sont situés sur des terres peu propices à l'agriculture (pente importante), leur périmètre suit les courbes de niveau ce qui crée des formes tourmentées. Pour les autres unités, la faible diversité de forme est à mettre au crédit de l'origine anthropique de toutes les unités, dans un contexte relativement homogène quant aux conditions de milieu. Lors des défrichements, l'homme a créé un maillage bocager régulier dont les traces subsistent encore après son démantèlement. Toutefois, la valeur des comparaisons d'indices de forme doit être tempérée, selon LAGRO (1991) qui souligne que des unités de surface et de périmètre identiques peuvent présenter des formes plus ou moins complexes.

Si l'augmentation de la diversité et de la complexité ressentie au niveau des unités écologiques est constatée, une dégradation du bocage apparaît. Le linéaire, la qualité et le nombre des connections ainsi que la qualité des haies sont affectés. Cela induit une diminution de la diversité et de la complexité du réseau bocager et par extension du paysage tout entier. La destruction partielle du réseau bocager entraîne une perte d'habitats et une diminution de la richesse spécifique (LEFEUVRE *et al.*, 1976). Cependant, la régression du bocage n'est pas globale. La structure originelle de celui-ci est conservée dans les secteurs abandonnés avant que le remembrement ne les atteigne. Il y a maintien pour un temps de la diversité liée au bocage dans ces secteurs mais celle-ci s'atténue lors de la fermeture de l'espace notamment induite par le développement des phanérophytes dans les friches.

L'apparition de nouveaux modes de gestion de l'espace : prairies temporaires, peupleraies, plantations de conifères et la déprise agricole sont les acteurs principaux de la diversification de l'espace et de sa complexification. Au travers de la variation des indices, c'est toute la dynamique des successions post-culturales qui est retranscrite. Les unités agricoles abandonnées viennent accroître à chaque période les effectifs des déprises herbacées lesquelles évoluent vers les formes chamaephytiques puis phanérophytiques (DIQUE-

LOU et ROZE, 1992). Les éléments seminaturels et les déprises ont été appréhendés en tant qu'unités écologiques différenciées sur des critères uniquement structuraux. La prise en compte de leur diversité floristique, exprimée en tant que groupe d'espèces dominantes, aurait accru les variations d'indices constatées. La faible qualité des missions I.G.N. antérieures à 1972 n'a pas permis cette précision dans l'analyse. L'augmentation de la diversité et de la complexité du paysage, en accroissant la diversité des habitats, va permettre à son tour un accroissement des diversités floristique (GLOAGUEN *et al.*, 1994) et faunistique (BAUDRY et ACX, 1993). Cependant la pérennisation de cet effet induit par la déprise agricole est incertaine. L'ensemble des déprises herbacées, chamaephytiques et la majorité des prairies de la zone nord, actuellement très extensives évoluent vers des fourrés denses à *Cytisus scoparius*. Le développement très rapide de cette espèce commune des friches (ROUSSEAU et LOISEAU, 1982) risque de rapidement provoquer une chute de la diversité floristique, faunistique (MULLER, 1990) et de la diversité du paysage.

BIBLIOGRAPHIE

BAUDRY, J., 1985.- Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l'analyse de l'espace rural : occupation du sol et bocage. Thèse de Doctorat d'Etat, Rennes I : 447 p.

BAUDRY, J., BAUDRY-BUREL, F., 1982.- La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. Acta Oecologica Oecologia Plantarum, 3 (2) : 177-190.

BAUDRY, J., ACX, A.S., 1993.- Ecologie et friches dans les paysages agricoles ; Ministère de l'Environnement, Direction de la Recherche et des Affaires Economiques et Internationales, Paris : 48.

BOURNAUD, M., 1980.- Quelques méthodes de traitement des données en écologie. Rapport interne, Département de Biologie Animale et Ecologie, Université de Lyon : 104 p.

BUREL, F., 1992.- Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques. Thèse d'Etat, Rennes I : 235 p.

CANEVET, C., 1991.- 40 ans de révolution agricole en Bretagne. Institut Culturel de Bretagne Skol-Uhel ar Vro, St Brieuc : 295.

CLEMENT, B., 1987.- Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes. Thèse d'Etat, Rennes I : 295 p.

CORILLION, R., 1971.- Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif Armoricain. C.N.R.S. : 197 p.

DEBUSSCHE, M., GODRON, M., LEPART, J., ROMANE, F, 1977.- An account of the use of transition matrix Agroecosystems, 3 : 81-92.

DELCROS, P., 1993.- Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne. Thèse de doctorat d'Ecologie, Grenoble. 269 p.

DIQUELOU, S., ROZE, F., 1992.- Conséquences de l'abandon des terres sur l'évolution des paysages et des sols dans la vallée du Gouët. Université de Rennes I, Laboratoire d'Ecologie Végétale, Conseil Général des Côtes d'Armor : 65 p.

ELLENBERG, H., 1988.- Vegetation development on abandonned land. In Press, C.U. (eds), Vegetation Ecology of Central Europe. Fourth Edition. Cambridge : 638-645.

FILY, M., 1990.- Succession post culturale et pression de pâturage dans les Pyrénées centrales étude à l'échelle de l'écosystème, de la communauté et d'une population de *Dactylis glomerata* L. Thèse d'Ecologie, Toulouse. 145 p. + Annexes (44 p.)

FORMAN, R.T.T., GODRON, M., 1986.- Lanscape Ecology John Wiley & Sons, U.S.A : 619 p.

GLOAGUEN, J.C., ROZE, F., CLEMENT, B., TOUFFET, J., FORGEARD, F., 1994.- Etude des successions après abandon des pratiques culturales en Bretagne, Acta Botanica Gallica, : 141 (6/7) 691-706

HOBBS, R.J., LEGG, C.J., 1983.- Markov model and initial floristic composition in heathland communities. Vegetatio, 56 : 31-43.

LAGRO, J.J., 1991.- Assessing patch shape in landscape mosaics. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 57 (3) : 285-293.

LEFEUVRE, J.C., MISSONIER, J., ROBERT, Y., 1976.- Rapport de synthèse du groupe Caractérisation Zoologique - Ecologie Animale. In Les Bocages Histoire Ecologie

Economie, INRA, CNRS, ENSA et Université de Rennes I : 315-326.

LEPART, J. and ESCARRE, J., 1983.- La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. Bulletin d'Ecologie, 14 (3) : 133-178.

MULLER, S., 1990.- Etude des modifications floristiques et faunistiques consécutives à la déprise agricole dans les vallées du P.N.R. des Vosges du Nord. Colloque « Conséquences écologiques de la déprise agricole », Ministère de l'environnement (comité E.G.P.N.) Niederbronn-les-Bains : 3 p.

PIERREL, R., 1992.- Inventaire des espaces d'inculture dans les Côtes d'Armor. Ecorégionalisation et quantification. Mémoire de D.A.A Génie de l'Environnement, ENSAR : 44 p.

RENARD, J., 1976.- Le rôle du géographe face à l'évolution des paysages dans l'ouest bocager. In Les Bocages Histoire Ecologie Economie, INRA, CNRS, ENSA et Université de Rennes I : 87-92.

ROUSSEAU, S., LOISEAU, P., 1982.- Structure et cycle de développement des peuplements à *Cytisus scoparius* L. dans la chaîne des Puys. Acta Oecologica Oecologia Applicata, 3 (2) : 155-168.ROZE, F., 1995.- Structure et méthodes d'analyse du paysage bocager breton. Documents phytosociologiques, XV : 45-57.

TURNER, M.G., 1990.- Landscape changes in nine rural counties in Georgia. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 56 (3) : 379-386.

TURNER, M.G., RICHER, C.L. 1988,- Changes in landscape patterns in Georgia, USA. Landscape Ecology, 1 (4) : 241-251.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 107-119

Reboisements de protection et sous-utilisation des alpages : impacts écologiques et paysagers. Exemple de la série R.T.M.[1] de la Grollaz, moyenne Maurienne, Alpes françaises du Nord

Tree recolonization patterns in a subalpine meadow around an afforestation site. R.T.M.[1]-forest la Grollaz, Maurienne Valley, northern French Alps

Lydie DIDIER* et Jean-Jacques BRUN**

RESUME

Un reboisement de protection de cinquante trois hectares, mis en place il y a un siècle sur des terrains sensibles à l'érosion, est à l'origine de la recolonisation de pâturages subalpins par les arbres (*Larix decidua* Miller, *Pinus uncinata* Miller ex Mirbel, *Picea abies* (L.) Karsten).

La photo-interprétation multidate de la zone de recolonisation a mis en évidence une mosaïque d'unités physionomiques, âgées au maximum de cinquante ans. L'analyse phyto-écologique et dendrométrique de la végétation, ainsi que l'étude micromorphologique des humus dans quatre de ces unités, ont révélé le déterminisme géopédologique des divergences évolutives et de stabilité entre unités.

La sous-utilisation des alpages a généré une mosaïque diversifiée qui révèle l'hétérogénéité naturelle du site. La présence de la forêt R.T.M., et donc de semenciers, a favorisé une recolonisation rapide. L'impact paysager de cette progression des ligneux reste limité aux marges du périmètre de protection, compte tenu du maintien d'une activité pastorale dans le secteur. Dans le cas d'une déprise totale, d'énormes surfaces sont susceptibles de retourner à la forêt grâce au processus déjà enclenché.

MOTS-CLEFS : reboisement anthropique, unités de recolonisation post-pastorale, conifères, subalpin, humus, Alpes françaises du Nord

ABSTRACT

Landscape change occurring in subalpine pastures on the south exposed slope above Saint-Michel-de-Maurienne (northern French Alps) can be explained by two successive events : afforestation and land abandonment.

A fifty-three hectares mixed forest of *Larix decidua* Miller, *Pinus uncinata* Miller ex Mirbel and *Picea abies* (L.) Karsten planted a century ago to stabilize a landslide, has generated the recolonization by ligneous species of hundreds of years old meadows whose grazing pressure has considerably diminished since World War II.

1 service de la Restauration des Terrains en Montagne de l'Office National des Forêts

* Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier, Grenoble I, B.P. 53, F-38041 GRENOBLE CEDEX 9

** Division «Environnement Naturel et Paysage», Cemagref de Grenoble, B.P. 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères
Tél. 76 76 27 79 ; Fax 76 51 38 03 ; e-mail : jean-jacques.brun@cemagref.fr

The recolonization zone is made of a mosaic of units which are physionomically different but almost identical in age, as is shown by the analysis of multidate aerial photographs. Phyto-ecological and dendrometric studies of the vegetation, combined with micromorphological studies of the humus profiles in four of the recolonization units, revealed that the differences in evolution and stability between units are due to geo-pedological mechanisms.

However, the impact of the natural tree expansion is constrained to the margins of the afforestation area because the grazing has not completely stopped. If the site was totally abandoned, the process under way could provoke a very important extension of the forested surface.

KEY-WORDS : afforestation, post-grazing succession patterns, conifers, subalpine level, humus, northern French Alps

INTRODUCTION

Le domaine montagnard d'altitude est caractérisé par l'importance des processus d'érosion et donc par l'instabilité des terrains. L'action humaine a accentué ce phénomène à travers la déforestation et le surpâturage. A la fin du dix-neuvième siècle a été mis en place le service de Restauration des Terrains en Montagne - R.T.M. - qui a effectué des travaux de correction de torrents et de reboisement pour protéger les sites les plus menacés par des glissements de terrain. En même temps que ces forêts de protection se sont développées, la pression pastorale sur les alentours a diminuée. Le travail présenté ici étudie l'impact d'un reboisement de protection sur la recolonisation ligneuse des pelouses à l'étage subalpin (FELTGEN, 1992).

Une pelouse subalpine pâturée peut être considérée comme une vaste éco-unité, dans le sens défini par OLDEMAN (1990), dont l'évolution est bloquée à cause du pâturage. L'arrêt de celui-ci correspond à un « événement-zéro » (*zero-event*, OLDEMAN, 1990), à partir duquel vont s'opérer des transformations ne concernant pas seulement les végétaux phanérogames, mais aussi les champignons (ANDRE, 1988), les animaux (pédofaune - MUYS *et al.*, 1992) et l'humus (BEYER *et al.*, 1992) par exemple. L'étude de telles transformations se fait généralement par une approche synchronique (*place - for -time - substitutions*). Divers auteurs ont souligné les problèmes inhérents à cette démarche (MEENTEMEYER et BOX, 1987 ; PICKETT, 1991). En effet, l'échantillonnage selon la méthode synchronique se heurte à la variabilité des conditions écologiques des milieux.

C'est le cas des milieux de montagne. Les périmètres de reboisement sont, à l'origine, caractérisés par une dynamique des versants très active, générant des relations sol-plante multiples et variées. Au voisinage immédiat de tels reboisements, la variabilité des facteurs mésologiques (pente, exposition) et microclimatiques (régime hydrique et thermique) génère une très forte hétérogénéité des conditions stationnelles qui rend beaucoup plus difficile l'utilisation d'une approche synchronique classique.

Alors comment aborder, en zone de forte instabilité, l'étude de la transformation d'une éco-unité « pâturage » en une mosaïque d'éco-unités « préforestières » et « forestières » ?

Trois questions, relatives à la transformation des paysages d'altitude, ont été abordées dans le cas concret de la série R.T.M. de la Grollaz en moyenne Maurienne, bien étudiée par ailleurs dans le cadre de recherches financées par les services R.T.M. de Savoie (GARGUET, 1990) :

(1) Quelles sont les modalités des changements de végétation observés dans la zone de recolonisation autour du reboisement (espèces-clefs, stratégies, front ou taches de colonisation, vitesse)?
(2) Quels sont les facteurs responsables de divergences évolutives dans l'espace et dans le temps?
(3) Quelles sont les potentialités dynamiques des différentes unités de recolonisation et quel sera l'impact sur le paysage dans l'étage subalpin sur le site?

PRESENTATION DU SITE ETUDIE

Sur l'adret de Saint-Michel-de-Maurienne, au-dessus du village de Beaune, dans la vallée de l'Arc, un reboisement a été effectué entre 1100 et 2150 mètres d'altitude (figure 1) par le service R.T.M. Après des travaux de correction du torrent, des plantations ont été effectuées à partir de l'année 1894, sur cinquante-neuf hectares. Le périmètre de reboisement se situe de part et d'autre du torrent de la Grollaz, qui était à l'origine de crues torrentielles et de laves de boue provoquant de lourds dégâts à la fin du dix-neuvième siècle.

Les essences employées dans la partie supérieure de la série sont le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), le pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb.), l'épicéa (*Picea abies* L.) et le mélèze (*Larix decidua* L.). Il faut remarquer l'absence du pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les plantations, comme sur

l'ensemble du bassin-versant de 5000 hectares. L'adret avait en effet été entièrement déboisé ; ce n'est qu'au cours de la deuxième moitié de ce siècle qu'une forêt de bois durs (frêne, érable sycomore et merisier) s'est reconstituée à l'étage montagnard (BOZON et GROSSI, 1991 ; BRUN et DELCROS, 1992 ; BRUN *et al.*, 1994).

Le reboisement R.T.M. étudié est situé au-dessus de Beaune, dans l'étage subalpin en adret de Saint-Michel-de-Maurienne (carte topographique IGN 1/50000, feuilles de St-Jean-de-Maurienne et de Modane)

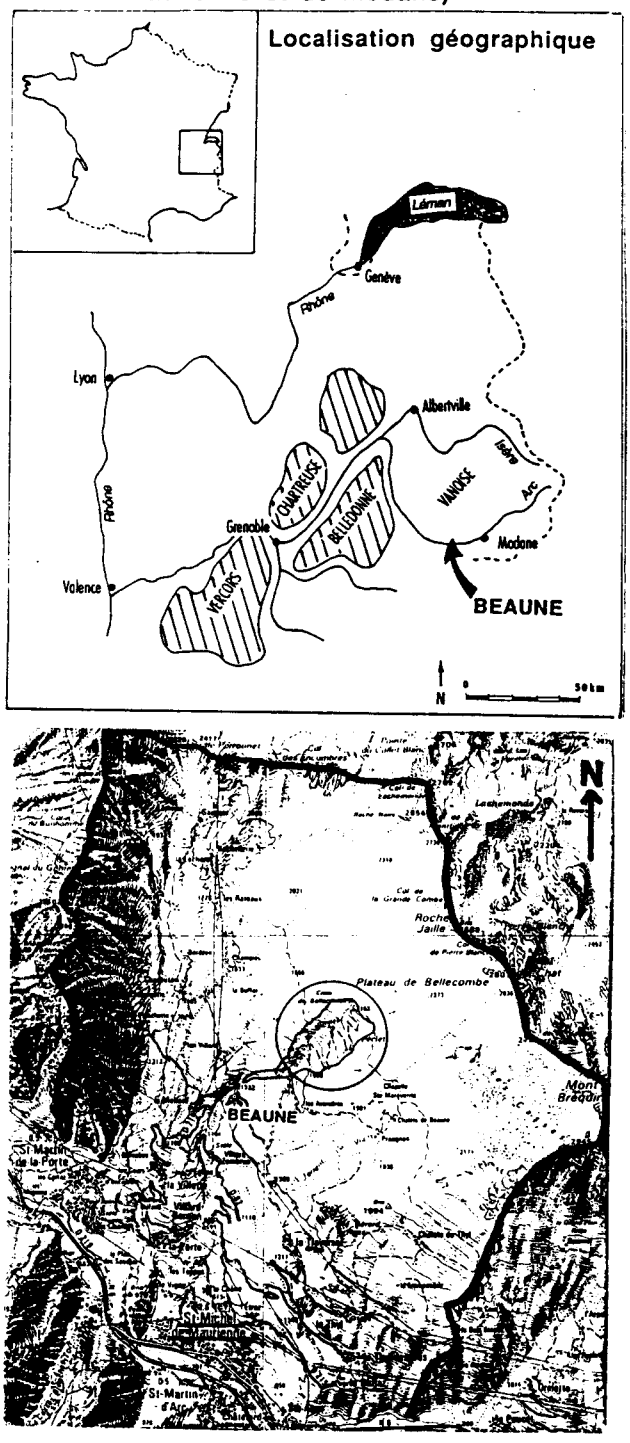


Figure 1.- Localisation géographique

Autour de la forêt de protection il existe, actuellement, une mosaïque de boisements lâches issus de la recolonisation naturelle.

L'adret de Saint-Michel appartient à la zone géologique Briançonnaise à Houiller productif. Ce sont des grès et des schistes, des matériaux silicatés qui s'altèrent facilement et donnent naissance à des sols profonds bien drainés. Des mouvements de terrain dans la zone du reboisement de Beaune (MARTIN-COCHER, 1984), ont tendance à rajeunir constamment les profils et font obstacle à la maturation des sols (GARGUET, 1990). La série de reboisement et ses alentours appartiennent à l'unité géopédologique de Beaune (village en rive gauche de la Grollaz) définie par GROSSI (1991) et caractérisée par une forte activité biologique, un recyclage de la matière organique très rapide et de fortes potentialités forestières.

D'après l'étude bioclimatique de FOURNIER (FOURNIER et PELTIER, 1987), le secteur appartient aux Alpes intermédiaires, avec une moyenne de 944 mm de précipitations annuelles (1961-1993) et une température moyenne annuelle de 7,2°C (1967-1993) à 1360 m d'altitude (données de la station météorologique du Thyl). Le groupement forestier potentiel dans l'étage subalpin est la pessière mésoxérophile à *Vaccinium vitis-idaea* (FOURNIER, 1985).

DEMARCHE METHODOLOGIQUE

A l'échelle du paysage

L'analyse de la dynamique globale des ligneux sur le site a été faite par photo-interprétation. Des agrandissements (x5) des photographies aériennes panchromatiques suivantes (échelle moyenne 1/30000 ; Institut Géographique National) ont servi à établir une carte des chronoséquences entre 1939 et 1988 (figure 2) :

1939, mission Modane - Lanslebourg, cliché n° 170
1948, mission Domène - St-Jean-de-Maurienne, cliché n° 226
1953, mission Modane - Lanslebourg, cliché n° 152
1970, mission St-Jean-de-Maurienne - Lans-Lebourg, cliché n° 123
1980, mission Modane - Lanslebourg, cliché n° 24
1988, mission Modane - Lanslebourg, cliché n° 84

Le périmètre initial du reboisement a été reporté sur le cliché le plus récent, ensuite les zones nouvellement boisées ont été cartographiées. Les photographies des différentes missions ont ainsi permis de définir des unités de boisement différant par la date d'installation des arbres et la densité du boisement.

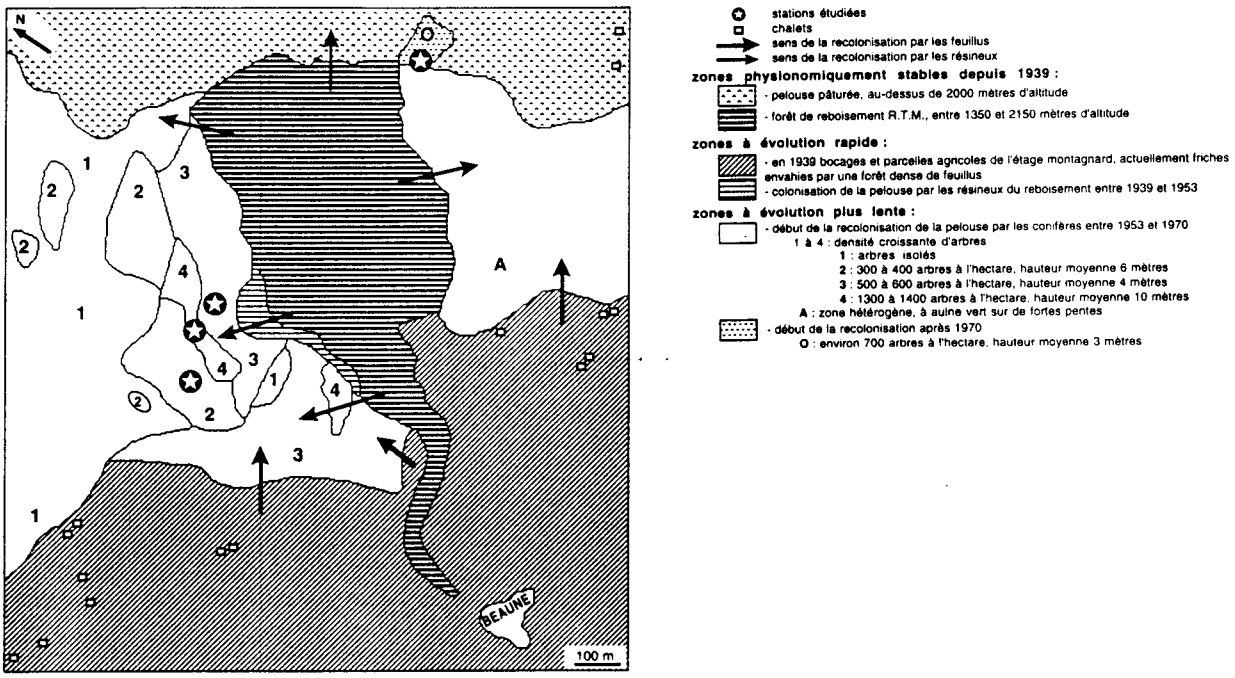


Figure 2.- Carte des séquences de recolonisation autour de la série R.T.M. de Beaune, période de 1939 à 1988

A l'échelle des unités paysagères

Quatre unités cartographiées ont fait l'objet d'une étude de la végétation et de l'humus plus détaillée. L'humus constitue un niveau diagnostic (BRUN, 1978) pour individualiser les facteurs écologiques, biotiques ou abiotiques, qui règlent le dynamisme de la végétation et peuvent être à l'origine de divergences dans l'évolution des milieux.

Au nord-ouest du reboisement, trois stations (B2, B3 et B4 - figure 2) issus d'une recolonisation se situant entre 1953 et 1970 ont été retenues. Une station supplémentaire (B0), correspondant à un îlot boisé récent situé au-dessus du périmètre, a été retenue pour son intérêt dans l'évaluation des potentialités dynamiques de la limite supraforestière.

Etude dendrométrique

L'évaluation des densités des arbres est faite grâce à la méthode sans placette limitée de COTTAM et CURTIS (1956) (figure 3). Dans chaque station, sont calculées les densités pour le mélèze, le pin à crochets et l'épicéa, et la densité totale. Les arbres pris en compte pour évaluer la densité ont été caractérisés par leur diamètre, leur hauteur et leur âge.

Dans une des stations, l'âge de quelques touffes de rhododendron (*Rhododendron ferrugineum* L.) a été évaluée. Il est possible de compter les cernes sur une coupe transversale à la base des tiges, après traitement préalable du bois (POMMEYROL, 1989).

Etude floristique

Dans chaque station, des relevés floristiques globaux, sans estimation des recouvrements ont été effectués et complétés au fur et à mesure entre juin et août 1992.

Etude micromorphologique de l'humus

Des situations représentant différents types de couvert et degrés de fermeture (pelouse, lande, bouquets d'arbres d'espèces différentes) ont fait l'objet d'une étude micromorphologique de l'humus. Après une description macromorphologique des profils, incluant l'observation de la mésofaune du sol (lombriciens et myriapodes), et des profils racinaires, du sol a été prélevé dans l'horizon A1, avec l'aide de boîtes de Kubiena (figure 4).

$$\text{densité} = \frac{10\,000}{d}$$

$$d = \frac{d1 + d2 + d3 + d4}{4}$$

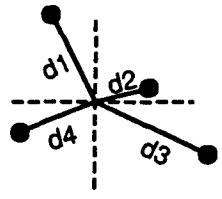


Figure 3.- Evaluation des densités d'arbres par la méthode sans placette limitée

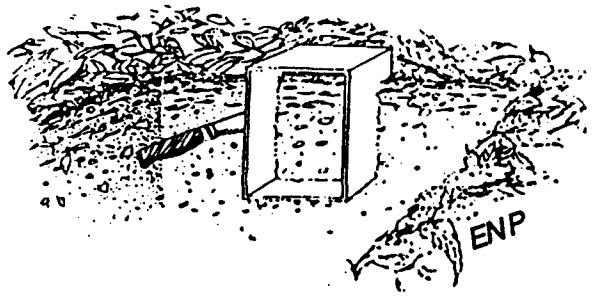


Figure 4.- Prélèvement de sol pour l'étude micromorphologique à l'aide d'une boîte de Kubiena
Un cadre métallique de dimensions (5 x 5 x 10) centimètres est enfoncé verticalement dans la terre à l'aide d'une couteau puis sorti avec le sol, celui-ci devant être perturbé le moins possible. La boîte est ensuite fermée par deux couvercles.

Ces échantillons ont été envoyés au Centre de géomorphologie du CNRS à Caen pour la fabrication de lames minces (DOIRISSE, 1989). Celles-ci ont été observées sous loupe binoculaire et sous microscope à transmission, en lumière naturelle et polarisée. Il est possible de distinguer ainsi les éléments minéraux de la matière organique et de connaître son degré d'altération (KOOISTRA, 1991).

Analyses physico-chimiques de l'humus

Parallèlement au prélèvement en boîte, un à deux kilogrammes de terre ont été pris dans l'horizon A1, en vue de leur analyse physico-chimique. Le laboratoire INRA à Arras a mesuré les paramètres suivants:

- teneur en carbone et en azote organiques ;

- teneur en bases échangeables au pH du sol et capacité d'échange cationique ;

- teneur en fer libre ;

- teneur en aluminium libre et taux d'aluminium échangeable au pH du sol ;

- teneur en phosphore assimilable.

RESULTATS ET DISCUSSION

Modalités des changements de végétation à l'échelle du site

La carte des chronoséquences (figure 2) montre que :

(a) La recolonisation des pelouses à partir de la forêt R.T.M. de la Grollaz se fait surtout latéralement où le pâturage a cessé, tandis qu'elle est presque nulle en altitude où une faible activité pastorale subsiste ;

(b) La progression des ligneux est dissymétrique ; à l'ouest elle est la plus forte, un certain nombre de boisements arborés plus ou moins denses se sont établis ; à l'est, l'aulne vert et divers feuillus (saules et sorbiers) occupent de vastes surfaces par suite du ravinement des terrains ;

(c) L'extension de la surface boisée n'est pas progressive, elle se manifeste surtout entre 1953 et 1970 en photo-interprétation, ce qui rejoint les observations faites à l'étage montagnard (DESMARIS, 1991 et DELCROS, 1993); l'installation des arbres a donc probablement débuté pendant ou après la deuxième Guerre Mondiale, après la diminution générale de la pression pastorale.

De l'étude de la dynamique globale sur le site, il ressort que la recolonisation des pelouses par les ligneux n'aboutit pas de façon systématique à la constitution d'une forêt et que le premier stade forestier post-pastoral n'est pas une pessière, conformément à la place prédominante qu'occuperait normalement l'épicéa dans le subalpin en moyenne Maurienne. Les arbres centenaires de la forêt R.T.M. sont les semenciers d'un boisement mixte de mélèze, pin à crochets et épicéa, organisé en une mosaïque d'unités hétérogènes, développée sur des terrains dont la couverture végétale et pédologique avait été éliminée. La mosaïque est composée d'unités différant par la physionomie des arbres et du peuplement, par leur exposition et leur pente, mais aussi par le degré de maturation du sol.

Caractérisation des unités de recolonisation

L'étude dendrométrique (figure 5) confirme l'absence d'un gradient dans la zone de recolonisation. Les stations B2, B3 et B4 diffèrent par leur structure en termes de composition spécifique, de densité du peuplement et de diamètre et hauteur des tiges, mais pas en termes d'âge du peuplement. Il n'y a pas eu installation progressive des ligneux hauts, mais les plus vieux arbres sont tous apparus il y a trente à quarante ans.

Les espèces-clefs sont le mélèze, le pin à crochets et l'épicéa. L'importance relative des trois essences n'est pas la même dans les différentes unités de boisement. En comparant les stations situées dans la même tranche altitudinale (B2 à B4), il apparaît que le mélèze est largement dominant dans le peuplement le plus productif B4, alors qu'en B2 et B3 le pin à crochets domine. L'épicéa est toujours minoritaire et représenté uniquement par de jeunes individus. Le pouvoir colonisateur du mélèze et du pin à crochets a été très élevé au départ, l'épicéa va probablement gagner progressivement en importance.

Les cortèges floristiques (tableau 1) illustrent bien les divergences des conditions écologiques dans les quatre stations, un quart à un tiers des espèces sont propres à chaque station :

- B0 a un caractère nettement subalpin, la colonisation y est la plus récente ;

- B3 est très xérophile et instable par rapport à B2 ;

- B4 présente l'ambiance la plus forestière, liée à de bonnes conditions de croissance.

STATION	B2	B3	B4	B0
altitude (m)	1840	1960	1990	2070
exposition	NW	S/SW	N/NW	N/NW
% pente (min,max)	35 (10,45)	60 (44,72)	80 (60,100)	56 (45,67)
densité (arbres/ha)	300-400	500-600	1300-1400	700-800

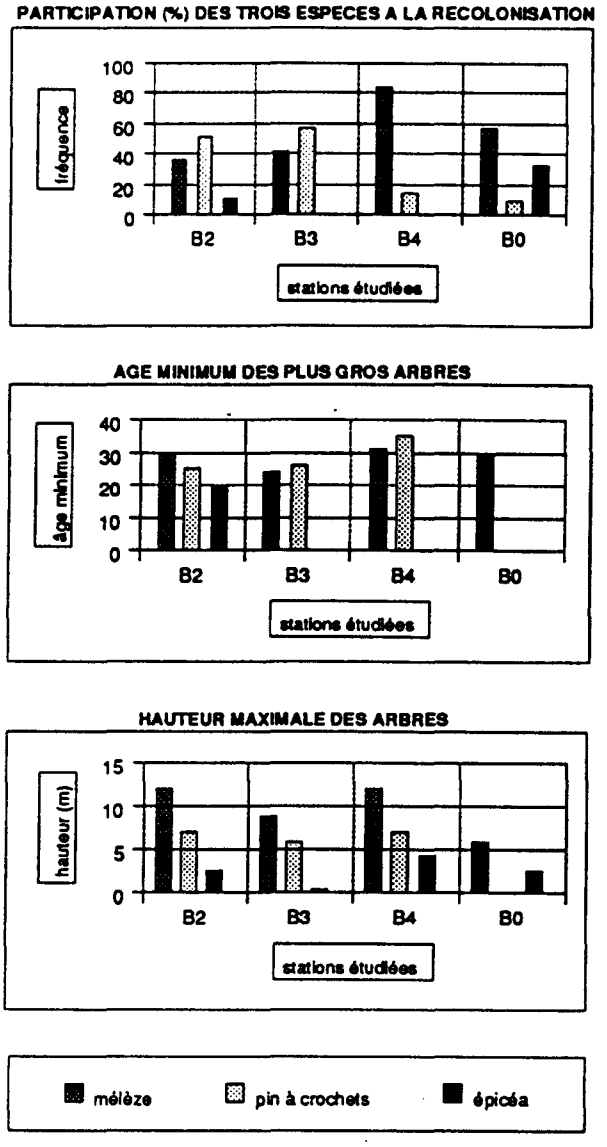


Figure 5.- Caractérisation des quatre unités de recolonisation étudiées. La caractérisation comprend deux ensembles de descripteurs : 1- Les descripteurs stationnels standards que sont l'altitude, l'exposition, la pente et la densité des peuplements ; 2- Des descripteurs dendrométriques caractérisant l'état d'évolution des formations ligneuses dans chaque unité.

L'hétérogénéité de la physionomie des peuplements et des arbres se retrouve au niveau du sol. Les analyses micromorphologiques (figure 6) et physico-chimiques (tableau 2) traduisent la variabilité inter-stationnelle. Globalement, le fonctionnement des différents humus est de type mull, avec un maximum d'activité ou de réactivité (S/T élevé, C/P faible) dans la station B4, et un minimum dans la station B0. Il y a un lien étroit entre la macro- et la micromorphologie des humus d'une part, et la morphologie des boisements d'autre part : dans la station B2 par exemple, l'horizon A1 organo-minéral bien structuré, avec de grands agrégats correspondant à des déjections de vers de terre, témoigne de la stabilité mécanique du système. En B3, l'horizon A1 est développé mais microgrumeleux, avec des débris minéraux orientés dans tous les sens dans l'ensemble du profil, ce qui est en relation avec une stabilité moindre.

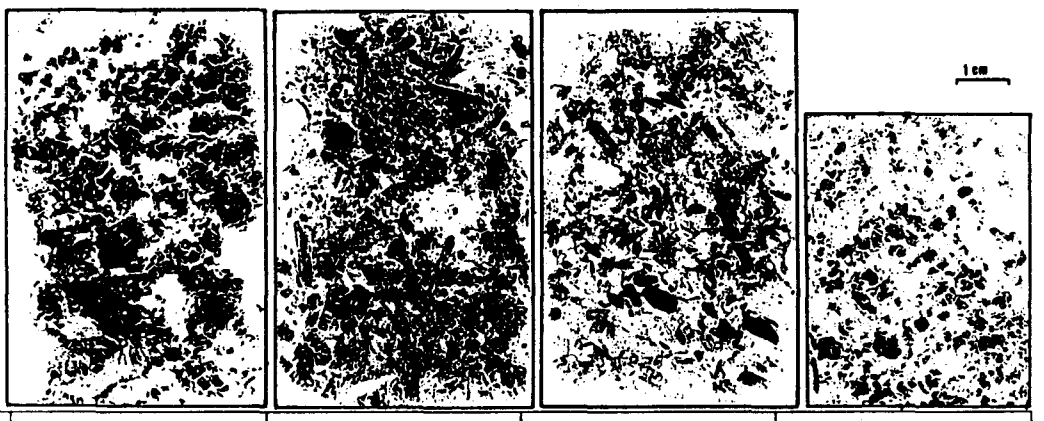
Tableau 1
Ecologie des plantes relevées dans chaque station
Ecologie des espèces (d'après la Flore Suisse de AESCHIMANN et BURDET, 1989)

espèce	station				écologie										
	2	3	4	0	F	Fc	B	Br	Pr	Pa	Pe	E	R	X	T	H	N
arbres:																	
Larix decidua	@	@	@	@	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Picea abies	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Pinus uncinata	@	@	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Pinus sylvestris	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.
Betula pendula	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
arbustes:																	
Rosa canina	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
Rosa pimpinellifolia	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Rhamnus alpinus	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.
Sorbus aucuparia	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorbus ana	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
Juniperus communis	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.
Juniperus nana	+	@	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.
Salix caprea	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alnus viridis	.	.	@	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
arbustes nains:																	
Daphne cneorum	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
Cotoneaster integerrima	+	@	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Polygala chamaebuxus	@	@	.	@	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium myrtillus	@	.	@	@	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium vitis-idaea	@	.	@	@	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium uliginosum	@	.	.	@	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhododendron ferrugineum	+	.	@	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Arctostaphylos uva-ursi	+	@	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
herbacées:																	
Ajuga pyramidalis	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Alchemilla conjuncta	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.
Campanula scheuchzeri	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Phyteuma spicata	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Plathantera chlorantha	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.
Gymnadenia conopsea	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.
Traunsteinera globosa	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Veronica chamaedrys	+	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Trollius europaeus	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Astrantia major	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Prunella grandiflora	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.
Trifolium alpestre	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.
Trifolium pratense	+	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Carlina acaulis	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Cirsium acaule	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Sempervivum montanum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
Hippocrepis comosa	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Hieracium pilosella	.	@	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.
Minuartia laricifolia	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Sanguisorba minor	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Veronica fruticans	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
Paradisea liliastrum	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.
Sedum montanum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.
Sempervivum tectorum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Sempervivum arachnoideum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Thymus serpyllum	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Campanula rotundifolia	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.
Briza media	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Rhinanthus alectorolophus	.	@	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus bulbosus	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Teucrium chamaedrys	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.
Vincetoxicum hirundinaria	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.
Potentilla aurea	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Luzula nivea	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alchemilla glabra	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.
Hypericum maculatum	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+
Valeriana montana	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Ranunculus acris	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Clematis alpina	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Bartsia alpina	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.
Luzula lutea	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
Chaerophyllum aureum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Crepis aurea	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+
Leontodon pyrenaicum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Antennaria dioica	+	@	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.
Trifolium montanum	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Orchis mascula	+	+	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Potentilla erecta	+	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.
Leontodon hispidus	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.
Leucanthemum vulgare	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.
Helianthemum nummularium	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Anthyllis vulneraria	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.
Gentiana angustifolium	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Trifolium alpinum	+	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.
Viola calcarata	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
Soldanella alpina	+	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Ranunculus nemorosus	+	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Nigritella nigra	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Sesleria caerulea	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.
Homogyne alpina	+	.	+	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Brachypodium pinnatum	@	@	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.
Anthoxanthum odoratum	+	+	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Nardus stricta	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Lotus corniculatus	@	@	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Polygonum viviparum	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.
Plantago serpentina	@	@	.	@	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+
Primula veris	@	@	.	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.
Achillea millefolium	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Laserpitium latifolium	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
Bupleurum stellatum	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.

Formation végétale occupée :
F forêts
Fc forêts claires
B buissons
Br brousses d'arbustes nains
Pr prés
Pa pâturages
Pe pelouses
E éboulis
R rochers

Valeurs indicatrices :
X tendance xérophile
T tendance thermophile
H tendance hygrophile
N tendance nitrophile

Abondance dans le relevé :
+ présent
@ abondant



station	B2	B3	B4	B0
éléments figurés	35 %	45 %	50 %	30 %
structure agrégée	+++	++	++	+++
pierrosité	++	+++	++++	+
taille des cailloux	7 (10)	3 (13)	5 (10)	2 (10)
M.O. figurée:				
état	tissus	tissus	tissus et organes	organes et tissus
abondance	+	+	+	++
localisation	partout	haut	haut	haut
agrégats > 2 mm:				
abondance	++++	++	++	+++
contenu	om	oM	oM	om et quelques O
répartition	organisés en horizon au milieu	régulière, quelques macro-agrégats	entre les cailloux	régulière
agrégats < 2 mm:				
abondance	+	+++	+	+++
localisation	dans organes et tissus et près de	partout	près de débris d'organes	partout
origine	grands agrégats repris par enchy.	enchytraéides	enchytraéides	enchytraéides

Figure 6.- Micromorphologie de l'horizon A1 : exemple de lames minces prélevées sous mélèze. La partie supérieure de la figure représente quatre lames minces obtenues à partir des prélèvements d'humus (cf. figure 4). Ces images (photocopies de lames) donnent un aperçu global de la structuration de l'horizon A1.

Abréviations :
degré d'agrégation de + à ++++
pierrosité de 0 à ++++
taille des cailloux moyenne et (maximale) en millimètres
M. O. = matière organique
agrégats de taille supérieure à deux millimètres : quantité de + à ++++, om = organominéral, Om = plus organique que minéral, oM = plus minéral qu'organique
agrégats de taille inférieure à deux millimètres : quantité de + à ++++,

Tableau 2
Résultats de l'analyse physicochimique de l'horizon A1
Abréviations : C = carbone, N = azote, P = phosphore, Al = aluminium libre, Fe = fer libre, org. = organique, M.O. = matière organique, éch. = échangeable, C.E.C. = capacité d'échange cationique, S/T = taux de saturation

élément dosé	C org.	M.O.	N org.	P	Al éch.	Al	Fe	C/N	C.E.C.	S/T	C/P
unité	g/kg	g/kg	g/kg	g/kg	cmol/kg	g/100g	g/100g		cmol/kg		
station B2	57,05	98,15	4,8	0,31	0,2	0,5	1,21	11,7	18,1	0,6	200
station B3	41,05	70,6	3,1	0,35	0,1	0,6	1,13	13,05	13	0,65	106
station B4	20,4	35,1	1,1	0,46	0,1	0,6	0,68	18,2	13,8	0,79	44
station B0	56,13	96,56	4,03	0,31	1,4	0,4	1,28	14,06	15,5	0,4	206

Les stations étudiées sont caractéristiques de quatre types d'unités distinctes, dont chacune peut être considérée comme homogène d'un point de vue géomorphologique, microclimatique et pédologique.

Déterminisme des divergences évolutives entre unités

Les divergences physionomiques (densité et forme des arbres) entre unités témoignent des conditions de germination et de croissance très hétérogènes autour du périmètre R.T.M. Ces conditions sont liées :

(1) A l'exposition et à l'altitude des différentes unités : les cortèges floristiques traduisent l'hétérogénéité des conditions mésoclimatiques. La durée du manteau neigeux, le nombre de cycles de gel-dégel et l'évapotranspiration conditionnent l'activité biologique (mésofaune et micro-organismes) du sol.

(2) A la pression pastorale passée et actuelle ;

(3) A la dynamique des versants c'est-à-dire la présence ou non de processus actifs d'érosion : dans certains secteurs, l'instabilité des couches superficielles provoque un rajeunissement constant des profils pédologiques, favorables à l'installation du mélèze et du pin à crochets. L'incorporation de la matière organique dans le sol et la structuration de l'horizon organo-minéral sont entravées.

Dynamique des unités de boisement

L'étude de la dynamique des nouvelles unités de boisement ne peut pas se faire par une approche synchronique, puisqu'il n'existe pas de chronoséquence unique, avec différents stades évolutifs répartis selon un gradient de distance par rapport à la forêt.

L'hétérogénéité des boisements et des sols recouvre en fait deux grands types morphodynamiques d'après la définition de ERHART (1967 ; voir aussi ROVERA, 1990) :

Les zones hétérostasiques

L'évolution de ces zones n'est pas exclusivement dépendante de la présence d'arbres. L'érosion affecte les formations superficielles, et l'évolution des sols peu avancée témoigne de leur potentielle instabilité. Les trois boisements suivants font partie de cette classe :

(a) Le boisement lâche, spontané, de faible croissance, de la station B3. Des zones décamétriques à pelouse écorchée ne semblent pas concernées par les successions végétales. Elles n'ont peut-être pas la potentialité d'évoluer vers un stade forestier, si ce n'est à la suite d'un changement durable de facteurs extérieurs à la phytocénose (phénomène de substitution de BAUDIERE et GAUQUELIN, 1990).

(b) Le boisement dense, spontané, de bonne venue, de la station B4. Dans cette unité aux sols profonds mais caillouteux, il est apparu, suite aux investigations macro- et micromorphologiques, une fragilité structurale des horizons de surface (biomacrostructuration et capacité d'échange cationique C.E.C. faibles, C/N le plus élevé), qui contraste avec la stabilité du boisement forestier. Un événement de type chablis pourrait déclencher une érosion locale ou générale, ramenant l'éco-unité à son état zéro. La forêt existante est le résultat d'une combinaison optimale de plusieurs facteurs :

- absence de perturbations (pâturage, glissements) ;
- absence de stress hydrique (diapause réduite pour la faune) ;
- effet d'abri thermique par manteau neigeux interposé en exposition nord ;
- bonnes conditions trophiques (altération des schistes broyés, porosité).

(c) Le boisement anthropique de protection lui-même, constitué d'une mosaïque très hétérogène de stations forestières différant par leur stabilité et l'évolution de leurs sols, ainsi que le type et l'âge de l'essence dominante (GARGUET, 1990). Mises à part les zones d'instabilité géologique, les sites d'instabilité plus superficielle semblent bénéficier d'un effet biostasique lié aux effets conjugués des boisements et de l'activité biologique des sols. L'étude micromorphologique a révélé la présence d'un horizon pédologique biomacrostructuré de faible importance (5 cm), localisé entre la litière et le colluvium de débris schisteux (GARGUET 1990, GRILLON 1991). Ceci constitue peut-être une étape-clé vers la biostasie.

Les zones biostasiques

En absence de processus érosifs, l'évolution des ces zones est largement dépendante des ligneux. La matière organique fournie par une forte biomasse influence fortement la pédogénèse. Deux des stations étudiées appartiennent à cette catégorie :

(a) Le boisement lâche, spontané, de croissance moyenne, autour de la station B2 ;
(b) La lande arborée de la station B0.

Les ligneux induisent de façon visible une macrostructuration de l'horizon A1 qui se traduit par une densité apparente faible et la présence d'agrégats biomacrostructurés. Sous

pelouse, la structure reste microgrumeleuse et dense, par suite du tassement par le pâturage et l'action des systèmes racinaires graminéens.

Le degré de stabilité biologique et mécanique des unités influence leur pérennité spatio-temporelle et le sens de leur développement futur. La figure 7 traduit cela par des unités spatiales qui couvrent deux grandes zones :

- Au centre, les zones hétérostasiques, incluant la série R.T.M. et les unités proches (B3 et B4). Les mouvements de terrain, indépendamment des actions anthropiques, provoquent un rajeunissement constant du sol et, à intervalles plus ou moins réguliers, des événements catastrophiques empêcheront le maintien d'un couvert arboré fermé.

- Les zones biostasiques en périphérie : à terme, elles peuvent se transformer potentiellement en milieu fermé.

CONCLUSION

Ce sont donc des contraintes géopédologiques qui structurent la zone de recolonisation ligneuse. La composante géomorphologique agit à une échelle séculaire voire millénaire, la structuration qu'elle induit dans le paysage concerne des ensembles hecto- ou kilométriques. La composante biopédologique agit sur des processus évoluant à des pas de temps beaucoup plus faibles, du pluri-annuel au saisonnier, indiquant qu'il existe un niveau d'organisation décamétrique ou métrique, caractérisé par la capacité du complexe pédologique de gérer les flux de matière et d'énergie qui le traversent. Les résultats de la photo-interprétation et des analyses dendrométriques, floristiques et pédologiques convergent pour affirmer que les unités définies visuellement sont aussi des unités fonctionnelles intégrant les deux niveaux de contraintes géopédologiques.

La déprise pastorale a bien agi comme un « événement-zéro ». La réserve de diaspores de la pelouse et les graines apportées d'une communauté de ligneux proche, la forêt de reboisement, ont servi de point de départ aux transformations qui vont aboutir au remplacement de l'éco-unité artificielle par une ou plusieurs autres.

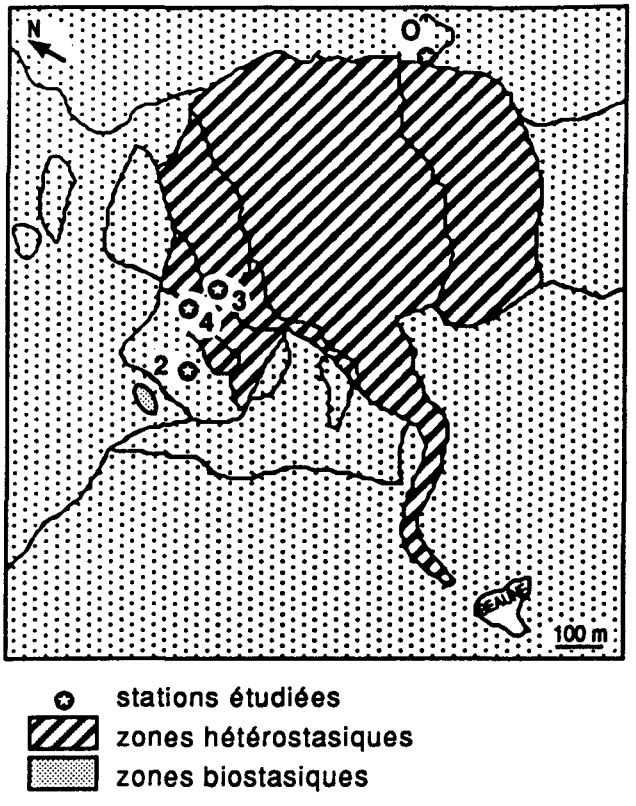


Figure 7.- Zones biostasiques et zones hétérostasiques

La mosaïque du site, peu apparente dans le système « pelouse pâturée », est réapparue et a induit des divergences dans les modalités et les vitesses des changements, provoquant une différenciation des processus biologiques de croissance, et donc une fragmentation du système initial. Une nouvelle mosaïque forestière est en train de se développer.

Selon le degré de contrainte, chaque unité de recolonisation évolue à sa propre vitesse vers un état à biomasse et biostasie maximales potentielles. Elles ne sont donc pas interchangeables comme les éco-unités forestières de OLDEMAN (1990). La somme des potentialités unitaires détermine certes le niveau auquel se trouve l'ensemble de la mosaïque : actuellement, il s'agit d'une mosaïque juvénile, correspondant à un milieu ouvert, très hétérogène et à perturbations (événements-zéro) fréquentes. Mais il n'est pas sûr que les structures et fonctionnements biopédologiques permettent à la mosaïque de passer à un niveau supérieur de biomasse et de biostasie, parce que certaines unités subissent des contraintes géopédologiques telles que leurs potentialités de maturation restent limitées. La mosaïque observée aujourd'hui est le résultat de l'interaction entre deux types de phénomènes :

- les contraintes allogéniques liées au milieu physique montagnard (érosion, pente, microclimat) ;
- les processus autogènes (dissémination, exigences écologiques des espèces).

En définitive, la stabilisation à l'intérieur du périmètre de reboisement est plus à mettre sur le compte des travaux de génie civil (drainage) que des travaux de génie biologique (plantations) face à la profonde instabilité mécanique de la zone. Par contre, ces plantations ont un impact important mais imprévu sur les transformations du paysage environnant par la production de semences. Les essences n'ayant pas été choisies dans cette perspective, il faut souligner l'absence du pin cembro dont la présence sur le site est attestée dans des relevés paléoécologiques (CARCAILLET, 1993) et qui joue un rôle fondamental dans les écosystèmes forestiers d'altitude dans la région. Dans une optique de la gestion de la biodiversité, son installation mériterait d'être favorisée par des plantations ponctuelles en vue de dissémination.

BIBLIOGRAPHIE

AESCHIMANN D., BURDET H.M. 1989 - *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes,* Le nouveau Binz, Ed. du Griffon, Neuchâtel, Suisse, 597 p.

ANDRE J. 1988 - Comment exprimer le phénomène de régénération en termes de succession? *in* GENSAC P., *Régénération des forêts d'altitude,* réunion de travail, 20-22 sept., Université de Savoie, O.N.F., Chambéry : 75-85

BAUDIERE A., GAUQUELIN T. 1990 - Successions, substitutions, écotones et systèmes phytomorphogénétiques pyrénéens d'altitude. *Botanica pirenaico-cantabrica*, JACA y HUESCA : 353-366

BEYER L., BLUME H.P., SCHLEUSS U., FRÜND R., SCHULTEN H.R. 1992 - Die Veränderung des Humuskörpers eines Kolluvisols nach Aufforstung im Vergleich zu benachbarten landwirtschaftlich genutzten Kolluvisoles, *Forstw. Cbl.* 111 : 307-319

BOZON N., GROSSI J.L. 1991 - Processus d'enfrichement et successions végétales post-culturales en zone de montagne, approche pluridisciplinaire et pluriscalaire, *Colloques phytosociologiques,* XX, Phytodynamique et biogéographie historique des forêts, Bailleul : 175-189

BRUN J.J. 1978 - *Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques. Classification morphogénétique*, thèse de 3ème cycle, pédologie, Nancy, 118 p., non publié

BRUN J.J., DELCROS P. 1992 - Evolution of the mosaic patterns in a mountain landscape (french Alps) in relation to ecological and biological diversity. 6ème Congrès Européen d'Ecologie, 7-12 septembre 1992, Marseille, *Mésogée* 52 : 98

BRUN J.J., DELCROS P., GROSSI J.L. 1994 - Landscape pattern and biodiversity management in abandonned mountain land (french Alps) In BELLAN D., BONIN G., EMIG C. (eds), Functionning and dynamics of natural and pertubed ecosystems. Lavoisier, Paris : 468-477

CARCAILLET C. 1993 - Approche pédoanthracologique de l'évolution des lisières forestières de haute altitude sur l'adret de Saint-Michel-de-Maurienne (Savoie), *D.E.A. Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et de montagne*, Aix-Marseille III, 25 p., non publié

COTTAM G., CURTIS J.T. 1956 - The use of distance measures in phytosociological sampling, *Ecology* 37 : 451-460

DELCROS P. 1993 - *Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne*, thèse d'université, Grenoble 1, 263 p., non publié

DESMARIS C. 1991 - Analyse historique et spatiale des mutations socio-économiques d'un adret de moyenne Maurienne, *maîtrise de géographie*, Grenoble 1, 80 p.

DOIRISSE M. 1991 - *Note technique concernant le prélèvement, l'imprégnation et la confection de lames minces de sols au centre de pédologie biologique*, note technique no. 31 (2ème édition), Nancy, 7 p.

ERHART H. 1967 - *La genèse des sols en tant que phénomène géologique*, Masson, Paris, 177 p.

FELTGEN L. 1992 - Dynamique des communautés ligneuses et des humus dans l'étage subalpin, *D.E.A. Ecosystèmes continentaux, arides, méditerranéens et de montagne*, Grenoble 1, 33 p., non publié

FOURNIER J. 1985 - *Contribution à l'étude des Alpes intermédiaires françaises : la moyenne Maurienne. Bioclimatologie, groupements végétaux forestiers et impacts humains*, thèse de 3ème cycle, écologie, Grenoble 1, 88 p., non publié

FOURNIER J., PELTIER J.P. 1987 - Les secteurs biogéographiques de la Maurienne (Savoie) : leur délimitation par l'étude des précipitations et des groupements végétaux forestiers, *Documents de Cartographie Ecologique* XXX : 3-24

GARGUET B. 1990 - Eléments pour un diagnostic de stabilité mécanique et biologique. *D.E.A. Géographie, écologie et aménagement des montagnes*, Grenoble 1, 140 p., non publié

GRILLON B. 1991 - Etude descriptive et fonctionnelle des humus dans un reboisement de protection des Alpes françaises (série RTM de Beaune, moyenne Maurienne). Description macromorphologique et analyse micromorphologique, *D.E.A. Géographie, écologie et aménagement des montagnes*, Grenoble 1, 46 p., non publié

GROSSI JL. 1991 - Biodynamique des humus et successions végétales post-culturales en zone de montagne. *D.E.A. Géographie écologie et aménagement des montagnes*, Grenoble 1, 126 p., non publié

KOOISTRA M.J. 1991 - A micromorphological approach to the interactions between soil structure and soil biota, *Agriculture, ecosystems and environment* 34 : 315-328

MARTIN-COCHER J. 1984 - *Etude géologique de la stabilité des versants de la rive droite de l'Arc entre Saint-Michel-de-Maurienne et La Praz (Savoie)*, thèse de 3ème cycle, géologie appliquée, Grenoble I, 264 p., non publié

MEENTEMEYER V., BOX E.O. 1987 - Scale effects in landscape studies, *in* TURNER M. G. (ed.), Landscape heterogeneity and disturbance, *Ecological studies*, Springer, New York, 64 : 15-34

MUYS B., LUST N., GRANVAL P. 1992 - Effects of grassland afforestation with different tree species on earthworm communities, litter decomposition and nutrient status, *Soil Biology and Biochemistry* 24 (12) : 1459-1466

OLDEMAN R.A.A. 1990 - *Forests : Elements of Silvology*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 624 p.

PICKETT S.T.A 1991 - Long-term studies : past experience and recommendations for the future, *in* RISSER P.G. (ed), *Long-term ecological research : an international perspective*, Wiley & Sons, Chichester : 71-88

POMMEYROL V. 1989 - Processus et vitesses de transformation des phytocénoses (période 1937-1989) dans l'étage subalpin (massif du Taillefer), *D.E.A. Géographie, écologie et aménagement des montagnes*, Grenoble 1, 40 p., non publié

ROVERA G. 1990 - *Géomorphologie dynamique et aménagement des versants en moyenne Tarentaise (Savoie : communes de Granier, Aime, Mâcot-La-Plagne et Champagny). Une contribution à l'étude de l'érosion naturelle et anthropique des Alpes*, thèse d'Etat, géographie-aménagement, Grenoble I, 465 p., non publié

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 121-129

Changements du paysage et biodiversité dans les châtaigneraies cévenoles (sud de la France)

Landscape changes and biodiversity in chestnut ecosystems of the Cevennes (southern France)

François ROMANE*(✉) et Ludovic VALERINO*

RESUME

L'abandon actuel des châtaigneraies cultivées dans les Cévennes entraîne de profondes modifications du paysage dont nous avons étudié les conséquences sur la biodiversité. Cinq stades d'évolution depuis l'abandon d'une châtaigneraie cultivée ont été retenus dans lesquels a été observée la biodiversité de la strate inférieure de la végétation décrite par la richesse spécifique et par l'indice de Shannon et Weaver. Par ailleurs, une étude du couvert végétal (photographies hémisphériques) a été faite de façon à voir son rôle éventuel sur les modifications de la biodiversité.

La biodiversité diminue tout au long de ces cinq stades avec toutefois une légère augmentation dans le dernier stade observé. Même si dans la plupart des cas la biodiversité est statistiquement différente entre tous les stades pris deux à deux, seule se distingue la diversité nettement plus grande de la châtaigneraie cultivée.

MOTS-CLES : Biodiversité ; *Castanea sativa* Miller ; Cévennes ; Déprise rurale ; Dynamique de la végétation ; Ecologie du paysage

ABSTRACT

The present abandonment of the chestnut groves in the Cevennes (Southern France) creates large landscape changes. Their outcomes on the plant biodiversity after abandonment have been studied in five stages where the biodiversity of the lower vegetation strata have been described by the species richness and the Shannon-Weaver index. A cover estimation by fisheye pictures has also been used to understand the role of the light for these biodiversity changes.

The results clearly showed that the biodiversity decreased after the abandonment but for the last observed stage where the biodiversity slowly increased. The low tree cover in the cultivated groves before the abandonment and a well-managed herbaceous stratum to facilitate the nut harvesting could explain the high diversity of this stage.

KEY-WORDS : Biodiversity; *Castanea sativa* Miller; Cevennes; Land-Abandonment; Vegetation dynamics

Nomenclature : KERGUELEN, 1993

* CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 5, France
Téléphone : +33 4 67613277 ; Télécopie : +33 4 67412138 ; Poste électronique : romane@cefe.cnrs-mop.fr
(✉) auteur à qui adresser toute correspondance

INTRODUCTION

Par son action sur le tapis végétal l'homme a profondément modifié, et modifie encore les paysages, tout spécialement dans le Bassin Méditerranéen où il est reconnu que cette action est significative depuis plusieurs milliers d'années (NAVEH, 1984 ; PONS et QUEZEL, 1985 ; VERNET, 1990).

Quelles sont les conséquences de ces modifications sur la biodiversité végétale ? Cette question se pose dans les phases de profonde transformation comme actuellement dans le nord-ouest du Bassin Méditerranéen, où l'action de l'homme va souvent en décroissant depuis quelques décennies et ce, après des millénaires d'activité intense (NAVEH, 1994).

Cette question paraît particulièrement cruciale dans les Cévennes (sud de la France) où la végétation, après la dernière glaciation, semble avoir été une forêt composée essentiellement de chênes caducifoliés tels que le chêne pubescent (*Quercus humilis* Miller), le chêne sessile (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) ou de leur hybride (*Quercus* ×*streimii* Heuff.) selon l'hypothèse avancée par plusieurs auteurs (DUPIAS, 1973 ; DE BEAULIEU et PONS, 1978 ; PONS et VERNET, 1971 ; PITTE, 1986 ; ARNAUD-ERAUD, 1987 ; ARNAUD et BOUCHET, 1995). Cette forêt originelle aurait été progressivement remplacée par des formations végétales où le châtaignier (*Castanea sativa* Miller) est largement dominant, soit dans un système de sylviculture en taillis, soit plus fréquemment en vergers à fruit (DUPIAS, 1973 ; GALZIN, 1986 ; PITTE, 1986 ; ARNAUD-ERAUD, 1987 ; ARNAUD et BOUCHET, 1995). Or depuis le début du siècle ce système d'utilisation de l'espace est en voie de disparition, la cause la plus récente étant la politique d'abandon de l'espace agricole prônée par l'Union Européenne. Cet abandon entraîne une profonde modification des paysages et la question souvent posée par les aménageurs a trait aux conséquences sur la biodiversité de ces transformations, dont une partie se déroule sur le territoire du Parc National des Cévennes et celui de la Réserve de Biosphère du programme « Homme et Biosphère » qui y est associée.

Dans une large gamme de perturbations anthropiques il est généralement admis que la biodiversité diminue avec la perturbation apportée par l'agriculture, au moins dans les phases les plus prononcées de la perturbation (une culture monospécifique soumise à des herbicides entraîne une biodiversité très faible !). Par contre, pour des modifications plus nuancées, il paraît plus difficile de prévoir les conséquences sur la biodiversité. D'ailleurs, plus généralement, deux questions restent souvent sans réponse, celle de savoir s'il existe des « limites supérieures », ou « inférieures » , de biodiversité pour un écosystème donné (SOLBRIG, 1991a) et d'autre part, celle de savoir s'il existe des stades où la biodiversité est maximale et quels sont les facteurs déterminant ce niveau (KIKKAWA, 1986 ; HAILS, 1989 ; DI CASTRI et YOUNES, 1990 ; ROUGHGARDEN, 1972 et 1989 *in* SOLBRIG, 1991b).

La présente étude aborde donc les conséquences de l'abandon de ces châtaigneraies sur la biodiversité végétale et plus particulièrement comment va réagir un écosystème soumis à la pression humaine depuis des siècles et même, dans certains cas, des millénaires (SUC, 1984 ; PONS et QUEZEL, 1985 ; PITTE, 1986 ; VERNET, 1990 ; TRABAUD et PRODON, 1993).

Il existe, à notre connaissance, peu d'information sur les modifications de la biodiversité dans le cas étudié et l'hypothèse de base retenue sera donc celle d'une augmentation de la diversité lorsque l'action de l'homme va en diminuant au moins sur le très long terme, même si cette hypothèse doit être fortement nuancée. Par exemple, dans le cas de taillis de chêne vert ou de chêne pubescent, la cessation de l'action anthropique peut entraîner, dans un premier temps, une diminution de la biodiversité par fermeture de la frondaison. Dans le cas de la châtaigneraie cultivée qui présente un type de gestion difficilement comparable à celui des taillis de chênes vert et pubescent, nous supposons que l'abandon entraînera d'abord une augmentation de la biodiversité par apport de nouvelles espèces (*Cytisus scoparius* (L.) Link., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, ...), sans que la strate herbacée soit pour autant profondément modifiée.

Cette hypothèse ne pourra cependant être testée que sur une période assez courte dans la mesure où seuls des cas de transformation sur quelques décennies ont pu être envisagés, qui plus est par une approche indirecte (synchronique), l'approche directe (diachro-nique) n'ayant pu être utilisée (PAVILLARD, 1935). Sur un tel laps de temps la dynamique de la végétation constitue un des moteurs principaux des changements du paysage. Dans cette étude, l'accent est mis sur les conséquences de ses transformations sur la biodiversité végétale dans quelques uns des éléments constituant le paysage (cette démarche se rapproche de celle proposée par BUREL *et al.*, 1992).

PRESENTATION DE LA REGION ETUDIEE

Le haut du Val Borgne (44° 07' N ; 03° 37' E), partie des Cévennes dans laquelle

se trouvent les sites étudiés, se localise à environ 90 km au nord de Montpellier (sud de la France) à une altitude comprise entre 600 et 900 m. Si le climat méditerranéen (été sec et chaud opposé à une période hivernale froide ou fraîche, et humide) au sens d'EMBERGER (1955) domine largement, il s'avère néanmoins fortement marqué par des influences climatiques océaniques atténuant la sécheresse de la période estivale. Les précipitations annuelles peuvent être estimées à 1 500 mm et la température moyenne annuelle à 10° C. Le substrat des sites étudiés est largement dominé par les schistes.

Sur le plan phyto-historique cette région était largement couverte après la dernière glaciation, il y a environ 10 000 ans, d'une forêt dominée par le chêne pubescent. Cette forêt a progressivement été remplacée sous la pression de l'homme par des cultures, des vergers de châtaigniers (BRAUN-BLANQUET, 1951 ; PITTE, 1986) ou parfois des taillis de cette même espèce. Ce paysage connaît, depuis quelques décennies, de profondes modifications dues à un abandon progressif des zones rurales.

MATERIEL ET METHODES

Pour étudier les variations de la biodiversité végétale l'idéal eût été bien sûr d'observer, sur plusieurs décennies, l'évolution de la végétation après l'abandon d'une châtaigneraie cultivée. Malheureusement il n'existe pas, à notre connaissance, de tel dispositif installé dans les Cévennes et nous avons donc dû procéder par le biais d'une approche indirecte.

Description des stades dynamiques

La difficulté a été de définir la nature des stades phyto-écologiques présents après l'abandon. Nous en avons retenu cinq d'après les observations des principaux éléments du paysage dans les Cévennes (figure 1).

- Le premier stade ne pose pas de problème dans la mesure où il existe encore dans le Val Borgne quelques châtaigneraies cultivées (CC). Ces châtaigneraies sont constituées par de très gros arbres qui étaient régulièrement entretenus et par une strate herbacée obtenue par pâturage ou par fauchage. Cette strate herbacée a pour objet essentiel de faciliter la récolte au moment de la chute des châtaignes.

- Le deuxième stade est constitué par des châtaigneraies abandonnées (CA) depuis quelques années. Les arbres n'étant plus entretenus (élagage, ...) sont soumis aux attaques du chancre (*Cryphonectria parasitica*) entraînant la présence de nombreuses branches mortes ainsi que le départ de rejets à la base de la souche. Quant à la strate herbacée elle est progressivement envahie par des ligneux.

- Le troisième stade (TJ) est plus sujet à caution dans la mesure où il est peu aisé sur le terrain de suivre l'évolution du deuxième stade. Le cas le plus fréquent se rapporte aux propriétaires de châtaigneraies abandonnées (stade 2) qui ont voulu tirer encore un profit de leurs arbres, coupant les troncs principaux pour les vendre afin d'en extraire le tannin. Cette pratique s'est poursuivie jusque dans les années 1950. On peut aussi penser que dans le cas où cette coupe volontaire n'a pas eu lieu, s'est produite la mort naturelle du tronc principal, trop affaibli par le chancre (*Cryphonectria parasitica*), maladie dont les attaques massives ont débuté après ces années cinquante. A l'issue de cette coupe ou de cette mort naturelle, on est donc en présence d'une souche avec des rejets qui peuvent être assimilés à un jeune taillis. Ce sont donc des taillis jeunes (21 ans en moyenne) qui ont constitué notre troisième stade. Les stades suivants découlent alors de ce troisième stade par vieillissement de taillis.

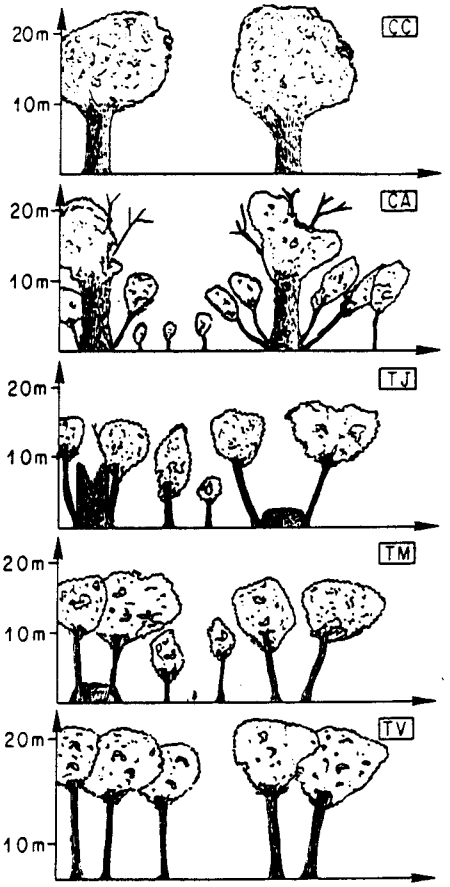


Figure 1.- Schéma des cinq stades dynamiques d'une châtaigneraie abandonnée dans les Cévennes (CC = Châtaigneraie cultivée ; CA = Châtaigneraie abandonnée ; TJ = Taillis jeune ; TM = Taillis moyen ; TV = Taillis vieux)

- Le quatrième stade considéré a été celui d'un taillis âgé de 35 ans en moyenne (TM).

- Ce taillis encore plus mature (75 ans) donne le dernier stade (taillis « vieillissant » = TV) que nous avons envisagé.

Pour les châtaigneraies cultivées en bon état ou celles à l'abandon, il paraît bien sûr difficile de donner un âge, mais on peut penser qu'au vu de la taille de certains individus, 100 ans et même plus peuvent être admis.

Tableau 1
Caractéristiques principales des relevés par stade (Nombre, âge, familles, ...)

	CC	CA	TJ	TM	TV	Ensemble des stades	Moyenne
Nombre de relevés	12	13	25	21	27	98	19,6 ± 5,5
Age moyen (années)	//	//	21,0 ± 0,8	35,3 ± 0,9	75,6 ± 3,1	//	//
Nombre de familles	34	29	28	16	29	36	27,2 ± 5,3
Astéracées	11	7	4	2	4	12	/
Rosacées	7	5	5	4	8	10	/
Fabacées	10	8	2	1	3	10	/
Poacées	9	6	5	2	4	9	/
Caryophyllacées	3	3	3	2	3	6	/
% des espèces ligneuses	23,5	29,0	36,5	30,5	41,0	/	/
Nombre de taxons spécifiques	85	67	52	23	56	112	56,6 ± 18,4

Les moyennes sont données avec un intervalle de confiance à 5 % ; CC = Châtaigneraie cultivée ; CA = Châtaigneraie abandonnée ; TJ = Taillis jeune ; TM = Taillis moyen ; TV = Taillis vieux)

Protocole d'estimation de la diversité végétale

Pour la biodiversité nous n'avons retenu que la végétation de la strate inférieure (jusqu'à 0,5 m au-dessus du sol), les strates supérieures étant quasi exclusivement constituées de châtaignier. Le dispositif d'échantillonnage est constitué dans chaque site par un carré de 10 × 10 m dans lequel la liste floristique est établie. De plus, le long d'un axe de ce carré 100 points quadrats ont été réalisés (un point tous les 10 cm) afin d'obtenir une estimation du recouvrement des taxons observés dans le carré. Le nombre de relevés réalisés par stade est compris entre 12 (CC) et 27 (TV), l'ensemble totalisant 98 relevés (tableau 1).

Comme estimation de la biodiversité nous avons retenu, comme le conseille PIELOU (1975), deux critères ; d'une part la richesse floristique estimée ici par le nombre de taxons au niveau spécifique recensés dans le carré de 10 × 10 m et, d'autre part, la diversité estimée par $H' = -\Sigma_i p_i \log_2 (p_i)$, indice de Shannon-Weaver, où p_i est le recouvrement du taxon dans le relevé. Cet indice demeure le plus utilisé parmi les nombreux indices existant dans la littérature (*e.g.* WHITTAKER, 1972 et 1975 ; ROUTLEDGE, 1977 ; DAGET, 1980 ; BAUDRY et BAUDRY-BUREL, 1982 ; MAGURRAN, 1988).

De plus, le rôle de la lumière ayant été souvent évoqué pour expliquer les variations de la biodiversité (COLLINS et PICKETT, 1987), une estimation de ce facteur a été faite à partir d'une photographie hémisphérique obtenue avec un objectif « oeil de poisson » effectuée au centre du carré dans chacun des relevés. Comme indice de l'éclairement nous avons simplement pris une estimation du couvert, à savoir la proportion de la surface noire de la photographie hémisphérique, c'est-àdire là où la lumière est interceptée par la végétation (DUCREY, 1975 ; HOUSSARD *et al.*, 1982).

RESULTATS ET DISCUSSION

Les principales caractéristiques de la composition floristique de l'ensemble des relevés (tableau 1) montrent qu'au niveau supraspécifique le nombre des familles est le plus élevé dans la châtaigneraie cultivée (CC) et le plus faible dans le stade de taillis moyen (TM). Sur les 36 familles présentes dans la totalité des relevés, cinq présentent plus de cinq taxons au niveau spécifique dans l'ensemble des relevés (Astéracées, Rosacées, Fabacées, Poacées, Caryophyllacées). Pour ces cinq familles, seules présentées dans le tableau 1, le nombre des espèces d'une famille varie approximativement le long de notre gradient comme le nombre des familles, sauf peut-être pour les Caryophyllacées pour lesquelles les faibles effectifs ne permettent guère de conclure. Cela suggère qu'il n'y a pas de comportement propre à une famille. Cependant le pourcentage relatif des espèces ligneuses, quel que soit leur type biologique au sens

de RAUNKIAER (1904), augmente tout au long du gradient envisagé passant de 23,5% de plantes ligneuses pour les châtaigneraies cultivées à 41,0% pour les vieux taillis.

Si l'on considère à présent les variations de la richesse au niveau spécifique, l'un des deux critères qui ont été retenus, le nombre total des taxons dans un stade donné varie entre 85 dans les châtaigneraies cultivées (CC), et 23 dans le taillis moyen, le nombre total de taxons trouvés dans l'ensemble des relevés étant de 112. Ce nombre élevé de 85 taxons peut s'expliquer par la présence dans ces châtaigneraies d'une strate herbacée très développée avec une proportion élevée de Fabacées et de Poacées. Cette grande richesse en herbacées, notamment en légumineuses (*Lathyrus*, *Vicia*) a également été mise en évidence par LOISEL et MERCURIN (1972) dans les châtaigneraies des Maures et de l'Estérel (Var). La richesse de la strate herbacée est certainement causée, d'une part, par la lumière non limitante dans ce stade grâce à l'espacement assez fort entre les arbres (ANDERSON *et al.*, 1969) et, d'autre part, par la gestion de l'agriculteur qui, souhaitant arriver à une « belle » pelouse permettant une récolte facile des châtaignes au sol, a recours à des pratiques agricoles favorisant la diversité (pâturage, éventuellement fertilisation, ...).

Les variations de la moyenne de cette richesse spécifique montrent clairement que cette moyenne est maximale pour les châtaigneraies cultivées (CC), puis diminue progressivement, à l'exception du dernier stade (TV) qui correspond à une légère remontée (figure 2a). Toutes ces moyennes prises deux à deux (tableau 2) sont statistiquement différentes avec $p < 0,001$ excepté dans un cas, taillis jeune *vs* taillis vieux, où $p < 0,01$.

Le choix de l'indice de Shannon-Weaver comme critère de la biodiversité, ne change pas profondément la structure des résultats (figure 2b). Toutefois les différences entre stades sont un peu moins marquées dans quelques cas (tableau 3), pour même disparaître entre taillis moyens (TM) et taillis jeunes (TJ) et entre taillis moyens (TM) et taillis vieux (TV). Les taillis jeunes deviennent ceux qui ont la plus faible diversité, l'augmentation de cette dernière se faisant à partir du stade suivant (TM).

Nous avons tenté d'examiner si ces variations pouvaient être expliquées, comme cela a été suggéré par certains auteurs (*e.g.* ANDERSON *et al.*, 1969) par les variations d'éclairement trouvées dans ces cinq stades. La relation entre richesse spécifique et diversité en fonction de l'estimation du couvert fait apparaître (figure 3) que seul le stade châtaigneraie cultivée (CC) se différencie. Dans ce cas, le couvert s'avère sensiblement plus faible que celui des autres stades, y compris celui de la châtaigneraie abandonnée. Dans ce cas de la châtaigneraie abandonnée, où le couvert est peu différent de celui des taillis, richesse spécifique et diversité sont cependant assez élevées ; une partie de la richesse de la châtaigneraie cultivée semble perdurer dans ce stade, malgré un fort couvert.

Dans ces conditions, il paraît difficile de conclure sur le rôle du couvert arborescent, au moins tel que nous l'avons décrit, pour expliquer les variations, néanmoins significativement différentes (tableaux 2 et 3), de la richesse spécifique et de la diversité. Une description plus détaillée de ce couvert serait nécessaire pour mettre en évidence son rôle suggéré par les différences entre le premier stade et les autres.

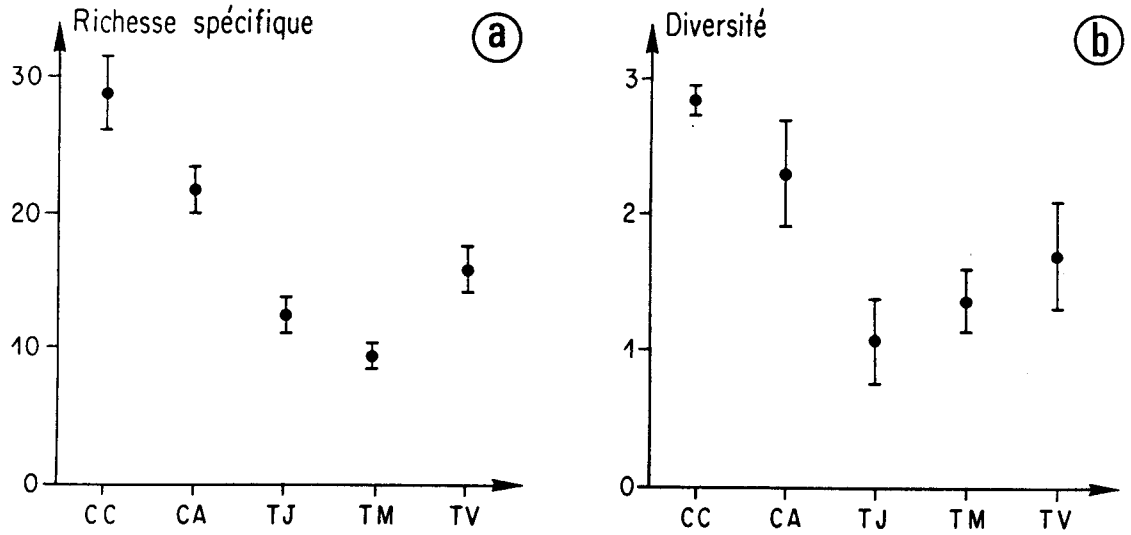


Figure 2.- Variations de la richesse spécifique (**a**) et de la diversité (**b**) à partir de l'abandon d'une châtaigneraie cultivée dans les Cévennes (CC = Châtaigneraie cultivée ; CA = Châtaigneraie abandonnée ; TJ = Taillis jeune ; TM = Taillis moyen ; TV = Taillis vieux).

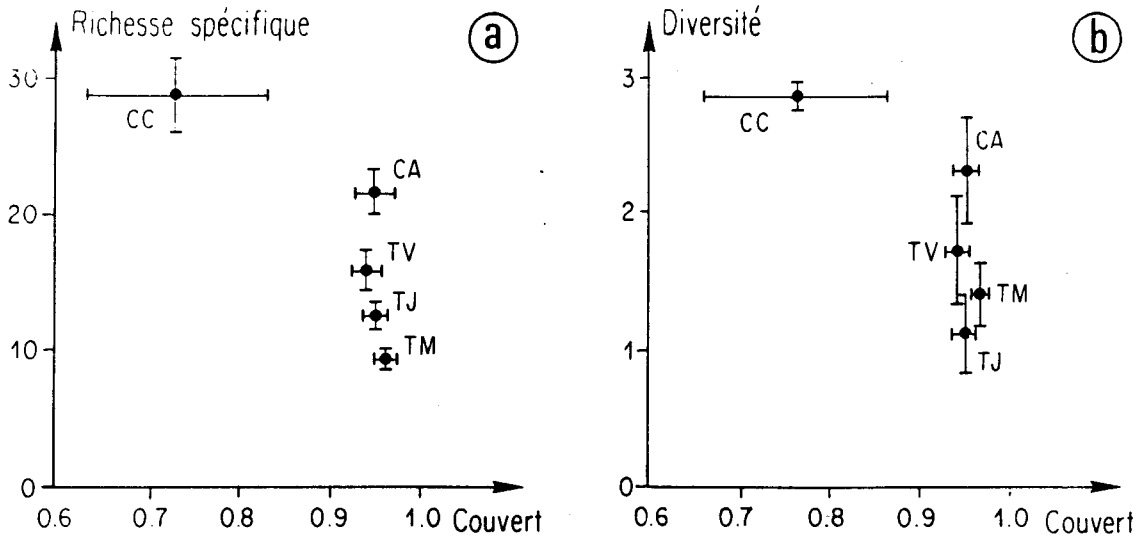


Figure 3.- Variations de la richesse spécifique **(a)** et de la diversité **(b)** depuis l'abandon d'une châtaigneraie cultivée dans les Cévennes en fonction du taux de couvert estimé de la végétation (CC = Châtaigneraie cultivée ; CA = Châtaigneraie abandonnée ; TJ = Taillis jeune ; TM = Taillis moyen ; TV = Taillis vieux).

Tableau 2
Différences (test t de Student) de richesse floristique entre les stades d'abandon de la châtaigneraie cultivée dans les Cévennes

	CC	CA	TJ	TM	TV
CC	-				
CA	***	-			
TJ	***	***	-		
TM	***	***	***	-	
TV	***	***	**	***	-

*** : p < 0,001 ; ** : p < 0,01
CC : Châtaigneraie Cultivée
CA : Châtaigneraie Abandonnée
TJ : Taillis Jeune ; TM : Taillis Moyen
TV : Taillis Vieux

Tableau 3
Différences (test t de Student) de la diversité floristique spécifique, mesurée à l'aide de l'indice de Shannon-Weaver, entre les stades d'abandon de la châtaigneraie cultivée dans les Cévennes

	CC	CA	TJ	TM	TV
CC	-				
CA	*	-			
TJ	***	***	-		
TM	***	**	ns	-	
TV	***	*	*	ns	-

*** : p < 0,001 ; ** : p < 0,01 ; * : p< 0,05
ns : non significatif
CC : Châtaigneraie Cultivée
CA : Châtaigneraie Abandonnée
TJ : Taillis Jeune ; TM : Taillis Moyen
TV : Taillis Vieux

CONCLUSION

Les changements de pratique de gestion de l'espace au cours des décennies passées ont profondément modifié, volontairement ou involontairement de la part de l'homme, les paysages dans les Cévennes. Nous avons montré ici quelques conséquences de ces changements sur la biodiversité des communautés végétales au niveau de certains éléments de ce paysage. Il paraît clair que dans les premières décennies, l'abandon pur et simple de la châtaigneraie cultivée s'accompagne d'une baisse de la biodiversité, ce que nous n'avions pas prévu initialement, pensant que l'arrivée de nouvelles espèces dues à l'abandon compenserait largement la disparition d'espèces présentes dans le tapis herbacé entretenu par l'homme pour faciliter les opérations de récolte des châtaignes. Ce processus de maintien à un niveau élevé de la biodiversité, au travers d'une utilisation relativement intensive des milieux, est également suggéré dans d'autres situations, avec des milieux plus ouverts, notamment en ce qui concerne les espèces végétales (TRABAUD et LEPART, 1980 ; NOY-MEIR, 1994 ; ROMANE *et al.*, 1994) ou les oiseaux (MOTA *et al.*, 1996).

Par contre, nos observations ne nous permettent pas de dire quelle serait l'évolution au-delà de la période (environ 80 ans) que nous avons estimé avoir échantillonnée. Cependant les résultats suggèrent une augmentation de la diversité permettant d'envisager, à terme, un bilan supérieur à celui observé dans la châtaigneraie cultivée. On peut aussi penser que dans ces formations de taillis vieillissant

commencent à apparaître des trouées naturelles qui favoriseraient une biodiversité plus élevée.

Ces extrapolations paraissent aléatoires dans la mesure où, sur de telles périodes, d'autres processus de la phytodynamique pourraient intervenir. En effet, si pour l'instant le chêne pubescent ne semble pas jouer un rôle du fait de sa quasi totale éradication dans cette région, sa présence dans le passé ayant été mise en évidence à partir d'études paléoécologiques (DE BEAULIEU et PONS, 1978), on ne peut pas à plus long terme exclure son retour par une simple dynamique naturelle, puisque BOUCHET (1993) a montré que sa germination était possible dans les châtaigneraies. De même le rôle que pourrait jouer le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans ces paysages demeure méconnu encore. Si la dynamique de ce pin paraît très forte aux observateurs locaux, il ne faut pas oublier que cette espèce a probablement « profité » dans le passé récent de deux facteurs favorables : d'une part l'existence de très larges espaces ouverts, dus à l'abandon cultural depuis le début de ce siècle et d'autre part, la volonté de voir son aire élargie en vue de la production de bois de mine, lors de l'apogée du fonctionnement du bassin houiller des Cévennes. Cette extension s'est traduite par de nombreux semis artificiels, souvent dispersés dans le paysage en petites taches, favorisant très probablement sa dispersion. Il n'est pas sûr qu'au sein de paysages où la végétation serait plus fermée, comme c'est souvent le cas actuellement, ce pouvoir d'expansion soit maintenu, en particulier sur le plan de la germination (MAREK, 1994).

Les résultats montrent donc que les modifications de paysage consécutives à l'abandon des châtaigneraies cultivées des Cévennes entraînent de fortes modifications dans les patrons de la biodiversité végétale. Même si le rôle de cette biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes est loin d'être connu (SOLBRIG, 1991b ; BARBAULT et HOCHBERG, 1992 ; HOBBIE *et al.*, 1993) il paraît néanmoins important que ce soit l'un des critères à considérer dans toute nouvelle politique de gestion de ces écosystèmes traditionnels des Cévennes, chacune des politiques susceptibles d'être choisies débouchant sur un type de paysage donné.

Remerciements : nous remercions le lecteur anonyme d'un premier projet de manuscrit pour ses remarques et commentaires. Ce travail a été réalisé à partir de recherches financées partiellement par l'Union européenne (Programme « Environnement » de la DG XII, Contrat EV5V-CT94-0427). M. GRANDJANNY a aidé à effectuer le travail de terrain et l'analyse des données récoltées en partie chez M. CABANNE.

BIBLIOGRAPHIE

ARNAUD-ERAUD M.T., 1987 - Les groupements cévenols à châtaignier. Thèse de 3ème cycle, Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme, 255 p. + Annexes

ARNAUD M.T. et BOUCHET M.A., 1995 - L'aire écologique du châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en Cévennes. Ecologie, 26(1) : 33-40

ANDERSON R. C., LOUCKS O. L. et SWAIN A. M., 1969 - Herbaceous response to canopy cover, light intensity and throughfall precipitation in coniferous forest. Ecology, 50 : 255-263

BARBAULT R. et HOCHBERG M., 1992 - Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. Acta Œcologica, 13 : 137-146

BAUDRY J. et BAUDRY-BUREL F., 1982 - La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisations dans les évaluations d'impact. Acta Œcologica, Œcologia applicata, 3, 2 : 177-190

BOUCHET M.A., 1993 - Rôle de quelques facteurs dans la dynamique du châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en Cévennes et comparaison avec le chêne blanc (*Quercus pubescens* Willd.). La survie des semis. Doctorat ès sciences, Faculté des Sciences et techniques St Jérôme, Marseille, 116 p. + Annexes

BRAUN-BLANQUET J., 1951 - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Editions du CNRS, Paris, France

BUREL F., BAUDRY J., CLERGEAU P., CONSTANT P. et EYBERT M.C., 1992 - Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie. Bull. Ecol., 23 (1-2) : 93-101

COLLINS B.S. et PICKETT S. T. A., 1987 - Influence of canopy opening on the environment and herb layer in southern hardwood forest. Vegetatio, 70 : 3-10

DAGET P., 1980 - Le nombre de diversité de Hill: un concept unificateur dans la théorie de la diversité écologique. Acta Œcologica, 1 : 51-70

DE BEAULIEU J.L. et PONS A., 1978 - Recherches pollen-analytiques sur l'histoire de l'action humaine dans la région du Parc National des Cévennes. Annales du Parc National des Cévennes, 1 : 1-26

DI CASTRI F. et YOUNES T., 1990 - Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. Acta Œcologica, 11 : 429-444

DUCREY M., 1975 - Utilisation de photographies hémisphériques pour le calcul de la perméabilité des couverts forestiers au rayonnement solaire. I - Analyse théorique de l'interception. Annales des Sciences Forestières, 32 : 73-92

DUPIAS G., 1973 - Carte de la végétation de la France. Feuille Avignon (n° 66). Centre National de la Recherche Scientifique, Paris : 1 feuille

EMBERGER L., 1955 - Une classification biogéographique des climats. Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. et Zool. Univ. Montpellier, sér. bot., 7 : 3-43

GALZIN J., 1986 - Déboisement et plantations de châtaigniers en Cévennes. Annales du Parc National des Cévennes, 3 : 7-70

HAILS C., 1989 - The importance of biological diversity. World Wide Found For Nature, Gland, Switzerland

HOBBIE S.E., JENSEN D.B. et CHAPIN F.S. III, 1993 - Resource supply and disturbance as controls over present and future plant diversity. In E.D. Schulze et H..A. Mooney (Eds.), Biodiversity and ecosystem function, Springer Verlag (Berlin) : 385-408

HOUSSARD C., ESCARRE J. et ROMANE F., 1982 - Méthode d'étude du couvert de la végétation dans les taillis de chêne vert. Acta Œcologica, Œcol. Applic., 3(1) : 51-70

KERGUELEN M., 1993 - Index synonymique de la flore de France. Muséum National d'Histoire Naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Collections Patrimoines Naturels, 8 : 1-197

KIKKAWA J., 1986 - Complexity, diversity and stability. Pages 41-62, In J. Kikkawa and D. J. Anderson, editors. Community ecology, pattern and process. Blackwell Scientific Publications, Melbourne, Australia

LOISEL R. et MERCURIN L., 1972. Châtaigneraies des Maures et de l'Estérel. Annales des Sciences Naturelles et Archéologiques de Toulon et du Var, 24 : 41-55

MAGURRAN A. E., 1988 - Ecological diversity and its measurements. Croom Helm, London, United Kingdom

MAREK U.,1994 - La régénération du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans les châtaigneraies abandonnées des Cévennes, France. Diplomarbeit, Fachrichtung Biogeographie, Universität des Saarlandes, Saarbrücken (Allemagne), 58 p.

MOTA J.F., PEÑAS J., CASTRO H. et CABELLO J., 1996 - Agricultural development vs biodiversity conservation : the Mediterranean semiarid vegetation in El Ejido (Almería, southeastern Spain). Biodiversity and Conservation, 5 : 1597-1617

NAVEH Z., 1984 - Landscape ecology theory and application. Springer Verlag, Series on environmental management, 356 p.

NAVEH Z., 1994 - From biodiversity to ecodiversity. Holistic conservation of biological and cultural diversity of Mediterranean Landscapes. Noticiero de Biologia (Chile), 2(3) : 41

NOY-MEIR I., 1994 - Cattle grazing and plant conservation in Mediterranean grasslands in Israel. Noticiero de Biologia (Chile), 2(3) : 42

PAVILLARD J., 1935 - Eléments de sociologie végétale. Hermann, Paris, France

PIELOU E. C., 1975 - Ecological diversity. Wiley Interscience, New-York, USA

PITTE J.R., 1986 - Terres de Castanides. Fayard, Paris, France

PONS A. et QUEZEL P., 1985 - The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean area. In C. Gomez-Campo, ed. Plant conservation in the Mediterranean area. Junk Pub., Dordrecht, The Netherlands, Geobotany 7 : 25-43

PONS A. et VERNET J.L., 1971 - Une synthèse nouvelle de l'histoire du chêne vert (*Quercus ilex*). Bull. Soc. Bot. Fr., 118 : 841-850

RAUNKIAER C., 1904 - Biological types with references to survive the unfavorable season. In Raunkiaer C. (1934), « The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford University Press : 2-104

ROMANE F., TRABAUD L. et VALERINO L., 1994 - Are human impacts decreasing the biodiversity in Mediterranean Basin ecosystems? Noticerio de Biologia (Soc. Biol. Chile), 2(3) : 49

ROUGHGARDEN J., 1972 - Evolution of niche width. American Naturalist 106 : 683-718

ROUGHGARDEN J., 1989 - The structure and assembly of communities. In J. Roughgarden, R. May et S. Levin, editors. Perspective in ecological theory. Princeton University Press, Princeton, USA : 203-226

ROUTLEDGE R.D. 1977 - On Whittaker's components of diversity. Ecology 58 : 1120-1127

SOLBRIG O. T., 1991a - From genes to ecosystems : a research agenda for biodiversity. International Union of Biological Science (IUBS), USA

SOLBRIG O.T., 1991b - Biodiversity. Scientific issues and collaborative research proposals. Mab Digest, Unesco, Paris, France, N° 9

SUC J. P., 1984 - Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. Nature, 307 : 429-432

TRABAUD L. et LEPART J., 1980 - Diversity and stability in garrigues ecosystems after fire. Vegetatio 43 :49-57

TRABAUD L. et PRODON R. (éd.). 1993 - Fire in Mediterranean ecosystems. Ecosystems Research. Rep. N° 5, Commission of the European Communities, DGXII, Brussels

VERNET J.L., 1990 - Man and vegetation in the Mediterranean area during the last 20 000 years. In F. Di Castri, A. J. Hansen et M. Debussche, editors. Biological invasion in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht, The Netherlands : 161-168

WHITTAKER R. H., 1972 - Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21 : 213-251

WHITTAKER R. H., 1975 - Communities and ecosystems. Mc Millan Pub. Co. Inc., New York, USA

Vers une paléoécologie du paysage

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 131-143

Evolution de la végétation pendant l'Holocène dans la haute vallée de la Maurienne (Alpes du Nord-Ouest) : un programme multidisciplinaire de paléoécologie du paysage

Holocene vegetation change in the High-Maurienne valley (North-western Alps): a multidisciplinary program of landscape paleoecology

Christopher CARCAILLET*

RESUME

Les domaines alpins sont soumis à une déprise agricole intense générant une dynamique de recolonisation végétale de grande ampleur. La gestion écologique de ces territoires implique d'en connaître le passé, notamment l'état initial avant le Néolithique. Cela justifie d'associer aux études d'écologie des travaux de paléoécologie afin d'envisager plus concrètement des modes de gestion, notamment de la biodiversité. La bibliographie paléoécologique révèle des manques en matière d'analyse des conséquences de l'impact humain dans les Alpes au cours de l'Holocène.

L'hypothèse paléoécologique principale stipule qu'une anthropisation différentielle dans le temps et dans l'espace permet d'expliquer la diversité actuelle des unités paysagères. Pour valider cette hypothèse, la pédoanthracologie, la palynologie, l'étude des macrorestes végétaux et des insectes subfossiles sont mis en oeuvre simultanément sur le même site d'étude : la haute vallée de la Maurienne (Alpes du nord, France). Les résultats obtenus par la pédoanthracologie montrent le rôle structurant de la roche-mère et des sols dans l'organisation des paysages forestiers de la Maurienne dès le début de l'anthropisation.

MOTS-CLES : paléoécologie, plan d'échantillonnage, Alpes du N-O, impact humain, déprise agricole, dynamique des communautés

ABSTRACT

The alpine areas are experiencing considerable woody plant recolonisation as a result of agricultural abandonment. In order to deal with the ecological management in such areas, the study of the past vegetation is necessary especially that existing before the Neolithic period. Both ecological and palaeoecological studies are required to give an insight into management ways, especially for biodiversity. In the literature there are very few palaeoecological studies in alpine areas regarding consequences of the human impact, during the Holocene.

The proposed palaeoecological hypothesis suggests that human impacts have varied temporally and spatially and that this explains the present day diversity of communities in the landscape. In order to test this hypothesis, pedoanthracology, palynology, plant macrofossil and Coleopteran analysis were carried out within the same study area : the high Maurienne Valley, northern French Alps. The results of the pedoanthracological analysis shows the importance of the bedrock and soil type in determining the forest communities in Maurienne Valley at the beginning of the anthropic period.

KEY-WORDS : palaeoecology, sampling strategy, N-O Alps, human impact, agricultural abandonment, communities dynamic

* Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, URA-CNRS 1152, Case 461, FST Saint-Jérôme, F-13397 Marseille Cedex 20, France.

INTRODUCTION

L'abandon partiel ou total des activités agricoles depuis le début du XIXème siècle dans les vallées alpines françaises soumet les domaines montagnards à une dynamique de reconquête de l'espace par les végétaux ligneux. Cette dynamique végétale spontanée conduit les gestionnaires de l'environnement à s'interroger sur l'avenir de la biodiversité dans ces milieux tendant à se banaliser sous la forme de landes à *Ericaceae* ou de forêts de conifères.

Soumises à une déprise agricole et laissées à l'abandon, les communautés végétales seraient similaires aux communautés primaires ayant précédé le début de l'anthropisation (THINON, 1992). Or au cours de la seconde moitié de l'Holocène, des migrations et des régressions notables d'espèces forestières ont été constatées dans les Alpes du nord-ouest, entraînant une réorganisation des communautés (WEGMÜLLER, 1977 ; BURGA, 1982, 1988 ; HUNTLEY et BIRKS, 1983 ; CLERC, 1988 ; DAVID, 1993a ; BEAULIEU *et al.*, 1993, 1994). Il est clairement établi que l'homme est en mesure de favoriser la migration ou le développement de certaines espèces (WEGMÜLLER, 1977 ; BURGA, 1988 ; DAVID, 1993a ; TESSIER *et al.*, 1993). Les changements de végétation, accompagnés d'indicateurs de présence humaine n'autorisent toutefois pas à rendre les activités anthropiques seules responsables des changements observés. Le déclin d'*Ulmus*, datant en Europe du milieu de l'Holocène, serait pour certains d'origine naturelle (HUNTLEY et BIRKS, 1983) et pour d'autres d'origine anthropique (DELCOURT, 1987). Ce débat illustre les difficultés à discerner quelquefois ce qui, de l'homme ou des phénomènes naturels, gouverne les changements enregistrés.

Les études paléobotaniques en Amérique du Nord nous enseignent qu'au cours des quatre derniers millénaires des essences arborescentes ont subi des déclins tandis que d'autres se sont largement répandues indépendamment de toute activité humaine connue (DELCOURT et DELCOURT, 1987 ; FOSTER et ZEBRIK, 1993). Depuis 5 à 6 000 ans, période où la présence humaine connaît une expansion importante en Europe et en Afrique du nord, le développement sylvo-pastoral a pu occulter des modifications naturelles de la végétation comme il est susceptible d'exacerber les effets d'un changement climatique (RYBNICEK et RYBNICEKOVA, 1992 ; BARAKAT, 1995). C'est pourquoi l'impact humain est un processus indispensable à étudier afin d'établir, voire quantifier, sa contribution dans l'évolution des patrons des communautés et, éventuellement, de soustraire ses effets de l'analyse des signaux climatiques.

Le moyen envisagé pour discerner changements locaux des changements qui peuvent être planétaires se fonde sur l'étude de ces processus aux échelles qui leur sont propres : les changements naturels planétaires, sont évalués à l'aide d'approches privilégiant les informations perceptibles au niveau du continent ou de la région alors que l'anthropisation ne peut être perçue qu'à un niveau plus restreint, celui du terroir, domaine d'action des communautés humaines. Ce raisonnement est inspiré de la théorie de la hiérarchie (WIENS, 1989 ; BUREL *et al.*, 1992) enseignant d'une part que la relation entre les échelles de temps et d'espace est étroite, et d'autre part que les niveaux d'organisation sont essentiellement caractérisés par les vitesses de fonctionnement des phénomènes. Des études palynologiques (DELCOURT et DELCOURT, 1988 ; FOSTER *et al.*, 1992 ; DAVIS *et al.*, 1994) appliquent seulement depuis peu de temps ces concepts empruntés à l'écologie du paysage. Dès lors que ces concepts sont admis, il parait difficile de soutenir certains modèles de dynamique de végétation, par exemple celui proposé par LOTTER et KIENAST (1990) fondé sur des données palynologiques de résolution annuelle collectées dans un lac de grandes dimensions (environ 20 ha). En effet, les vastes surfaces lacustres enregistrent essentiellement la pluie pollinique régionale et supra-régionale (JACOBSON et BRADSHAW, 1981) rendant incompatible l'usage des notions de successions écologiques établies pour des processus de dynamique post-perturbations au niveau des stations forestières (PICKETT et WHITE, 1985 ; OLDEMAN, 1990). Cet enregistrement paléobotanique, provenant d'une vaste surface lacustre, permet de discuter les processus écologiques des niveaux supérieurs de la hiérarchie, c'est-à-dire les changements régionaux, voire planétaires, et leurs effets.

Peu de travaux ont été consacrés à l'impact humain sur les paysages des Alpes au cours de l'Holocène (WEGMÜLLER, 1975 ; BURGA, 1976 ; COUTEAUX, 1982 ; HÜPPE et POTT, 1993 ; VORREN *et al.*, 1993 ; DRESCHER-SCHNEIDER, 1994) contrairement à l'abondante littérature sur ce sujet provenant d'Europe du Nord (voir références dans BIRKS *et al.*, 1988a ; BERGLUND, 1991 ; FRENZEL, 1992, 1994). La plupart des travaux paléoenvironnementaux dans les Alpes signalent tout au plus les débuts d'une anthropisation sensible, voire considérable (COUTEAUX, 1970 ; BEAULIEU, 1977 ; WEGMÜLLER, 1977 ; BURGA, 1982, 1988 ; CLERC, 1988 ; PONEL *et al.*, 1992 ; BEAULIEU *et al.*, 1993, 1994 ; DAVID, 1993a ; TESSIER *et al.*, 1993 ; WICK, 1994) sans évoquer la fréquence, l'intensité et la résultante écologique de cet impact sur la structuration des paysages. L'impact humain, sommation des perturbations engendrées par les communautés humaines, est une contrainte

majeure au même titre que le climat ou la roche-mère (FRENZEL, 1979), susceptible de modifier les scénarios des dynamiques forestières naturelles anté-néolithiques. Ainsi la végétation potentielle n'est probablement pas la végétation primitive anté-néolithique suggérée par THINON (1992), puisqu'elle résulterait de l'effet, sur l'état initial, des invasions d'espèces et des modifications structurelles telles que la création de nouveaux corridors ou l'érosion subie par les paysages pendant les périodes anthropisées.

L'anthropisation des paysages a pu s'effectuer à des moments différents sur des terroirs contigus en faisant intervenir des types de perturbations humaines, des fréquences et des intensités variés. VUORELLA (1970) signale en effet des décalages importants marquant le début de l'anthropisation sur des terroirs distants de quelques kilomètres dans le sud de la Finlande. LITT (1992) remarque que l'anthropisation d'un secteur du centre de l'Allemagne n'a pas toujours été aussi intense ; des phases de déprise agricole peuvent succéder à des phases d'anthropisation intense (EMANUELSSON, 1988). La figure 1 illustre quelques modalités théoriques d'anthropisation globalement croissante dans le temps et/ou dans l'espace : une phase d'impact croissant continu (figure 1a) peut succéder à une phase d'accélération du processus (figure 1b) ou de développement brutal unique (figure 1c) ou par paliers (figure 1d). Des phases de diminution partielle de l'impact anthropique sont envisageables (figure 1e) sans jamais retourner totalement à l'état initial. Cela induit à long terme des structures de paysage et des recompositions de communautés différentes de celles attendues sans anthropisation. Ces phénomènes présentent des variations d'intensité et de fréquence dans le temps qui peuvent également exister dans l'espace.

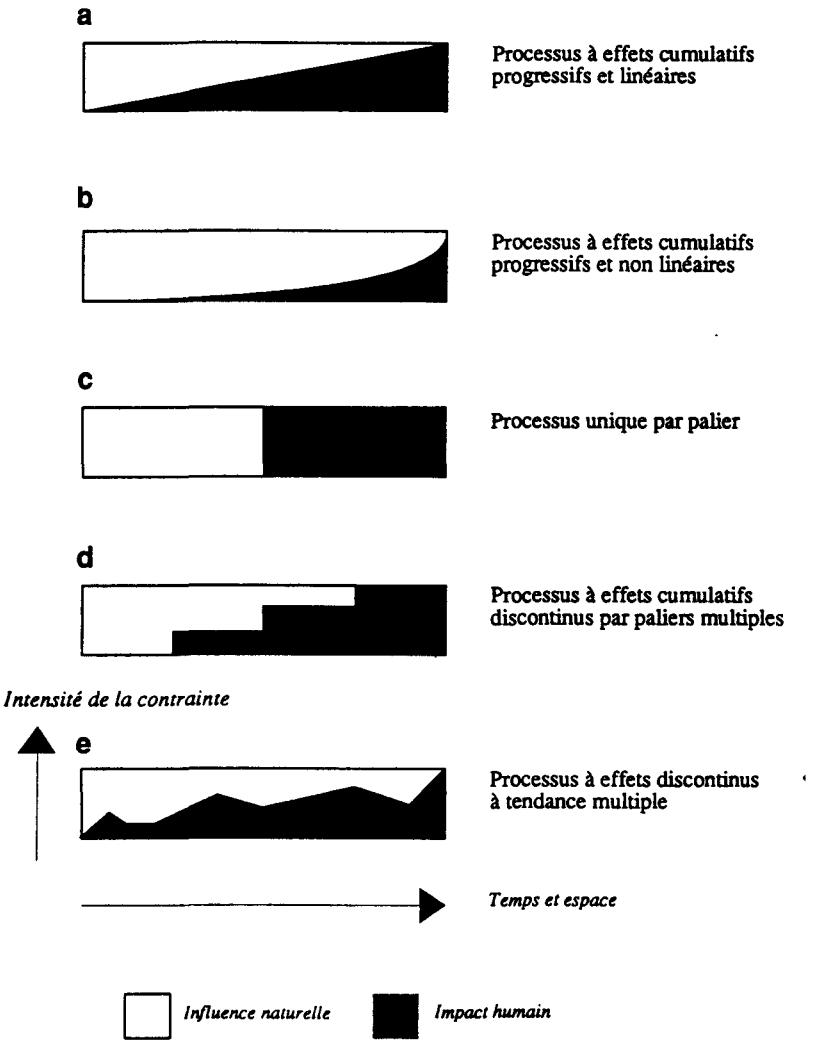


Figure 1.- Différentes tendances évolutives de l'impact humain (contrainte) d'intensité globalement croissante dans l'espace et dans le temps, sur des paysages initialement naturels. L'impact humain est considéré comme une contrainte, engendrée par des perturbations d'origine humaine de haute fréquence (feu, pâturage, coupe forestière, culture, etc).

L'hypothèse paléoécologique principale de ce programme stipule qu'une anthropisation différentielle dans le temps et dans l'espace permet d'expliquer pour partie la complexité de la mosaïque paysagère actuelle.

L'analyse de l'évolution des structures paysagères au cours de l'Holocène revêt un intérêt majeur justifiant la mise en oeuvre d'études paléoécologiques associées à des travaux d'écologie. Ces convergences entre néoécologie et paléoécologie sont souhaitables afin de rendre plus fonctionnelles les hypothèses écologiques (WILLIS, 1993 ; DAVIS, 1994). L'étude de l'évolution de la structure du paysage pendant l'Holocène dans la vallée de la Maurienne (Alpes françaises du Nord-Ouest) s'intéresse à deux niveaux spatiaux d'un domaine alpin : d'une part la vallée de la Maurienne dans son ensemble et d'autre part les deux terroirs de Saint-Michel-de-Maurienne et d'Aussois. L'utilisation d'outils différents mais complémentaires est une démarche indispensable pour une étude paléoécologique des divers niveaux d'organisation du paysages dans le temps et dans l'espace.

L'analyse de l'évolution de la biodiversité dans la vallée de la Maurienne au cours de l'Holocène repose sur l'étude des thèmes suivants :

i) reconnaître la distribution des espèces et des communautés en fonction de la structure physique des terroirs avant anthropisation à l'aide d'outils permettant une analyse de grande précision spatiale ;
ii) définir le rôle des corridors fluviaux et des bandes supra-forestières dans la diffusion d'espèces ligneuses envahissantes au cours de cette période (comme *Picea abies*, *Larix decidua* ou encore *Fagus sylvatica*) ;
iii) identifier quand et comment s'effectue le développement ou la régression de certains peuplements forestiers ;
iv) évaluer le degré de responsabilité des phases d'occupation humaine sur la structure des paysages actuels.

OUTILS ET METHODES

Choix des outils

Le choix des outils à mettre en oeuvre pour analyser les changements de patrons de paysage est contraint par les conditions physiographiques et climatiques qui conditionnent la mise en place des gisements paléoécologiques. Ces outils sont la pédoanthracologie, l'analyse pollinique, l'analyse des restes subfossiles de végétaux et la paléoentomologie. Le tableau 1 livre les caractéristiques de chaque outil. La pédoanthracologie, en se fondant sur l'identification des petits charbons de bois contenus dans les sols et les sites humides, permet de définir et dater les changements du couvert végétal incendié (figure 2) ; l'échantillonnage dans les sols, milieux de conservation abondamment disponibles rend cet outil essentiel en matière d'études de grande précision spatiale et donc complémentaire à l'analyse pollinique. La palynologie, dans la mesure des disponibilités des milieux de dépôt, fournit une information détaillée dans le temps de l'évolution de la végétation aux niveaux régional et local et peut nous informer sur les changements à un niveau planétaire (figure 2). L'analyse des macrorestes végétaux subfossiles permet de valider la présence de certains taxons à proximité des sites humides (figure 2) de manière à confirmer ou infirmer des hypothèses formulées à partir des analyses polliniques et anthracologiques. L'analyse des insectes subfossiles fournit une information paléoécologique indépendante de la végétation selon les groupes de coléoptères identifiés (figure 2). Cet outil est donc complémentaire des analyses strictement fondées sur des données botaniques.

Les interprétations paléoécologiques, relatives aux périodes d'anthropisation, seront confrontées aux recherches archéologiques réalisées sur ces mêmes espaces. Le tableau 2 résume succinctement les phases de présence humaine d'après l'archéologie pour les terroirs de Saint-Michel-de-Maurienne et d'Aussois (BOCQUET et PRIEUR, 1983).

Estimation des changements de végétation et de la biodiversité

Les changements de la couverture végétale sont quantifiables à l'aide du « taux de changement » (JACOBSON et GRIMM, 1986 ; JACOBSON, WEBB et GRIMM, 1987). Ce taux de changement correspond à la distance, dans un espace factoriel, entre deux assemblages d'âges connus ou estimés. L'ensemble des distances entre les points les plus proches permet de quantifier ce qui, généralement, est effectué de façon intuitive. L'étude de la variation de l'écart type moyen permet également d'estimer les phases de stabilité et celles de transition (GOEURY, 1988) ; ce coefficient de variation est calculé sur la valeur moyenne et l'écart type de la fréquence relative des taxons et en adoptant le principe de la moyenne mobile sur cinq spectres. Ces taux de changement ou coefficient de variation sont expliqués par les espèces indicatrices contenues dans les assemblages, telles que les indicatrices d'anthropisation (BEHRE, 1981).

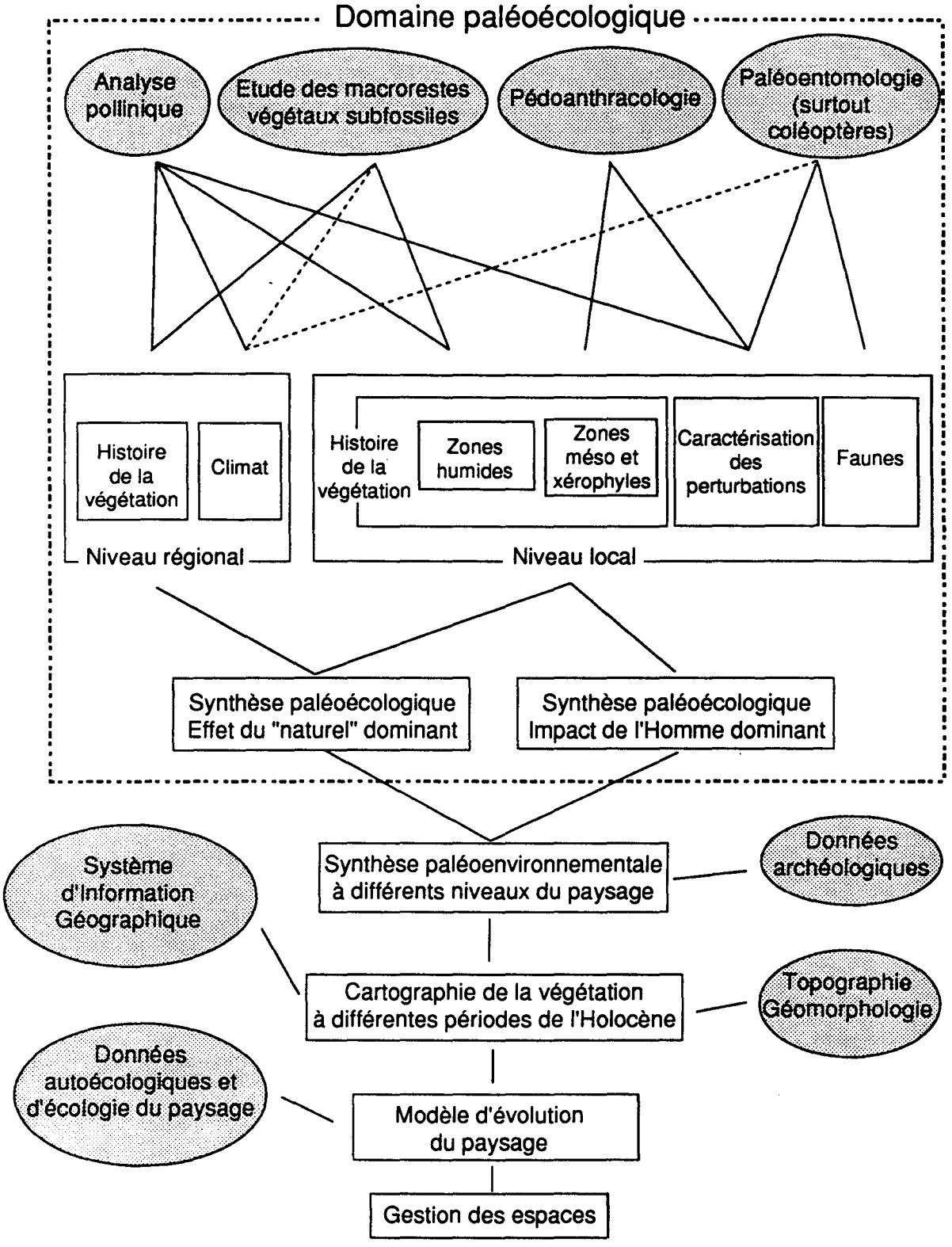


Figure 2.- Organigramme de la démarche analytique du sous-programme consacré à l'étude de l'évolution de la biodiversité dans la vallée de la Maurienne pendant l'Holocène

Tableau 1
Caractéristiques des outils paléoécologiques mis en œuvre pour l'étude de l'évolution de la diversité paysagère dans la vallée de la Maurienne. La résolution correspond à la distance entre deux points d'observation, alors que l'étendue du point d'observation s'appelle le grain.

Nom de l'outil	Analyse pollinique	Anthracologie	Etude des macro-restes	Paléoentomologie
Gisements	Tourbières	Sols et tourbières	Tourbières	Tourbières
Type des thanatocœnoses	Pluie de spore et de pollen des végétaux ligneux et herbacés	Charbons de bois	Graines, fruits, bois, feuilles, aiguilles	Faune de coléoptères principalement
Provenance des thanatocœnoses	Station (localité et région)	Station	Station (localité)	Station (localité et région)
Résolution temporelle (x 100 annnées)	Elevée (0,5 à 2)	Faible (10 à 20)	Moyenne (1 à 50)	Moyenne (1 à 50)
Résolution spatiale (x 100 mètres)	Moyenne à faible (5 à 500)	Elevée (0,5 à 20) St-Michel-de-Maurienne : 2000 m en moyenne	Faible (500)	Faible (500)
Taille du grain	Variable : de la station à la région	Petite : la station	Variable : de la station aux biotopes voisins	Variable : de la station aux biotopes voisins

Tableau 2
Civilisations préhistoriques et périodes d'occupation des terroirs d'Aussois et de Saint-Michel-de-Maurienne (d'après Bocquet et Prieur, 1983)

Civilisations	Age "Before Present"	Saint-Michel-de-Maurienne	Aussois et plateau de Sollière-Sardière
Age du Fer	2100-2700	présent	présent
Age du Bronze final	2700-3100	présent	présent
Age du Bronze moyen	3100-3400	?	?
Age du Bronze ancien	3400-4000	?	présent
Néolithique récent et Chalcolithique	4000-4500	présent	présent
Néolithique moyen et ancien	4500-7000	?	?

Mais ces changements considérables ou mineurs du couvert végétal peuvent s'exprimer en terme d'évolution de la biodiversité. Il existe en paléoécologie quelques approches relatives à la notion de biodiversité :

i) GOEURY (1988) mesure cette évolution de la diversité taxonomique le long d'une séquence en tenant compte de l'effort d'observation. Les spectres polliniques extrêmes (faible somme pollinique, nombre de taxons trop faible ou trop élevé) sont exclus du calcul. Des études palynologiques (BIRKS *et al.*, 1988b ; BIRKS et LINE, 1992) ont abordé l'évolution de la diversité biologique en s'appuyant sur l'indice de la raréfaction, calculé à partir d'un nombre attendu de taxons pour un échantillonnage d'effectifs théoriquement constants, en dépit d'un échantillonnage réel d'effectifs variables (HECK *et al.*, 1975 ; TIPPER, 1979 ; KREBS, 1989). Cet indice de raréfaction peut également être appliqué aux données paléoentomologiques et paléobotaniques.

ii) En pédoanthracologie, compte tenu de la méconnaissance des processus taphonomiques propres aux charbons de bois provenant des sols et du peu d'applications permettant de disposer d'un raisonnement empirique pour l'analyse des données, il semble difficile d'envisager un moyen rationnel de mesure de la biodiversité sinon en comparant simplement la richesse spécifique de chaque période, d'un site à l'autre.

STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE (SPATIAL, TEMPOREL ET TAXONOMIQUE)

La période d'étude de ce programme couvre l'Holocène. Mais tous les milieux de sédimentation ne permettent pas de remonter au début de l'Holocène. Les premier signes perceptibles d'anthropisation au niveau régional sont enregistrés vers 5 000 ans BP (WEGMÜLLER, 1975, 1977 ; DAVID, 1993a) ; cela conduit à envisager l'analyse du millénaire qui précède l'anthropisation afin de décrire la structure et le degré d'instabilité des paysages dans lesquels se dérouleront les perturbations anthropiques.

Deux niveaux d'étude sont retenus pour l'analyse spatiale. La figure 3 présente ces niveaux et les échelles spatiales correspondantes.

i) Au niveau de la vallée ou de la région, l'analyse pollinique fournit la matière principale de la discussion (figure 3). Une part importante de cette information a déjà été publiée (DAVID, 1993a et b) et son analyse se poursuit. Le grain, où l'étendue du point d'observation, est très variable et la résolution spatiale de l'analyse est au maximum d'une dizaine de kilomètres sur un espace d'environ 50 x 50 km (figure 3).

ii) Le second niveau est celui du terroir. Deux espaces restreints ont été retenus pour permettre une analyse comparée des processus dans le temps, à des altitudes variées et sur des sols différents : le bassin versant de Saint-Michel-de-Maurienne sur roches-mères très acides et celui d'Aussois où les sols sont plutôt basiques ou peu acides (figure 3). Il sont distants d'une dizaine de kilomètres. L'analyse s'effectuera à l'aide d'une résolution spatiale moyenne de 2 km entre chaque prélèvement de sol et de tourbe. La distance maximale entre deux points est d'environ 5 km et au minimum de 25 m. Le grain de l'analyse anthracologique est celui de la station (quelques m² à quelques milliers de m²) et celui des analyses de macrorestes provenant de tourbières couvre quelques m² à quelques hectares (10^4 m²). Les points des sondages sont signalés dans la figure 3. Certains résultats font déjà l'objet de documents dans lesquels sont présentées les justifications précises du choix des localisations des sondages pédoanthracologiques (CARCAILLET et THINON, 1996).

Enfin, dans un souci d'analyse de la biodiversité, le niveau de détermination taxinomique doit être le plus élevé possible, en particulier pour les taxons polliniques terrestres non-arboréens et pour les insectes subfossiles (indicateurs de fruticées, d'ouverture du milieu, d'activités humaines...).

RESULTATS ET INTERPRETATION PRELIMINAIRES

Parmi les facteurs d'organisation de la végétation en montagne figure la roche-mère, l'un des principaux au même titre que l'altitude, l'exposition du versant et le degré de continentalité (OZENDA, 1985). Le bassin versant de Saint-Michel-de-Maurienne est établi sur des schistes du Permo-Carbonifère, une roche-mère siliceuse produisant des sols appartenant à la famille des sols bruns colluviaux acides. La roche-mère sur le terroir d'Aussois est plus diversifiée : d'une part des schistes lustrés sur lesquels les sols sont moins acides que sur schistes permo-carbonifères, et d'autre part des placages morainiques principalement constitués de cargneules et de gypse qui produisent des sols carbonatés à pH neutre ou alcalin. Vingt-cinq profils pédoanthracologiques, dont quinze sur Saint-Michel-de-Maurienne (figure 3) et dix sur Aussois, permettent de discuter du rôle du sol et du sous-sol sur l'organisation de la végétation.

Les neuf profils de Saint-Michel-de-Maurienne sont MAUR 1 à 3 (CARCAILLET et THINON, 1996), MAUR 4 (figure 4), MAUR 6 (CARCAILLET et TALON, sous presse), MAUR 5, 7 à 13 et BREQUIN 1 et 2 (données non publiées). Les premiers résultats montrent le rôle majeur joué par *Pinus cembra* et *Acer pseudoplatanus* au dessus de 1800 m d'altitude, auxquels s'ajoutent *Abies alba* et *Acer* cf. *platanoides* entre 2000 et 1700 m d'altitude sur ce terroir depuis le Subboréal. Les assemblages de charbons de bois présentent trois phases (figure 4). Au cours de la première, la plus ancienne, les assemblages sont constitués d'espèces plutôt sciaphiles. Au cours de la seconde, des taxons plus héliophiles sont représentés. Enfin les niveaux de surface, troisième phase, sont également constitués de taxons héliophiles mais différents de la seconde phase. A l'aide des datations effectuées sur les charbons de bois des sols de Saint-Michel-de-Maurienne, la principale période d'incendies date d'environ 3500 ans BP entre 1950 m et 2350 m d'altitude (3415 ± 85 BP, 3745 ± 75 BP, 3885 ± 75 BP) et plus précocement vers 6 à 5000 ans BP entre 1700 et 1800 m d'altitude (4980 ± 85 BP, 5590 ± 65 BP). Sans pour autant enregistrer l'installation immédiate et définitive des alpages à ces mêmes altitudes, il semble que la déforestation s'est déroulée vers 4000-3000 ans BP sous l'effet des incendies dont la fréquence fut de plus en plus élevée permettant ainsi aux espèces héliophiles d'être mieux enregistrées dans les niveaux de surface des profils pédoanthracologiques, alors que les niveaux profonds contiennent surtout des taxons arborescents, forestiers et plus tolérants à l'ombre.

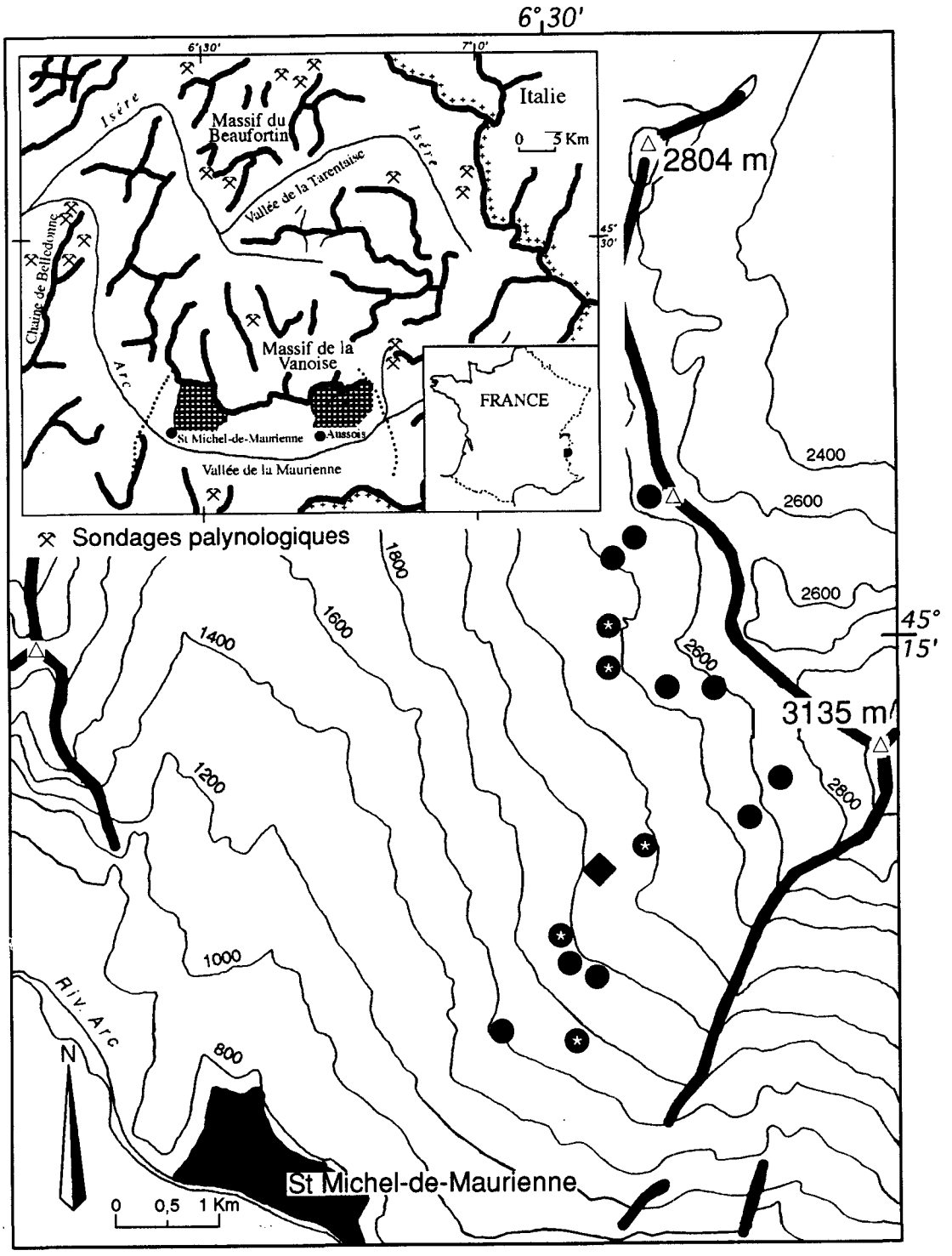


Figure 3.- Différents niveaux de perception envisagés pour l'étude de l'évolution de la biodiversité dans la vallée de la Maurienne pendant l'Holocène. En médaillon, le niveau régional : vallée de la Maurienne et massifs adjacents dans un espace d'environ 50 x 50 km. La zone comprise entre les pointillés correspond au pôle de sécheresse de la vallée (d'après FOURNIER, 1985). Niveau local : terroirs de Saint-Michel-de-Maurienne et d'Aussois. La position des points d'échantillonage à Saint-Michel-de-Maurienne est indiquée par des cercles noirs étoilés correspondant aux stations des profils pédoanthracologiques publiés ou en cours de publication. Les cercles noirs pleins situent les stations des prélèvements pédoanthracologiques dont les résultats ne sont pas encore publiés. Le losange noir localise la tourbière échantillonnée dans le bassin versant.

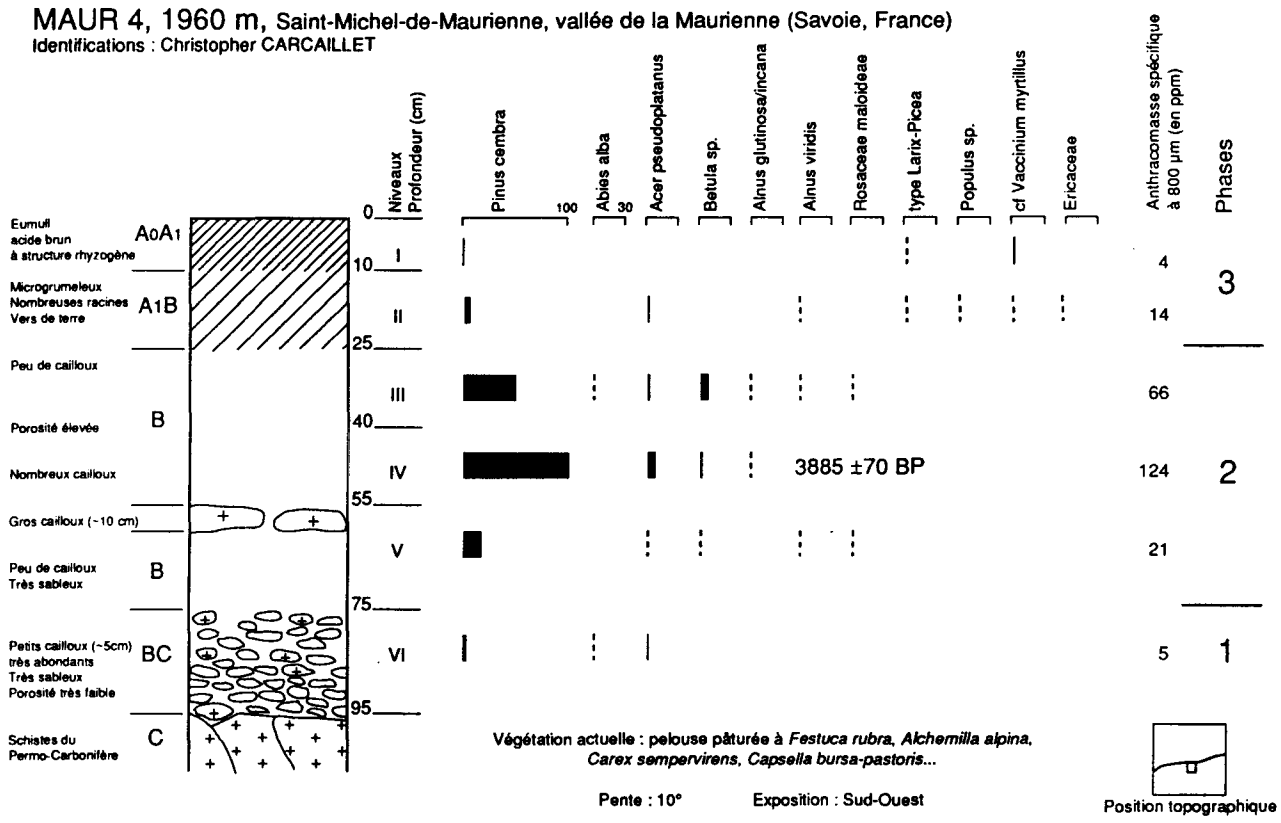


Figure 4.- Profil pédoanthracologique MAUR 4, 1960 m d'altitude, sur roche mère siliceuse. Les valeurs sont données en anthracomasse spécifique par taxon (AST) ; cette valeur quantitative est exprimées en ppm, c'est-à-dire mg de charbons par kg de sédiment de taille inférieure à 5 mm.

Les profils AUSSOIS 1, 2, 4 et 5 (données non publiées) et AUSSOIS 3 (figure 5), établis sur sols bruns carbonatés à dysmull calcique noir à aiguilles de *Pinus uncinata*, contiennent des charbons jusqu'à près de 150 cm. Le profil AUSSOIS 3 peut être découpé en deux phases. En profondeur (niveaux VII, VI, V, IV et III), les pins (*Pinus sylvestris / uncinata* et *P. cembra*) sont présents en assemblages avec des taxons forestiers actuellement peu fréquents dans cette forêt (*Abies alba*, cf. *Vaccinium*) ou n'existant plus (*Acer pseudoplatanus*), et des héliophiles (*Juniperus*, Rosaceae rosoideae, Fabaceae). La seconde phase (niveaux II et I) contient d'autres taxons héliophiles, notamment des Ericaceae (cf. *Arctostaphyllos uva-ursi*, cf. *Erica herbacea*) actuellement présents et abondants sur la station. Ces niveaux de surface contiennent une quantité élevée de charbons de *Juniperus* et de *Berberis vulgaris* qui n'autorise pas à regrouper ces niveaux à ceux plus profonds. Aucune date n'est actuellement disponible. Si l'ambiance générale de cette station forestière n'a pas véritablement changé (*Pinus sylvestris/uncinata*), l'importance actuelle du sous-bois semble se développer tardivement, *Abies alba* est désormais localisé sur les versants exposés à l'est (BARTOLI, 1966) et *Acer pseudoplatanus* a disparu des boisements.

Contrairement aux profils de Saint-Michel-de-Maurienne dans lesquels *Pinus cembra* domine par son omniprésence, les assemblages d'Aussois, entre 1700 et 2100 m d'altitude, montrent dans tous les niveaux la présence de *Pinus sylvestris/uncinata*. Ce caractère oppose les deux catégories de sols analysés dans ce secteur de la Maurienne. Il semble que l'influence de la roche-mère sur la distribution des peuplements forestiers des paysages de montagne au cours de l'Holocène n'a jamais été mise en évidence dans les analyses paléoécologiques. Ces données soutiennent les hypothèses néoécologistes qui discriminent les peuplements forestiers par les types de sol. Cette différence entre pinède à *P. uncinata* sur sols carbonatés et pinède à *P. cembra* sur sols acides ne résulte pas des effets de l'impact humain sur les communautés forestières mais repose effectivement sur une réponse différente des espèces forestières à la chimie du sol.

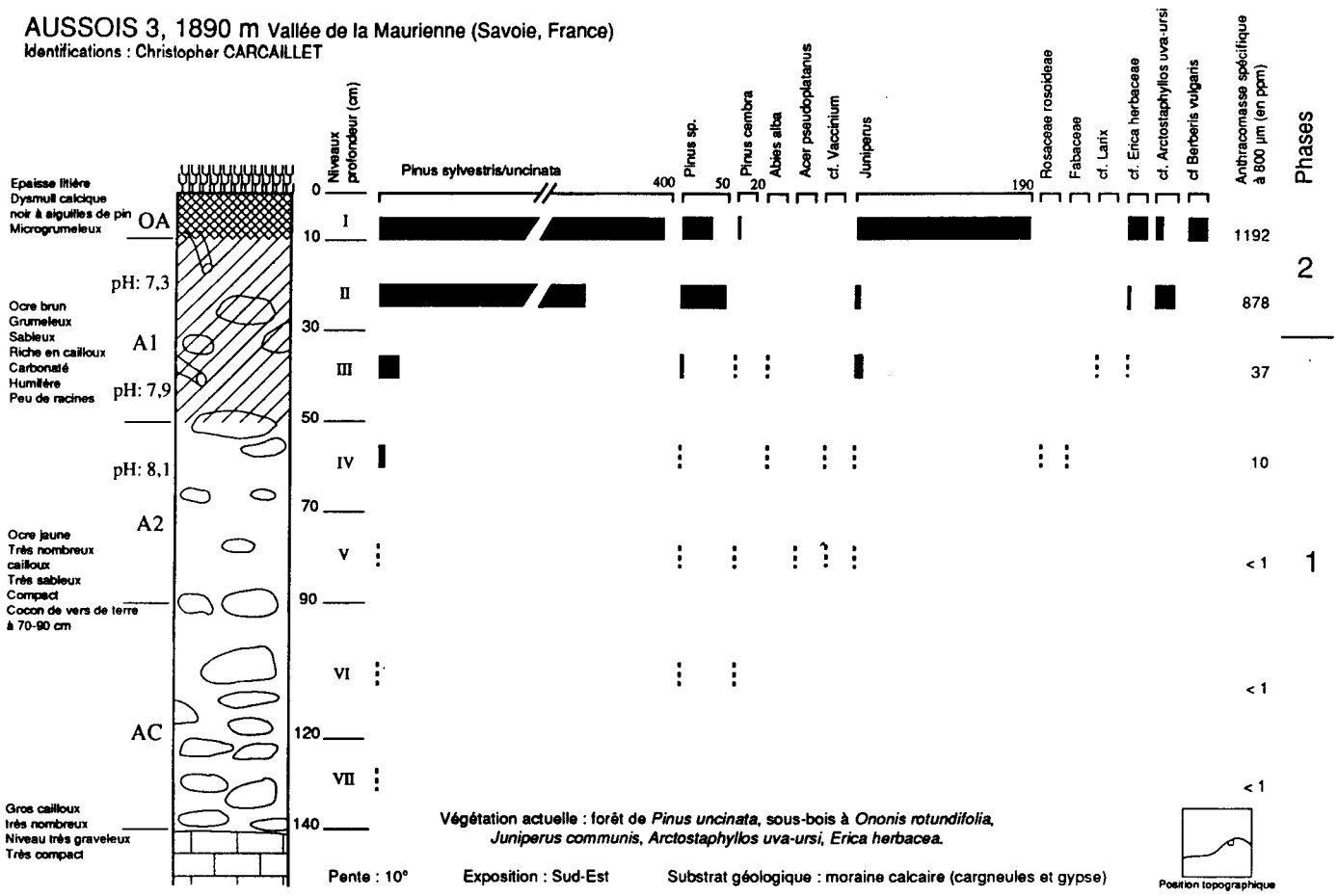


Figure 5.- Profil pédoanthracologique AUSSOIS 3, 1900 m d'altitude, sur roche mère calcaire. Les valeurs sont données en anthracomasse spécifique par taxon (AST) ; cette valeur quantitative est exprimées en ppm, c'est-à-dire mg de charbons par kg de sédiment de taille inférieure à 5 mm.

Un seul gisement palynologique a pu être recensé et sondé dans le bassin versant de Saint-Michel-de-Maurienne. Ce site localisé à 2050 m d'altitude est exceptionnel pour le massif de la Vanoise et la vallée de la Maurienne (DAVID, 1993a) en raison de sa profondeur, plus de 6 m de tourbe et de gyttja, pour une surface de tourbière d'environ 1000 m² et un bassin drainant sans ruisseaux. Cette tourbière offre des conditions optimales pour une analyse palynologique, de charbons de bois, de macrorestes végétaux et animaux en haute résolution temporelle inférieur au siècle pour l'Holocène (CARCAILLET, DAVID et PONEL, en cours d'étude).

CONCLUSION

L'échantillonnage privilégiant un étagement de 25 profils pédoanthracologiques entre 1700 et 2700 m d'altitude, combiné à une analyse en haute résolution temporelle d'une tourbière à Saint-Michel-de-Maurienne préfigure les possibilités d'étude détaillée de l'évolution de la structure du paysage et de la composition des communautés sous l'effet des changements majeurs locaux au cours de l'Holocène. Les changements régionaux, voire planétaires, se traduisent essentiellement au travers de l'homogénéité des données provenant du maillage régional des sondages palynologiques et de macrorestes.

L'analyse des causes de l'évolution de la diversité paysagère au cours de l'Holocène au niveau local et régional justifie pleinement l'effort interdisciplinaire mis en oeuvre dans ce programme en raison de la complémentarité spatiale et temporelle qu'offrent les différents outils.

Remerciements : au Pr. M. BARBERO et au Dr. M. THINON (IMEP, Marseille, France), ma reconnaissance pour m'avoir accueilli dans leur équipe. Je remercie vivement les Dr. H. N. BARAKAT, F. DAVID, F. MAGNIN, P. PONEL, C. ROLANDO, T. TATONI et B. TALON (IMEP, Marseille, France) pour leurs remarques avisées. Cette étude est permise

grâce au soutien financier du Ministère de l'Environnement (programme DGAD 95227, Ministère de l'Environnement, France).

BIBLIOGRAPHIE

BARAKAT H. N., 1995. Contribution archéobotanique à l'histoire de la végétation dans le Sahara oriental et au Soudan central.Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III, 166p.

BARTOLI C., 1966. Etude écologique sur les associations végétales forestières de la Haute Maurienne. Ann. Sci. For., 23, 432-761.

BEAULIEU J.-L. de, 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse de Docteur ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358p.

BEAULIEU, J.-L. DE, KOSTENZER J. et REICH K., 1993. Dynamique forestière holocène dans la haute vallée de l'Arve (Haute Savoie) et migrations de *Abies* et *Picea* dans les Alpes occidentales. Dissertationes Botanicae, 196, 387-398.

BEAULIEU J.-L. DE, RICHARD H., RUFFALDI P. et CLERC J., 1994. History of vegetation, climate and human action in the french Alps and the Jura over the last 15,000 years. Dissertationes Botanicae, 234, 253-275.

BEHRE K.-E., 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. Pollen et Spores, 23, 225-245.

BERGLUND B. E., 1991. The cultural landscape during 6,000 years in southern Sweden. Ecological Bulletins, 41, 495p.

BIRKS H. H., BIRKS H. J. B., KALAND P. E. et MOE D., 1988a. The cultural landscape, past, present and future. Cambridge University Press, Cambridge, 521p.

BIRKS H. J. B. et LINE J. M., 1992. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen analytical data. The Holocene, 2(1), 1-10.

BIRKS H. J. B., LINE J. M. et PERSSON T., 1988b. Quantitative estimation of human impact on cultural landscape development. In : The cultural landscape, past, present and future, Birks, H. H., Birks, H. J. B., Kaland, P. E. & Moe D. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 229-240.

BOCQUET A. et PRIEUR J., 1983. La préhistoire et le peuplement de la Savoie. In : La Savoie des origines à l'an Mil, Editions Ouest-France, Rennes, 1-59.

BUREL F., BAUDRY J., CLERGEAU P., CONSTANT P. et EYBERT M.-C., 1992. Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie. Bull. Ecol., 23, 93-101.

BURGA C. A., 1976. Frühe menschliche Spuren in der subalpinen Stufe des Hinterrheins. Geographica Helvetica, 2, 93-96.

BURGA C. A., 1982. Pollenanalytical research in the Grisons (Switzerland). Vegetatio, 49, 173-186.

BURGA C. A., 1988. Swiss vegetation history during the last 18000 years. New Phytol., 110, 581-602.

CARCAILLET C. et THINON M., 1996. Pedoanthracological contribution to the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps) : Methodology and preliminary data. Review of Palaeobotany and Palynology, sous presse.

CARCAILLET C. et TALON B., sous presse. Stratigraphie et datations de charbons de bois dans les Alpes: quelques aspects taphonomiques. Géographie physique et Quaternaire.

CLERC J., 1988. Recherches pollenanalytiques sur la paléoécologie tardiglaciaire et holocène du Bas-Dauphiné. Thèse de Docteur ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 180p.

COUTEAUX M., 1970. Documents nouveaux pour l'histoire Holocène de la végétation en Oisans. Documents pour la Carte de Végétation des Alpes, 7, 115-129.

COUTEAUX M., 1982. La tourbière et le glacier de la Muzelle (Parc National des Ecrins). Trav. scient. Parc nat. Ecrins, 2, 31-52.

DAVID F., 1993a. Evolution de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du nord depuis la fin des temps glaciaires. Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III, 94p.

DAVID F., 1993b. Développement des aulnes dans les Alpes françaises du Nord. C. R. Acad. Sci. Paris, 316, Série II, 1815-1822.

DAVIS M., 1994. Ecology and palaeoecology begin to merge. TREE, 9(10), 357-358.

DAVIS M. B., SUGITA S., CALCOTE R. R., FERRARI J. B. et FRELICH L. E., 1994. Historical development of alternate communities in a hemlock-hardwood forest in Northern Michigan, USA. In : Large-scale ecology and conservation biology, Edwards P. J., May R. M. & Webb N. R. (eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 19-39.

DELCOURT H. R., 1987. The impact of prehistoric agriculture and land occupation on natural vegetation. TREE, 2(2), 39-44.

DELCOURT H. R. et DELCOURT P. A., 1988. Quaternary landscape ecology : relevant scales in space and time. Landscape Ecology, 2, 23-44.

DELCOURT P. A. et DELCOURT H. R., 1987. Long-term forest dynamics of the temperate zone. Ecological Studies 63, Springer-Verlag, New-York, 439p.

DRESCHER-SCHNEIDER R., 1994. Forest, forest clearance and open land during the time of the Roman empire in northern Italy (the botanical record). In : Evaluation of land surfaces cleared from forests in the mediterranean region during the time of the Roman empire, B. Frenzel (ed), G. Fischer Verlag, Stuttgart, 45-58.

EMANUELSSON U., 1988. A model describing the development of the cultural landscape. In : The cultural landscape, past, present and future, Birks, H. H., Birks, H. J. B., Kaland, P. E. & Moe D. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, 111-121.

FOSTER D. R. et ZEBRYK T., 1993. Long-term vegetation dynamics and disturbance history of a *Tsuga*-dominated forest in New England. Ecology, 74, 982-998.

FOSTER D. R., ZEBRYK T., SCHOONMAKER P. et LEZBERG A., 1992. Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. Journal of Ecology, 80, 773-786.

FOURNIER J., 1985. Contribution à l'étude des Alpes intermédiaires françaises : la Moyenne-Maurienne. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, 88p.

FRENZEL B., 1979. L'homme comme facteur géologique en Europe. Bull. A.F.E.Q., 4, 191-199.

FRENZEL B., 1992. Evaluation of land surfaces cleared from forests by prehistoric man in early Neolithic times and the time of migrating Germanic tribes. G. Fischer Verlag, 225p.

FRENZEL B., 1994. Evaluation of land surfaces cleared from forests in the Roman Iron Age and the time of migrating Germanic tribes based on regional pollen diagrams. G. Fischer Verlag, 134p.

GENSAC P., 1972. Notice de la carte écologique Moûtiers, Parc National de la Vanoise à 1/100 000. Trav. sci. Parc nat. Vanoise, 2, 49-73.

GOEURY C., 1988. Acquisition, gestion et représentation des données de l'analyse pollinique sur micro-ordinateur. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech., 25, 405-416.

HECK K. L. JR., VAN BELLE G. et SIMBERLOFF D., 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. Ecology, 56, 1459-1461.

HUNTLEY B. et BIRKS H. J. B., 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe : 0 - 13,000 years BP. Cambridge University Press, 667p.

HÜPPE J. et POTT R., 1993. Man induced changes at the alpine timberline of the Val Fenga (Silvretta, Switzerland) and their reflections in pollen diagrams (Preliminary report). In : Oscillations of the Alpine and Polar Tree Limits in the Holocene, B. Frenzel (ed), G. Fischer Verlag, 137-161.

JACOBSON G. L., Jr. et BRADSHAW R. H. W., 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. Quaternary research, 16, 80-96.

JACOBSON G. L., Jr. et GRIMM E. C., 1986. A numerical analysis of Holocene forest and prairie vegetation in Central Minnesota. Ecology, 67(4), 958-966.

JACOBSON G. L., JR., WEBB T. et GRIMM E. C., 1987. Patterns and rates of vegetation change during the deglaciation of eastern North America. In : The geology of North America, North America and adjacent oceans during the last deglaciation, Ruddiman, W. F., & Wright, H. E., Jr. (eds), Boulder, Colorado Geological Society of America, 277-288.

KREBS C. J., 1989. Ecological methodology. Harper & Row, New York, 656p.

LOTTER A. F. et KIENAST F., 1990. Validation of a forest succession model by means of annually laminated sediments. In : Laminated sediments, M. Saarnisto & A. Kahra, Geological Survey of Finland, 14, 25-31.

LITT T., 1992. Fresh investigations into the natural and anthropogenically influenced vegetation of the earlier Holocene in the Elbe-Saale region, Central Germany. Veget. Hist. Archaeobot., 1, 69-74.

OLDEMANN R. A. A., 1990. Forests : elements of silvology. Springer-Verlag, Berlin, 614p.

OZENDA P., 1985. La végétation de la chaine alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris, 344p.

PICKETT S. T. A. et WHITE P. S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, San Diego, 472p.

PONEL P., BEAULIEU J.-L. de et TOBOLSKI K., 1992. Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps : a study of pollen, plant macrofossils and fossil insects. The Holocene, 2(2), 117-130.

RYBNICEK K. et RYBNICKOVA E., 1992. Past human activity as a florogenetic factor in Czechoslovakia : a review. Acta Bot. Fennica, 144, 59-62.

TESSIER L., BEAULIEU J.-L. DE, COUTEAUX M., EDOUARD J.-L., PONEL P., ROLANDO C., THINON M. THOMAS A. et TOBOLSKI K., 1993. Holocene palaeoenvironment at the timberline in the Alps (Taillefer Massif, French Alps) : a multidisciplinary approach. Boreas, 22, 244-254.

THINON M., 1992. L'analyse pédoanthracologique, aspects méthodologiques et applications. Thèse de Docteur ès sciences, Université Aix-Marseille III, 297p.

TIPPER J. C., 1979. Rarefaction and rarefiction - the use and abuse of a method in paleoecology. Paleobiology, 5(4), 423-434.

VUORELA I.,1970. The indication of farming in pollen diagrams from southern Finland. Acta Bot. Fennica, 113, 1-40.

VORREN K.-D., MØRKVED B. et BORTENSCHLAGER S., 1993. Human impact on the Holocene forest line in the Central Alps. Veget. Hist. Archaeobot., 2, 145-156.

WEGMÜLLER S., 1975. Les défrichements à l'étage subalpin dans la région de Valmenier et de la vallée de Valloire (Haute-Maurienne, Savoie). In : L'Environnement et l'Homme, INQUA, Montpellier, 309-315.

WEGMÜLLER S., 1977. Pollenanalytische Untersuchungen zur spät und postglazialen Vegetationgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné). Verlag Paul Haupt, Bern, 185p.

WICK L., 1994. Early-Holocene reforestation and vegetation change at a lake near the alpine forest limit : Lago Basso (2250 n a.s.l.), Northern Italy. Dissertationes Botanicae, 234, 555-563.

WIENS J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology, 3, 385-397.

WILLIS K. J., 1993. How old is the ancient woodland ? TREE, 8(12), 427-428.

ECOLOGIA MEDITERRANEA 23 (1/2) 1997 145-167

Essai de paléoécologie d'un paysage : le Bassin valdainais (Drôme, France) à l'Holocène

Attempt at the palaecology of a landscape: the Valdain Basin (Drôme, France) in the Holocene

Jean-François BERGER [1], Frédéric MAGNIN [2],
Stéphanie THIEBAULT [3], Jacqueline ARGANT [4]

RESUME

Les recherches géoarchéologiques réalisées sur le Bassin valdainais, en moyenne vallée du Rhône, représentent une tentative d'étude systématique d'un bassin-versant. Une démarche systémique a permis d'appliquer des concepts de l'écologie aux différentes phases de l'Holocène et de répondre à des questions concernant la dynamique spatio-temporelle des sols, des cours d'eau, des végétations et des pratiques agropastorales. Dans chaque secteur du bassin, des phénomènes géomorphologiques induits par une combinaison complexe de facteurs créent, transforment ou détruisent les enregistrements paléoécologiques représentatifs des anciens biotopes. Cette hétérogénéité, d'ordre taphonomique, s'ajoute à celle qui est inhérente à l'organisation initiale du paysage. Afin d'y remédier, des sondages ont été implantés en de multiples secteurs du bassin. Une analyse contextuelle est réalisée sur chaque unité lithostratigraphique identifiée sur le terrain à partir des concepts de la micromorphologie des sols. Elle nous permet de hiérarchiser l'information regroupée dans l'unité par les phénomènes d'érosion et/ou de cumul. La confrontation des données géomorphologiques, pédologiques, anthracologique, malacologique et palynologiques obtenues sur chaque séquence pédosédimentaire permet, enfin, de percevoir l'hétérogénéité du paysage et son évolution dans le temps. Quelques applications de cette démarche sont présentées dans cet article.

MOTS-CLES : analyse systémique, paléoécologie du paysage, moyenne vallée du Rhône, géomorphologie, pédologie, malacologie, anthracologie, palynologie, archéologie spatiale, taphonomie

ABSTRACT

The geoarcheological research conducted on the Valdain Basin, in the middle Rhône Valley, represents an attempt to systematically study a river basin. A systemic approach has enabled us to apply some ecological concepts to the different phases of the Holocene and to answer some questions about the spatio-temporal dynamics of soils, watercourses, plants and agropastoral practices. In each area of the basin, geomorphological phenomena caused by a complex combination of factors create, transform or destroy the paleoecological records representative of past biotopes. This taphonomic heterogeneity is added to the one inherent in the initial organisation of the landscape. To cope with them, cores have been set up in multiple areas of the basin. A contextual analysis is carried out on each lithostratigraphic unit which was identified in the field from the concepts of soil micromorphology. This makes it

[1] UPR 7558 du CRA du CNRS et Centre d'archéologie préhistorique de Valence, *"Des prédateurs aux producteurs dans le sud-est de la France"*
[2] URA 903 du CNRS *"Centre aixois de géographie physique"* et université d'Aix-Marseille-I
[3] URA 1477, *"Paléobotanique, environnement et archéologie"* et université de Montpellier-II
[4] Département des sciences de la terre, université de Lyon-I

possible to hierarchise the informations which are grouped into one unit, due to the phenomena of erosion and/or accumulation. Lastly, a comparison of geomorphological, pedological, anthracological, malacological and palynological data obtained on each pedosedimentary sequence allows us to perceive the heterogeneity of landscape and its evolution over time. A few applications of this approach are presented in this article.

KEY-WORDS : systemic analysis, landscape paleoecology, middle Rhône Valley, geomorphology, pedology, malacology, anthracology, palynology, spatial archaeology, taphonomy

INTRODUCTION

Si la pluridisciplinarité est devenue une pratique commune à la fois dans l'étude de séquences archéologiques ou naturelles, les études sur l'histoire des paysages n'ont pas souvent intégré et étudié au même niveau les données archéologiques, paléobiologiques et morphopédologiques. Il en résulte une difficulté à évaluer les interactions entre processus élémentaires responsables des enregistrements paléoécologiques. La restitution des paléopaysages est souvent rendue délicate à la suite de nombreuses perturbations post-dépositionnelles, productrices de lacunes ou d'une conservation différentielle. Récemment, des chaînes de carottages palynologiques ont ainsi été réalisées en Scandinavie méridionale pour tenter une approche de l'organisation spatiale des paléomilieux (BER-GLUND, 1986). Mais cette démarche était facilitée par la présence très rapprochée de milieux humides propices au piégeage et à la conservation des témoins écologiques. Elle paraît difficilement applicable à des zones géographiques comme le pourtour méditerranéen, du fait de la rareté des topographies favorables.

En archéologie, l'étude des activités et des modes de production humains depuis le Néolithique a longtemps été effectuée sans prendre en compte les paysages exploités et/ou parcourus par les agriculteurs-éleveurs. Cette étape a été franchie, d'abord en Grande-Bretagne grâce à la naissance de « la Contextual Archaeology » ou de « l'Ecological Archaeology », avec la volonté de saisir le paysage dans sa totalité (HIGGS et VITA FINZI, 1972). Très théorique, cette démarche aurait dû s'appuyer sur de nécessaires études de terrain qui n'ont vu que trop rarement le jour. Aujourd'hui, la méthode dite « Catchment Analysis » s'appuie encore trop souvent sur les caractères écologiques actuels (DORIOZ *in* COLARDELLE, 1993 ; COSTE *et al.*,1988), sans prendre en compte les profondes transformations qui ont inévitablement affecté les anciens écosystèmes. Certains auteurs ont déjà discuté ces problèmes (BROCHIER, 1991 ; KOWALEWSKA-MARSZALEK, 1986 ; GINOUVES *et al,* 1990).

Depuis une décennie, la relation Homme - milieu a pris une place prépondérante dans les programmes collectifs en archéologie spatiale (FEDELE, 1981 ; PETRE-QUIN *et al.,* 1983 ; BEECHING et BROCHIER, 1989 et 1991 ; FICHES, 1989 ; FICHES et FAVORY, 1994). Le rapport entre habitat et territoire, la dynamique du peuplement humain, l'organisation des paysages agraires, les modes d'exploitation des sols et les effets de l'anthropisation de l'environnement sur les communautés végétales, les couvertures pédologiques et les systèmes fluviaux sont devenus, à travers des études interdisciplinaires, des centres d'intérêt pour les périodes néolithique et romaine principalement. Plus récemment encore, une démarche systémique menée sur de petits bassins-versants a tenté d'évaluer les réactions du milieu à des stimuli anthropiques au cours de la période néolithique (BROCHIER *et al.,* 1991 ; BEECHING *et al.,* 1994). En effet, « pour connaître un territoire à un moment donné, l'exploration de l'espace géographique doit nécessairement s'étendre à l'ensemble des sites archéologiques, majeurs et secondaires, mais aussi à tout l'espace « hors site » plus ou moins modifié par l'homme, où s'impriment les signes d'une société » (BEECHING *et al.,* 1995).

La démarche systémique cherche à déterminer par le jeu des processus-réponses l'évolution des géosystèmes (ensemble d'écosystèmes interactifs, BERTRAND 1986, BLANDIN et LAMOTTE 1985) et sa cause (anthropique et/ou naturelle), à partir d'une exploration des archives du sol menée à tous les niveaux d'un bassin-versant (depuis la tête de bassin jusqu'au cône de déjection terminal). Les recherches s'étendent, en plus des séquences traditionnellement étudiées en paléoécologie (lacustres, tourbeuses, fluviales), à tous les types de séquences présents sur les versants, en pied de versants et dans les paléovallons aujourd'hui comblés de glacis et de terrasses pléistocènes.

Dans le but d'évaluer les causes de l'évolution des écosystèmes anciens, un travail interdisciplinaire est mené depuis quelques années à l'échelle de la microrégion valdainaise (Drôme). C'est en outre le moyen de tester les potentialités et les limites des enregistrements paléoécologiques dans des milieux localisés hors des habitats, souvent qualifiés de « hors-site » par les archéologues.

Nous avons donc concentré notre étude sur deux axes complémentaires au sein de la même aire géographique :

• Une prospection archéologique systématique suivie de fouilles sur des sites-tests pour reconstituer la fonction et l'organisation des implantations humaines dans l'espace (approche des systèmes économiques, techniques, sociaux et de leur emprise sur le milieu).

• Une étude paléoécologique interdisciplinaire à partir de multiples sondages géoarchéologiques « hors-sites », pour caractériser l'évolution des paysages dans le temps et dans l'espace. Elle intègre les recherches en géomorphologie, en pédologie, en pédoanthracologie, en malacologie et en palynologie.

Une confrontation des apports propres à chaque discipline permet d'approcher la variabilité spatiale et temporelle des milieux anciens et de proposer des hypothèses sur les facteurs qui ont régi leur évolution.

MATERIAUX ET METHODE

Présentation du bassin valdainais

Le géosystème étudié se situe en moyenne vallée du Rhône, dans le département de la Drôme (figure 1). Il s'agit d'un bassin naturel circonscrit en amphithéatre de 300 km^2, ouvert à l'Ouest sur la plaine du Rhône et limité sur tout le reste de son pourtour par des reliefs calcaires et marno-gréseux du secondaire et du tertiaire, bien marqués dans le paysage, et qui offrent des dénivelés de 250 à 450 m. Il est traversé par deux cours d'eau à régime méditerranéen qui confluent à Montélimar avant de se jeter dans le Rhône : le Roubion au nord et le Jabron au sud, eux-mêmes dotés de plusieurs affluents secondaires (figure 2).

Bioclimat

L'étage bioclimatique concerné est l'étage supraméditerranéen à chêne pubescent. Cette région subméditerranéenne représente une zone de transition (marge climatique) entre les secteurs à climat alpin et ceux à climat typiquement méditerranéen. Elle est caractérisée par des précipitations étonnamment abondantes (900 mm d'eau/an) à si basse altitude (altitude moyenne : 100 à 150 m). Il est intéressant de constater que son climat peut être soumis de manière plus ou moins variable aux influences méditerranéennes, atlantiques ou continentales selon les caractéristiques météorologiques annuelles ou pluriannuelles. L'analyse des variations par saison des paramètres thermiques et pluviométriques moyens caractérise une évolution depuis un climat plus typiquement méditerranéen (1920 à 1951) vers un climat à tendance plus continentale océanique. Une ambiance plus méditerranéenne, caractérisée par une forte concentration des pluies sur l'automne semble réapparaître depuis quelques années.

Morphostructure et lithologie

Il convient de souligner le rôle de la lithologie et de la morphologie dans ce bassin marqué par une forte extension des formations alluviales quaternaires dans sa partie centrale, par un équilibre entre les formations tendres marneuses et les cônes graveleux dans ses piémonts et par les formations calcaires et gréseuses dans les collines périphériques. Les paramètres inhérents aux conditions stationnelles (morphologie, lithologie, hydrologie et végétation) définissent des sensibilités à l'érosion et à la pédogénèse variées. Les unités de paysage (ou géofaciès) marneuses, par exemple, paraissent très sensibles à l'érosion, mais lorsqu'elles sont stabilisées par le couvert végétal, elles présentent un fort potentiel pédogénétique.

Hydrologie

Le bassin présente un comportement hydrologique particulier. Les unités de paysage des piémonts collinéens (cuvettes, vallons et buttes marneuses, et certains cônes de déjection) sont très sensibles à la remontée de la nappe en période « humide » et/ou d'exhaussement des cours d'eau. Elles subissent alors des engorgements permanents ou saisonniers qui vont conduire à la formation de sols hydromorphes (gleys ou pseudogleys) et au développement d'écosystèmes palustres. L'incision des lits fluviaux (et le drainage agricole) provoque un abaissement de la nappe phréatique et une transformation des variables écologique et humaine (sol, végétation, modes d'exploitation...) liée à des conditions plus xériques.

Subdivision du bassin valdainais en unités de paysages ou géofaciès

L'étude des composants écologiques et humains du bassin valdainais (lithologie, pédologie, morphologie, hydrologie, végétation et modes agropastoraux) a permis d'individualiser huit unités de paysage (géofaciès) aux dynamiques variées (figure 3).

Les séquences pédosédimentaires étudiées ont peu concerné la plaine rhodanienne (figure 3.8) dont l'évolution est dépendante de facteurs externes à notre aire d'étude (fluctuations hydrologiques alpine et jurassienne).

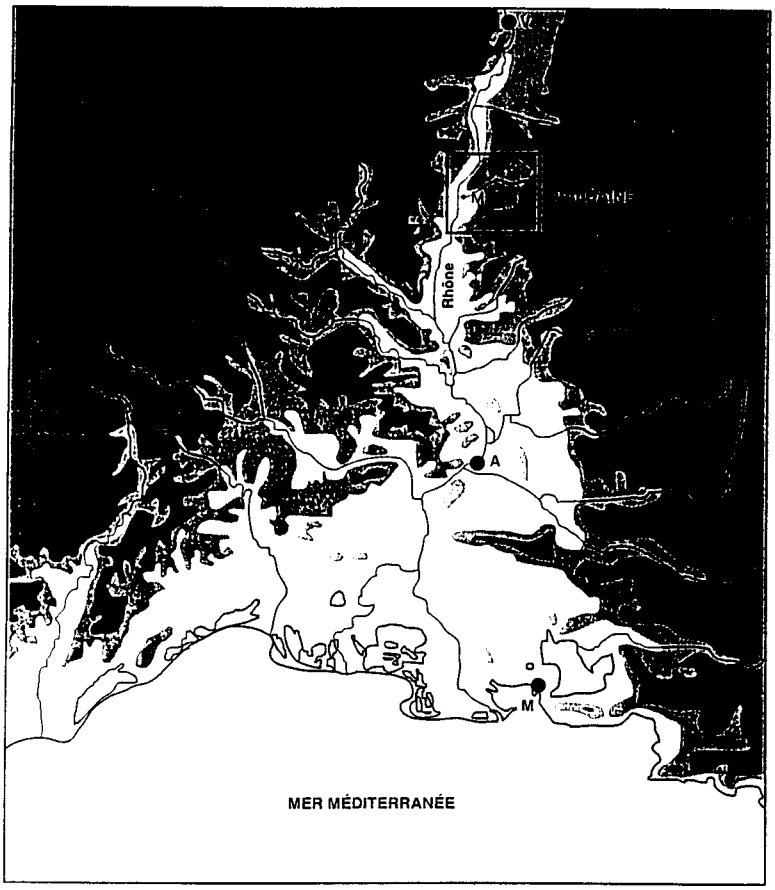


Figure 1.- Le bassin valdainais et la vallée du Rhône

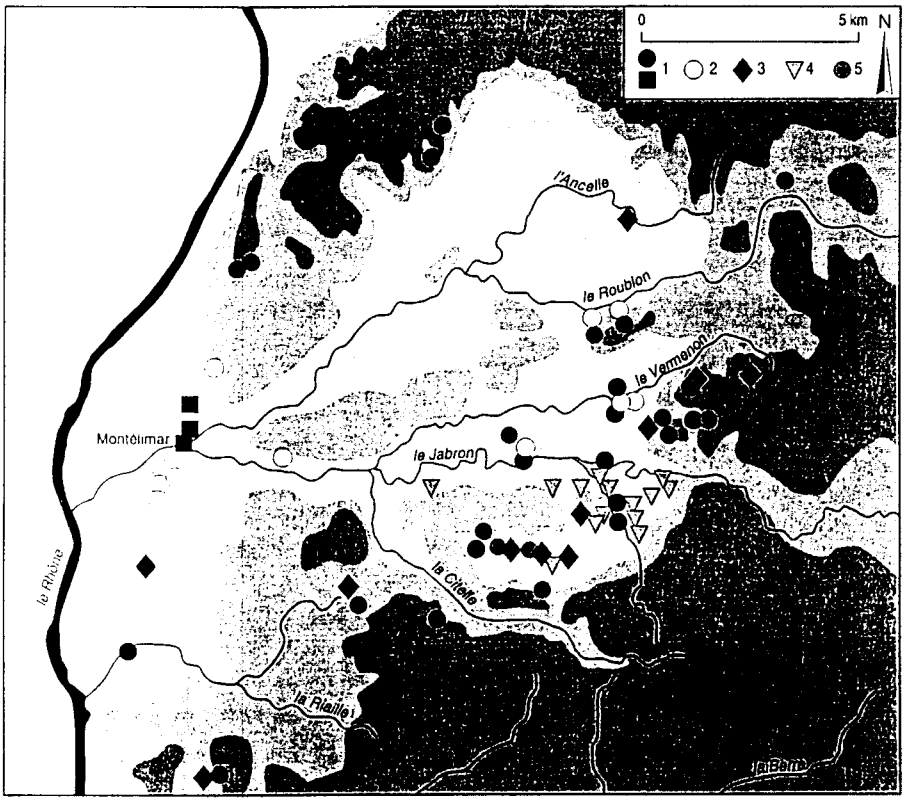


Figure 2.- Localisation et types de séquences pédosédimentaires étudiées dans le bassin valdainais, 1- séquence alluviale (rond noir = lit fluvial, carré noir = cône de déjection holocène), 2- séquence dans paléovallon sur terrasse pléistocène, 3- séquence en fond de cuvette ou de vallon hydromorphe, 4- séquence sur cône de déjection pléistocène, 5- séquence sur versants ou en pied de versant

Elles ont préférentiellement concerné les piémonts collinéens, et plus particulièrement les unités marneuses (figures 3.2 et 3.6) qui possèdent, à cause de leur extrême sensibilité aux variations hydrologiques, à l'érosion et à la stabilisation biologique (pédogé-nèse et reconquête forestière), un fort potentiel paléoécologique.

La dynamique actuelle du bassin-versant comme référence

Le fonctionnement du bassin valdainais est envisagé à partir des données naturelles et humaines actuelles. Les connaissances sur les processus hydrologiques et érosifs sont tirées des études menées par DESGARDIN (1966), VIVAS (1965) et HIRSCH et VINCENT (1964). Les données climatiques et météorologiques (BOISSON, 1988), pédologiques (BORNAND, 1967), géomorphologiques et géologiques (LORENCHET DE MONTJAMONT, 1979 ; MANDIER, 1984) très fournies, ont servi de base à notre étude. Elles ont été complétées par des observations que nous avons faites sur le terrain, notamment après des incendies ou des épisodes pluvieux récents.

Les signatures environnementales fossiles observées dans les séquences pédosédimentaires peuvent être ainsi comparées et discutées par analogie avec les signatures actuelles identifiées et caractérisées.

La démarche systémique

Approche paléoécologique

Considérations générales

Notre démarche cherche à caractériser l'évolution des écosystèmes avant les premières véritables transformations humaines et depuis qu'elles s'opèrent (Néolithique). Elle nécessite une connaissance des dynamiques naturelles et culturelles responsables des variations spatiales et temporelles des écosystèmes. Le problème devient complexe à partir du Néolithique où il est difficile de discriminer la part de la dynamique naturelle et celle de l'Homme dans l'évolution des paysages. Cette modification de la biosphère est considérée comme une conversion des paysages naturels en paysages culturels (BEHRE, 1986 ; DELCOURT et DELCOURT, 1988 ; BEECHING et BROCHIER, 1990). Elle induit des changements dans la composition des communautés vivantes, extension, retrait ou disparition (DELCOURT et DELCOURT, 1988 ; MAGNIN, 1991), et des changements dans la structure de la végétation protectrice et stabilisatrice de la partie supérieure de la lithosphère, le sol. L'Homme, en intervenant directement sur le couvert végétal, et indirectement sur la stabilité des couvertures pédologiques et sur les débits de la charge solide des cours d'eau, représente dès lors une variable essentielle de l'évolution des géosystèmes.

Quelques auteurs insistent sur l'existence de paysages en mosaïques dès la période néolithique (BROCHIER, 1991 ; MA-GNIN, 1991). L'Homme et ses activités semblent responsables d'une croissance de la diversité biologique à l'Holocène, et notamment des malacofaunes (MAGNIN, 1991). La mosaïque des couvertures pédologiques et végétales actuelles représente l'aboutissement d'une interaction plurimillénaire entre l'Hom-me et le climat (GAUCHER, 1981 ; VERNET et THIEBAULT, 1987 ; BROCHIER, 1991 ; BER-GER, en préparation).

Il est apparu depuis plusieurs années que les études effectuées sur de grandes séquences archéologiques ou « naturelles » de référence produisent une image partielle du paysage, de ses composantes et de son organisation dans l'espace.

L'approche pluridisciplinaire sur les sites archéologiques apporte dans les cas les plus favorables une image de la variété des milieux exploités par l'Homme. Elle autorise un premier modèle de « site catchment analysis » ou d'évaluation des biotopes et des gîtes de matières premières environnant l'habitat (LUNDSTROM-BAUDAIS et MIGNOT, 1993 ; THIEBAULT, en préparation) mais la spatialisation et la quantification des éléments biotiques et abiotiques des écosystèmes environnants s'avèrent souvent limitées.

Il est donc important d'étendre les investigations à l'échelle d'une région, de manière systématique, et d'arriver par ce biais à une vision globale de l'évolution des paysages, tenant compte de la diversité (naturelle) des milieux.

Taphonomie et validité des enregistrements paléoécologiques

La conservation des vestiges d'origine biologique dépend de facteurs propres à leur composition, au milieu qui les contient et dans lequel ils évoluent après leur dépôt : oxydation des pollens, décarbonatation des mollusques, fragmentation des charbons de bois...

Les contextes morphogénique, sédimentaire et pédologique (la matrice de ces restes) sont les premiers facteurs à considérer (vitesse de recouvrement, capacité de transport, processus pédologiques mécaniques et chimiques, lacune par troncature, cumuls par non recouvrement...).

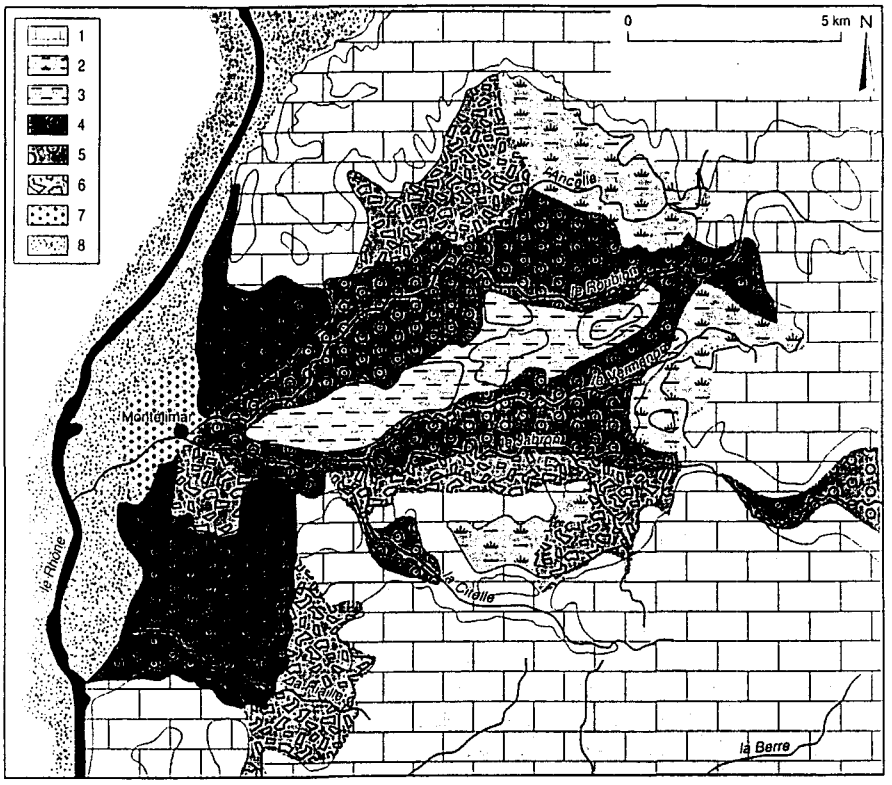


Figure 3.- Les géofaciès du bassin valdainais, 1- versants, collines et plateaux calcaires périphériques, 2- cuvettes et buttes marneuses, 3- interfluve sableuse du centre du bassin, 4- terrasses alluviales pléistocènes du Rhône, 5- terrasses alluviales pléistocènes des rivières internes au bassin, 6- cônes de déjection holocène du bassin du Roubion/Jabron, 8- plaine alluviale holocène du Rhône

La prise en compte des facteurs post-dépositionnels ou taphonomiques devient donc indispensable pour discuter la validité de l'échantillonnage pluridisciplinaire.

Seule la combinaison des disciplines peut donc conduire à la reconstruction des paléopaysages et du climat associé. L'objet de chaque étude disciplinaire (mollusque, charbon, pollen, phytolithe...) permet de caractériser une ambiance ou une facette particulière de l'environnement et possède un potentiel de fossilisation propre.

Les milieux dominés par l'accrétion sédimentaire (lacustro-palustre, alluvial...) sont ainsi propices à une large gamme d'études paléo-environnementales, tandis que d'autres (sols et paléosols évolués de terrasses, glacis...) sont limités par des processus mécaniques et chimiques (décarbonatation, oxydation, fragmentation par les cycles de retrait/gonflement des argiles ou par les travaux agricoles, érosion superficielle...) liés à un séjour prolongé à l'air libre. L'emploi d'une partie des disciplines est alors rendu caduc, par une disparition partielle ou totale des archives biologiques. La complémentarité des différents marqueurs utilisés permet ainsi de travailler dans des secteurs où ils ne sont pas disponibles ou conservés en même temps, et pas pertinents à la même échelle d'analyse.

Recherche de séquences pédosédimentaires variées

Notre démarche repose à la fois sur la pluridisciplinarité des approches en sciences humaines et en sciences naturelles, ainsi que sur la pluralité de l'enregistrement sédimentaire des données dans les sites d'habitat et hors des sites d'habitat (BEECHING et BROCHIER, 1989 et 1990). Pour les périodes anciennes, de nombreuses études ont signalé le caractère lacunaire et imprécis des enregistrements paléo-environnementaux (SOM-ME, 1990 ; ROGER, 1977).

La multiplication de transects vise non seulement à accroître quantitativement le nombre d'échantillons, mais aussi à le diversifier qualitativement en sondant différents milieux à dynamique pédosédimentaire variée. En effet, les fluctuations du milieu ne sont pas enregistrées de façon systématique dans tous les types de séquences.

Cette systématisation doit permettre de recouper des enregistrements pédosédimentaires ponctuels ou très faiblement conservés dans les sols. La figure 4 illustre les différents types d'enregistrements qui ont été recherchés et étudiés dans le cadre de notre étude dans le bassin valdainais.

Les différentes échelles d'analyse spatiale

La recherche des mécanismes responsables du fonctionnement et de l'évolution des écosystèmes anciens nécessite des analyses de l'espace à plusieurs niveaux d'organisation.

L'histoire des paysages valdainais est perçue à quatre échelles différentes, en fonction de leur position dans le géosystème et de l'étendue du bassin de captage sédimentaire (figure 5). La caractérisation des dynamiques pédosédimentaires et l'identification de leur origine permet de hiérarchiser cette information et de la replacer dans un contexte spatial plus ou moins précis :

1/ microlocal (0,1 à 1 km^2) : les paléosols et les colluvions piégés dans de petits paléovallons creusés dans des géofaciès* variés ou en bas de pente ;

2/ local (1 à 10 km^2) : les formations pédosédimentaires accumulées en fond de cuvette ou de petit vallon (géotopes) ;

3/ microrégional (10 à 100 km^2) : les séquences alluviales des rivières et ruisseaux des piémonts collinéens reflètent quand à eux des fluctuations enregistrées dans de petits bassins-versants de rang secondaire qui peuvent embrasser plusieurs géofaciès ;

4/ régional (100 à 1000 km^2) : le cône de déjection du principal cours d'eau enregistre à son débouché une moyenne des événements paléoenvironnementaux qui se sont succédés dans l'ensemble du géosystème à l'Holocène.

Datation et corrélation des unités litho- et pédostratigraphiques

Les corrélations litho- et pédostratigraphiques (figure 6) sont effectuées à travers toute notre aire d'étude grâce :

- à l'évaluation de l'âge de la surface sur laquelle le sol ou le dépôt sédimentaire repose, ou de celle du matériau parental (loess, alluvions) ;
- à l'homogénéité des constituants ou attributs de chaque faciès sur le terrain (texture, structure, couleur) ;
- à la répétitivité des signatures morphogéniques (nappes torrentielles ou alluviales, incisions ou troncatures...) ;
- à la construction d'une typologie des faciès pédosédimentaires à partir d'une lecture en lame-mince (micromorphologie) de chaque unité caractérisée sur le terrain (la répétitivité de signatures pédoclimatiques et anthropiques identiques et leur hiérarchisation à l'échelle microscopique facilitent les corrélations d'une séquence à l'autre) ;
- à l'agencement stratigraphique souvent répétitif des mêmes faciès pédologiques (paléosols) ;
- à la concordance des éléments chrono-culturels ou géochronologiques associés (vestiges culturels, éléments biostratigraphiques - palynozone...- et organiques pour les datations isotopiques). Une étude du contexte de fossilisation et du contexte post-dépositionnel de ces éléments biogéniques doit être effectuée en amont pour discuter la validité de la datation absolue.

Caractérisation de la composante physique du paysage

L'évolution de la composante physique du paysage est caractérisée grâce à une analyse simultanée de l'évolution des milieux de sédimentation et des couvertures pédologiques (géomorphologie, sédimentologie et pédologie).

L'intérêt d'une étude des séquences de sols quasi-continues, pour reconstituer les paléodynamiques du paysage et pour accéder à une vision spatiale et tridimensionnelle de la couverture pédologique, n'est plus à démontrer (BOCQUIER, 1973 ; LAHMAR, 1988). Toutefois, cette démarche, qualifiée d'analyse structurale, est demeurée actualiste et n'a guère envisagé le facteur temps, à de rares exceptions près (COURTY, 1990 ; GERRARD, 1990).

Notre étude repose sur les concepts de la micromorphologie des sols qui permettent de déterminer le rôle respectif des processus sédimentaires et pédologiques sur l'évolution des paysages physiques (figure 4). Les figures micromorphologiques, observables sur des lames-minces de sédiment non perturbé, sont en effet spécifiques des conditions pédo-sédimentaires et sont à ce titre d'excellents indicateurs paléoenvironnementaux, voire paléoclimatiques (FEDOROFF et COURTY, 1989 ; COURTY, 1990). De plus, la hiérarchie des différentes figures micromorphologiques restitue une chronologie des environnements pédo-sédimentaires (COURTY, 1990).

* Les termes géofaciès et géotopes représentent des subdivisions du géosystème, cf BERTRAND 1986 et BLANDIN et LAMOTTE 1985

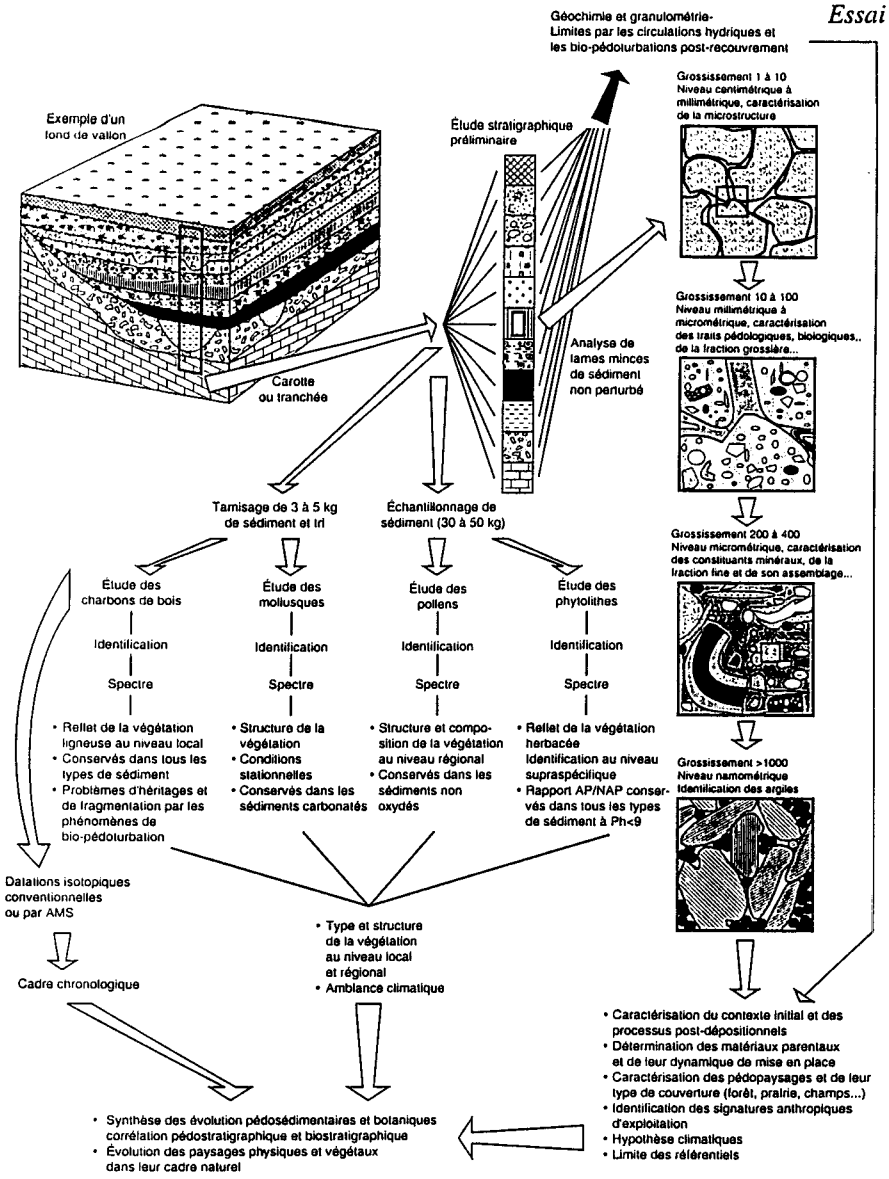


Figure 4.- Méthodes et niveaux d'observation en paléoécologie

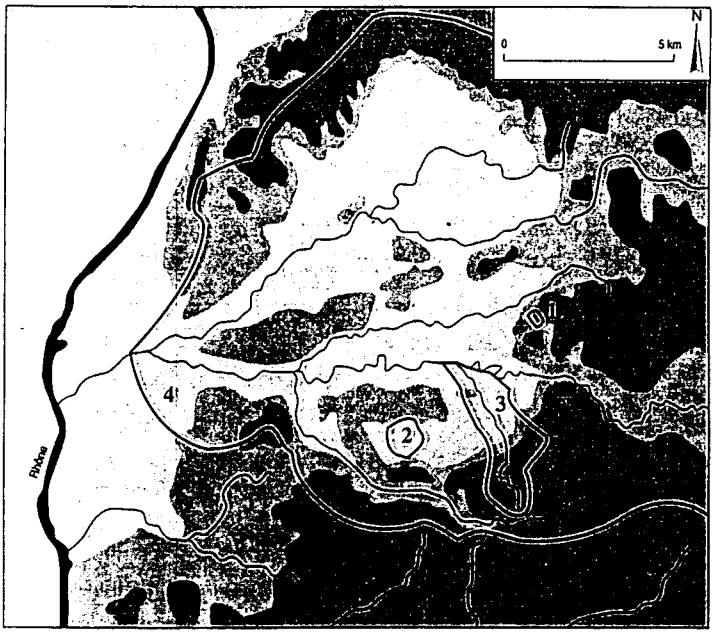


Figure 5.- Méthodes et niveaux d'observation en paléoécologie

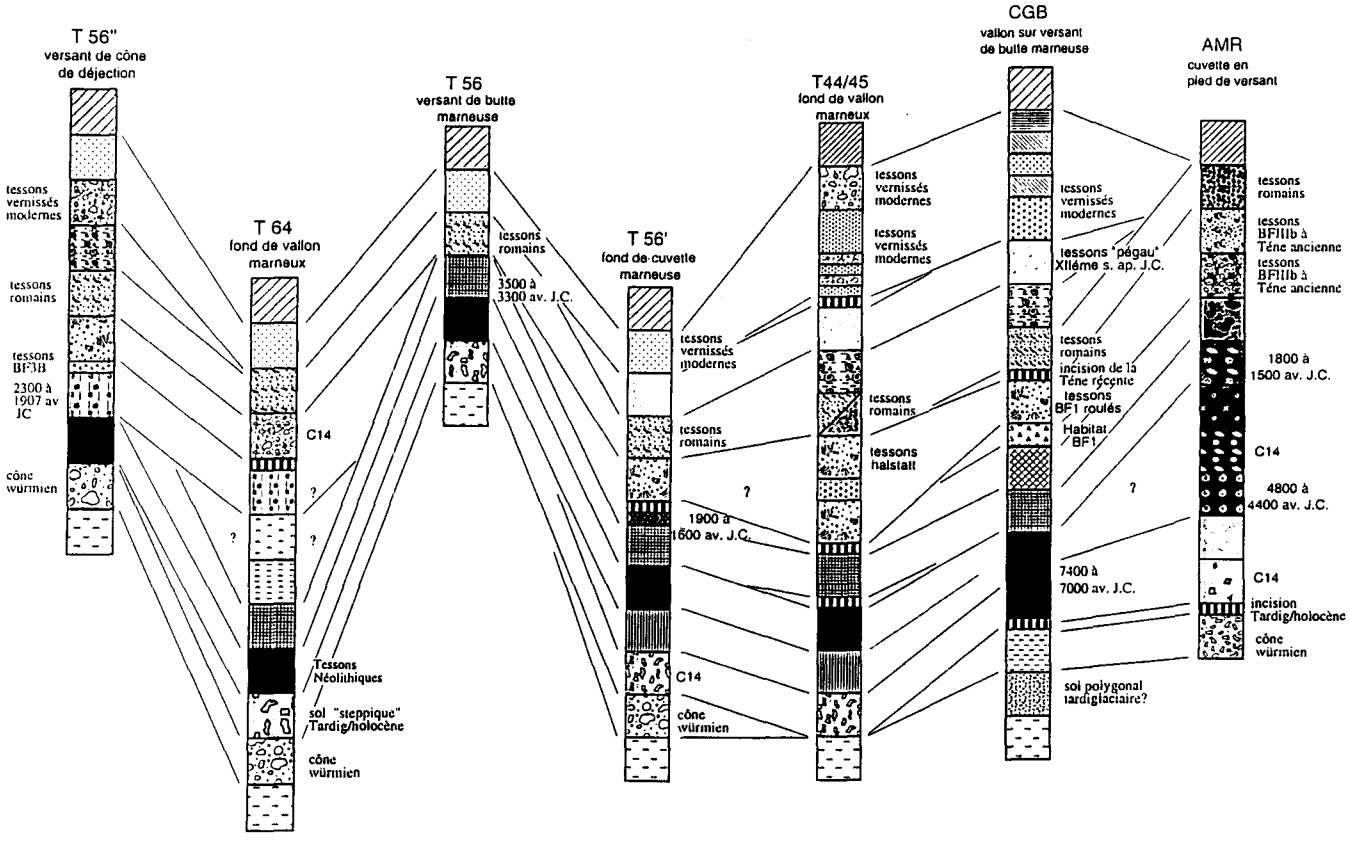


Figure 6.- Exemple de corrélation stratigraphique dans les piémonts du bassin valdainais (se rapporter à la figure 7 pour la localisation des transects)

Caractérisation des paléovégétations

La reconstitution des paysages végétaux a été abordée conjointement à l'analyse géoarchéologique par des analyses anthracologiques, malacologiques et palynologiques réalisées sur des échantillons prélevés de manière systématique dans les séquences pédosédimentaires. Les données malacologiques et anthracologiques ont été obtenues après un tamisage d'échantillons de terre (5 kg) prélevés dans chaque unité stratigraphique identifiée sur le terrain, sur des tamis de 2 mm et de 500 microns. Leur fréquence est variable selon les unités pédosédimentaires.

Une systématisation de l'échantillonnage palynologique a été réalisée dans les fonds de cuvette et dans les séquences alluviales afin d'obtenir des chaînes de carottage telles qu'elles ont pu être développées récemment en Scandinavie (BERGLUND 1986). Cette partie de l'analyse paléobotanique s'est malheureusement heurtée à de gros problèmes de conservation liés aux nombreuses variations qui ont affecté le niveau des nappes phréatiques dans l'ensemble du bassin valdainais au cours de l'Holocène.

Les phytolithes ont été identifiées directement sur les lames-minces de sol, dans les zones les plus fines (< 40 microns) où elles apparaissent avec netteté. Leur évaluation semi-quantitative au sein de chaque type de la classification des faciès pédologiques permet d'envisager le type de couverture végétale pour chaque type de paléosol rencontré. La vision *in situ* sur lame-mince de sédiment non perturbé offre l'avantage de connaître leur contexte de fossilisation et d'évolution au sein de la matrice minérale du sol, de comprendre les rapports qu'ils peuvent entretenir avec les charbons de bois, les suies charbonneuses et la matière organique du sol.

Cette systématisation des prélèvements dans des milieux très variés est un moyen de tester les potentialités et les limites des enregistrements paléoécologiques dans des zones situées à distance des zones trop fortement artificialisées par les habitats. Leur utilisation est résumée dans la figure 4.

Caractérisation de la dynamique d'occupation des sols

L'archéologie spatiale a pour objectif principal la reconstitution de la dynamique du peuplement humain au sein de l'espace géographique. La densité des sites archéologiques, leur répartition au sein du géosystème (exploitation complémentaire de biotopes variés) et l'évaluation de leur statut socio-économique doit théoriquement permettre d'évaluer l'impact moyen de chaque phase culturelle sur son environnement. Cependant, diverses contrain-

tes peuvent limiter l'exploitation des données archéologiques. Il s'agit principalement de la taphonomie des sites, celle des objets de la culture matérielle, et le problème de la contemporanéité des implantations humaines.

Les implantations humaines sur le territoire, le rôle de la taphonomie des sites

Une carte de répartition des sites résultant d'un simple inventaire ne représente pas l'occupation humaine réelle à une période donnée. Elle doit être lue au travers du filtre correcteur que nous appelons « carte à valeur heuristique » (BROCHIER, 1991 ; BEE-CHING et BROCHIER, 1991). Cette carte intègre la potentialité taphonomique des sites, c'est-à-dire, selon les conditions de terrain, les zones où les sites peuvent être enfouis sous de forts recouvrements holocènes de plusieurs mètres, ou au contraire totalement érodés.

En Valdaine, de multiples observations ont pu être effectuées, à partir de prospections-sondages, sur les profondeurs d'enfouissement, l'histoire de la mise en place des sédiments, l'origine et les grands évènements-repères de la modification du paysage, la forme et le degré de conservation des gisements archéologiques (BERGER, 1995, en préparation). La représentativité de l'échantillonnage archéologique est ainsi discutée grâce à l'évaluation de l'activité morphogénique holocène, agent essentiel de la déformation de l'image du peuplement initial. Il est alors possible de préciser si l'absence de sites archéologiques dans un géofaciès ou dans une position topographique particulière est liée à une absence d'occupation ou à une destruction post-dépositionnelle. Une correction et une réinterprétation des zone « vides » ou sous-représentées est enfin proposée.

Conservation différentielle des objets de la culture matérielle

Il semble qu'une conservation différentielle affecte également les produits manufacturés. Les vestiges autorisant l'identification en surface des implantations de la période protohistorique, (quasi-exclusivement poterie, os et métaux), résistent bien moins aux agent érosifs que les matières dures minérales fréquemment mises en oeuvre aux périodes antérieures. Ils sont sensibles à l'altération mécanique et chimique, surtout dans des milieux comme les terrasses ou les glacis quaternaires (sans apport sédimentaire protecteur) qui supportent des sols fersiallitiques à pH acide (autour de 5) et une exploitation agricole intensive depuis plusieurs millénaires. Leurs chances de conservation sont infimes, en dehors de paléovallons hérités de la fin de la période würmienne, qui les auraient piégés et protégés plus ou moins efficacement (BEECHING *et al.*, 1994 ; BERGER, 1995, en préparation). La préservation des industries en silex, peu altérées, donne une image plus juste du peuplement néolithique dans les mêmes conditions stationnelles. La présence de l'habitat néolithique apparaît ainsi systématique sur les terrasses alluviales quaternaires. Aux Ages des métaux, cette donnée ne se vérifie pas. Le biais taphonomique est envisageable pour ce type d'implantation, il ne peut être uniquement expliqué par le choix d'éviter ces positions si avantageuses pour l'exploitation agropastorale.

Attribution chronologique et contemporanéité des occupations

Il convient enfin de discuter une troisième limite à la reconstitution spatiale des anciennes communautés agropastorales : cel-le de la contemporanéité des occupations. Les problèmes relatifs aux datations représentent le principal obstacle. La chronotypologie des archéologues présente une précision variable selon les phases culturelles. C'est pourquoi les attributions chronologiques seront précises dans le meilleur des cas (période gallo-romaine), et parfois beaucoup plus lâche (périodes néolithique et chalcolithique). La précision est de l'ordre de quelques décennies à l'époque romaine et de l'ordre de quelques siècles au Néolithique / Chalcolithique. Le recours aux datations isotopiques ne permet pas d'affiner la datation des habitats car les données calibrées donnent toujours des fourchettes supérieures au siècle (STUIVER et REIMER, 1993). Seuls les milieux lacustres permettent de traiter de la contemporanéité des habitats néolithiques ou protohistoriques, grâce à la précision des données dendrochronologiques (PETREQUIN *et al.* 1983). En dehors de ces zones favorables, la pratique de l'archéologie spatiale pour les périodes néolithiques et protohistoriques ne peut que formuler des hypothèses sur l'organisation et les rapports entre sites d'un même complexe culturel. Et même le recours à des fouilles et/ou des sondages systématiques ne peut suffir à résoudre les problèmes de chronologie fine pour ces périodes de l'Holocène.

RESULTATS ET DISCUSSION

Caractérisation des modes d'occupation humains

Etat des sources archéologiques disponibles en Valdaine

La pratique de prospections intensives en surface et en profondeur a permis de réévaluer la dynamique d'occupation des sols pour cer-

taines phases culturelles préalablement sous-représentées comme le Néolithique ancien, l'Âge du Bronze final et les deux Âges du Fer. Les sites romains du Haut-Empire et alto-médiévaux présentent également un taux de sites enterrés non négligeable (10 à 20%*). Par contre, le vide archéologique traditionnellement attribué aux phases du Bronze ancien et du Bronze moyen est confirmé. La sous-représentation ne semble pas imputable ici à des phénomènes taphonomiques : l'habitat semble cantonné aux grottes périphériques (figure 7) au bassin valdainais (Défilé de Donzère et Baume Claire/Baume Sourde ; VITAL, 1990, BEE-CHING et BROCHIER, 1989 ; BERGER *et al.*, en préparation) et peut-être aussi aux plateaux et aux collines périphériques dont la prospection s'avère encore trop limitée pour émettre une conclusion définitive.

Les modèles de répartition des sites archéologiques

Deux périodes particulièrement bien documentées dans le bassin valdainais sont présentées ici : le Néolithique moyen chasséen (4800 à 3200 av. J.C.) qui a pu être séparé en une phase ancienne et une phase récente et le Haut-Empire romain (0 à 200 ap. J.C.).

• Au Néolithique moyen chasséen (figure 8a), la répartition s'étend à tous les géofaciès jusqu'aux versants collinéens qui témoignent néanmoins d'une présence modérée. Les terrasses sont intensivement occupées. Les sites sont souvent très étendus dans cette position topographique (1 à 100 ha).

• Au cours des deux premiers siècles de notre ère (Haut-Empire romain, figure 9a), la précision chronotypologique permet de dresser des cartes d'occupation dont la contemporanéité est assurée.

Une phase d'implantations massives d'habitats et d'annexes agro-pastorales ou artisanales se produit à partir du milieu du premier siècle ap. J.C., et plus particulièrement à partir de la dynastie flavienne. Durant plus d'un siècle, ce bassin est exploité par un réseau organisé d'habitats ruraux dispersés qui se positionne de manière régulière dans l'espace en tenant compte des axes du cadastre B d'Orange et des subdivisions naturelles des différentes unités de paysage (figure 9b). Dans les piémonts sud du bassin, de véritables unités morphopaysagères de 150 à 200 ha (2 à 3 centuries romaines) sont systématiquement mises en valeur par une ferme (ou une villa). Elles représentent autant de terroirs indépendants, délimités de manière naturelle par des talwegs entre cônes de déjection ou des interfluves entre cuvettes hydromorphes (figure 9b).

Modes d'occupation des sols et exploitation des anciens écosystèmes

Des modèles d'occupation et d'exploitation du milieu sont envisagés à partir d'une analyse de la distribution des sites au sein du géosystème ou de la région étudiée. Ils permettent de cerner les principales tendances dans la gestion du milieu pour chaque phase culturelle.

Les modèles peuvent être affinés lorsque la fonction des sites est connue. Le recours à la fouille, ou au moins à des sondages localisés, est alors nécessaire. Une évaluation du statut des sites, de leur économie, de leurs potentialités agrotechniques est ensuite proposée. L'emprise des communautés étudiées est ainsi envisagée à partir des données sitologiques et d'une analyse de la culture matérielle.

Cette pratique systématique à l'échelle d'un département (la Drôme) a permis de proposer deux modèles de fonctionnement autour des grands sites de la plaine rhodanienne pour la période du Néolithique moyen chasséen (BEECHING, 1990 ; figure 8b) :

A- modèle rayonnant : de grands villages subcontemporains contrôlent des sites secondaires à fonction spécialisée, par exemple des grottes-bergeries au cours d'une transhumance circulaire ;

B- modèle centripète : les unités territoriales convergent vers le lieu central pour des activités cycliques exceptionnelles. Une hiérarchie existe entre les sites d'une même unité.

Cette organisation est probablement la conséquence d'un développement agro-pastoral considérable perceptible à tous les niveaux de la société chasséenne. BEECHING et BROCHIER (1990, 1991) parlent de la mise en place d'un véritable agrosystème depuis la plaine jusqu'à la montagne. Les données récentes (BEECHING et BROCHIER, 1994 ; BEECHING *et al.*, 1994) permettent de confirmer et d'étoffer les données sur l'organisation de cette société (Places centrales dans la plaine rhodanienne liées à des activités exceptionnelles politiques et cultuelles, habitat et exploitation agricole et des ressources siliceuses dans l'arrière pays rhodanien, grottes bergeries dans les Préalpes jusqu'à 1500 mètres d'altitude).

* Sur 70 sites gallo-romains et alto-médiévaux, 10 sont enterrés.

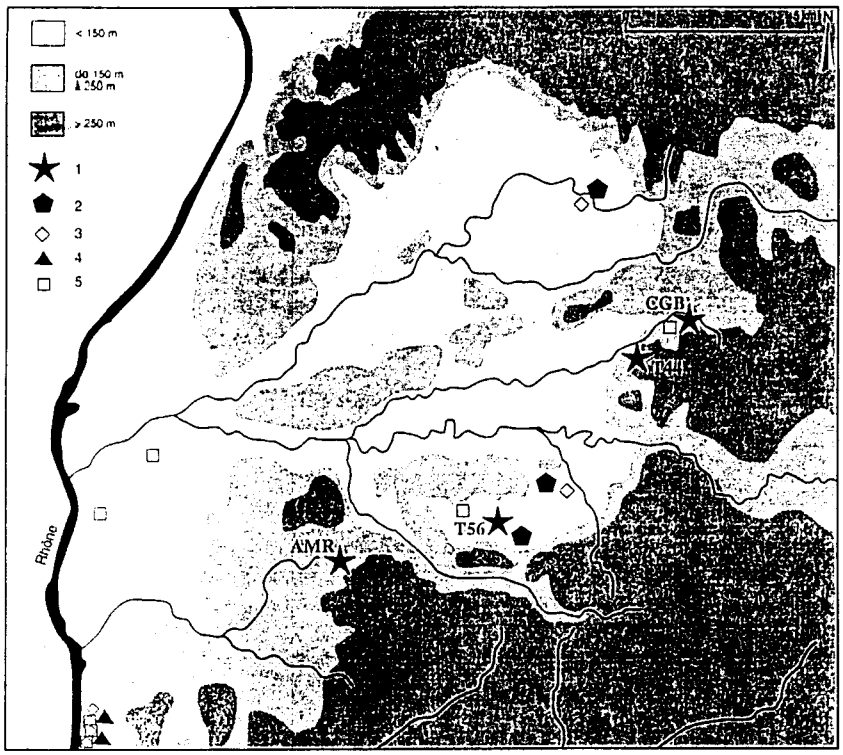


Figure 7.- Carte des sites de l'Age du Bronze et des principaux transects discutés, 1- transects des piémonts collinéens présentés dans la figure 6, 2- secteurs caractérisés par des malacofaunes de milieu forestier fermé entre le Bronze ancien et la première moitié du Bronze final, 3- sites du Bronze ancien, 4- sites du Bronze moyen, 5- sites du Bronze final

La période romaine a vu la construction de vastes systèmes centuriés, qui créent une campagne divisée de façon géométrique et dont les paysages actuels conservent l'empreinte plus ou moins dégradée. Elle a favorisé le développement de fronts pionniers dans les secteurs jusque là peu exploités.

Le bassin valdainais présente un cas tardif de cette extension gallo-romaine amorcée depuis la fin du second siècle av. J.C. en Gaule méridionale (BERGER, en préparation ; FAVORY *et al.*, 1995). Si les villes (Saint-Paul-Trois-Châteaux, Montélimar) et les bourgs secondaires (Châteauneuf-du-Rhône) représentent des pôles attractifs à cette période, l'habitat dispersé est très répandu. Les communications sont alors favorisées par la création d'un réseau viaire qui structure fortement l'occupation.

La documentation archéologique et géoarchéologique nous permet d'appréhender les éléments majeurs de la structure et des modes agraires au cours du Haut-Empire romain. La densité de l'occupation apparaît évidente pour cette période, avec plus d'une quarantaine de sites identifiés. Elle correspond à une forte extension des terres cultivées dans la plaine et les piémonts collinéens.

La maîtrise de l'hydraulisme est confirmée par la construction d'un aqueduc situé dans la partie rhodanienne de la Valdaine, au niveau des hautes terrasses quaternaires (alimentation en eau de l'agglomération secondaire de Châteauneuf-du-Rhône) et par la réalisation d'un vaste réseau de drainage (orienté sur le cadastre B d'Orange) concentré dans les géofaciès des piémonts (figure 9b). Les nombreux fossés de drainage et paléosols agricoles recoupés dans les transects qui ont traversé les cuvettes et les vallons marneux, confirment la vocation agricole du bassin valdainais au cours des deux premiers siècles de notre ère.

Les vestiges archéologiques mobiliers (pressoirs, cuves et doliae...) et immobiliers (amphores, épitaphes...) retrouvés dans plusieurs villas de la région (ODIOT, 1994) attestent de la viticulture (dans des secteurs comme les hautes terrasses et les cônes de déjection orientés au sud ou à l'ouest). Des charbons de bois retrouvés dans des fossés de drainage au pied de hautes terrasses affirment la présence de vignobles sur les sols fersiallitiques de cette unité de paysage. La production agricole est alors en partie orientée vers des cultures spéculatives (vignes et céréales) auxquelles s'ouvre le vaste marché de l'Empire.

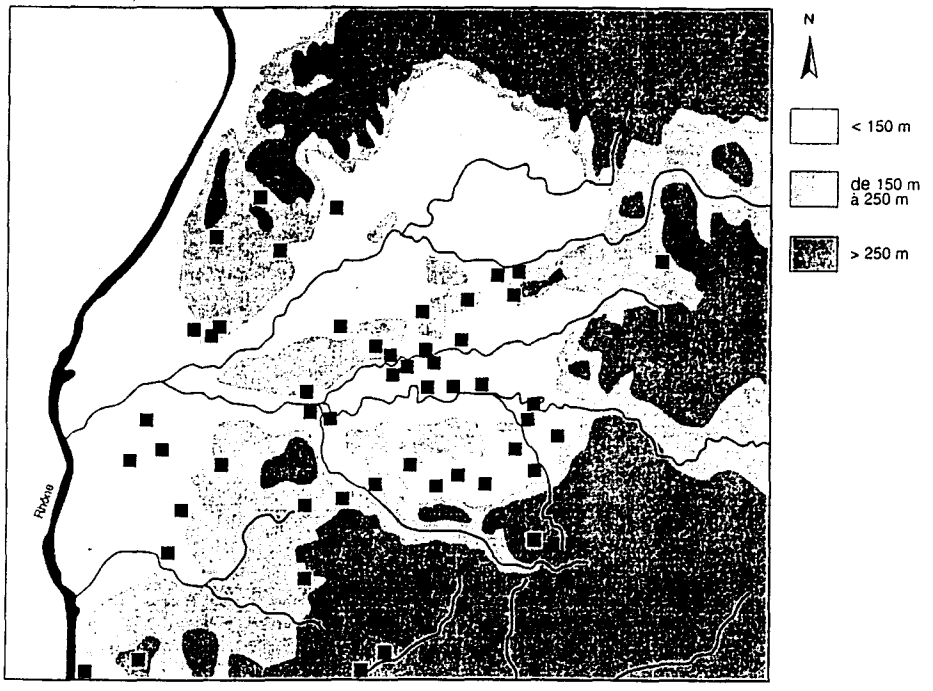


Figure 8a.- Carte de répartition des sites du Néolithique moyen chasséen (4600-3200 av. J.C.) en Valdaine

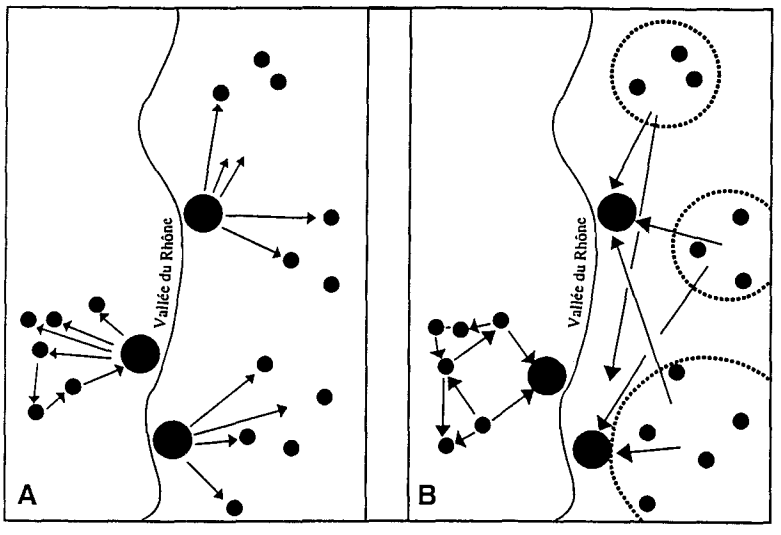


Figure 8b.- Deux modèles pour la fonction des grands sites de plaine du Chasséen rhodanien
A- modèle rayonnant : grands villages subcontemporains contrôlant des sites secondaires à fonction spécialisée, par exemple des grottes-bergeries au cours d'une transhumance circulaire ;
B- modèle centripète : les unités territoriales convergent vers le lieu central pour des activités cycliques exceptionnelles. Une hiérarchie existe entre les sites d'une même unité.
(D'après A. BEECHING, 1990)

Chaque phase culturelle correspond un mode d'exploitation des sols différent. La pression anthropique sur le milieu est fortement hétérogène à l'Holocène. Les écosystèmes sont donc plus ou moins affectés et transformés selon la période envisagée. Une meilleure appréciation du facteur culturel dans l'évolution des paysages est rendue possible par l'archéologie spatiale. Mais elle doit pour être crédible arriver à une plus grande finesse dans la chronotypologie, une meilleure connaissance du potentiel technologique propre à chaque culture, et une meilleure évaluation du statut de chaque site cartographié dans l'espace géographique.

Certains seuils ou ruptures semblent franchis dans la relation Homme/Milieu depuis l'introduction de l'économie agropastorale (Néolithique moyen / final, Bronze final / Halstatt, période romaine, An mille, période moderne). Les signatures relatives à ces phases

charnières doivent être maintenant recherchées de façon systématique dans les séquences « naturelles », en dehors des lieux d'occupation, afin de mieux comprendre l'impact réel des anciens agrosystèmes sur l'évolution des paysages.

Caractérisation des paléoenvironnements

Une ambiance environnementale est proposée indépendamment, par chacune des disciplines engagées dans l'étude, pour chaque unité pédosédimentaire individualisée (figure 4), puis par répétition des observations sur toutes les unités contemporaines, pour des périodes entières.

Des enregistrements pédosédimentaires lacunaires

Le suivi de transects continus révèle le caractère lacunaire des enregistrements pédosédimentaires pour certaines phases de l'Holocène. Les crises d'érosion majeures ont le plus souvent déblayé les traces de stabilisation précédentes. Les sols attribuables au Bronze et à La Tène récente/Haut-Empire romain sont ainsi conservés très ponctuellement, dans des contextes favorables comme en pied de versant ou de butte marneuse.

Corrélation entre les transects : établissement d'une chronostratigraphie

Les cuvettes et les buttes marno-gréseuses de la partie méridionale du bassin valdainais présentent des transects continus représentatifs de l'évolution des couvertures pédologiques à l'Holocène (figure 10). Il apparaît que les sols bruns lessivés développés pendant la première partie de l'Holocène ont été tronqués et remaniés au cours d'un épisode d'érosion généralisé au Néolithique. Les sols postérieurs sont développés sur des matériaux colluviaux et alluviaux, d'abord décarbonatés (héritage pédologique antérieur mobilisé) puis progressivement recarbonatés grâce au colluvionnement de matériaux calcaires depuis les formations parentales mis à nu en amont. Les sols présentent, à l'échelle microscopique, des caractéristiques fortement variables selon les périodes de l'Holocène. Elles indiquent une évolution des conditions d'exploitation des sols, des couvertures végétales et du climat.

Restitution de l'hétérogénéité des paléopaysages à l'échelle microrégionale

Les couvertures pédologiques

La multiplication des analyses au sein du bassin valdainais et l'établissement d'une chronostratigraphie nous ont permis de dresser des cartes du couvert pédologique de la partie méridionale du bassin exploitables dans le cadre d'une analyse sur les potentiels agropastoraux. Les résultats obtenus démontrent qu'il est dangereux d'utiliser les cartes pédologiques actuelles pour discuter les potentiels agrologiques des cultures anciennes compte tenu des multiples transformations morphopédologiques intervenues depuis le début de l'Holocène. Les milieux méditerranéens à relief et à régime climatique très contrastés sont particulièrement sensibles à ces modifications, qui apparaissent localement amplifiées par des conditions stationnelles particulières (morphostrucure, lithologie, topographie...).

Les types de sol et les potentialités agricoles ont donc fortement évolué dans les secteurs peu stables comme les pentes des collines et des plateaux et leurs piémonts tandis qu'une certaine stabilité a permis la conservation des caractères pédologiques initiaux sur les terrasses alluviales anté-holocènes et certains glacis. Dans ce dernier cas, les sols anciens (fersiallitiques) à l'échelle pédologique, qui n'évoluent que très lentement, n'ont vu qu'une transformation mineure de leurs caractères et propriétés.

La structure des formations végétales et l'ambiance stationnelle à partir de l'analyse malacologique

La coexistence de biotopes variés est décelée à certaines périodes de l'Holocène tandis que l'homogénéité du milieu domine à d'autres (figure 11). L'hétérogénéité du paysage au cours de période comme le Bronze final (figure 11b) est probablement le fruit d'une exploitation différentielle des milieux par l'Homme. Les paysages apparaissent globalement très ouverts au cours de l'Age du Fer et de l'Antiquité tardive / Haut Moyen-Age, avec une prédominance des prairies humides et des milieux palustres (figure 11c et 11d), ou très fermés par un boisement dense, comme au cours d'un épisode du Bronze compris entre la phase ancienne et le début de la phase récente (figure 11a).

La Valdaine entre le Bronze ancien et le début du Bronze final (2300 à 1400/1350 av. J.C.) : déprise humaine et reconquête forestière

Une remarquable convergence d'arguments paléoenvironnementaux et archéologiques nous permet d'envisager une phase de déprise humaine marquée accompagnée d'une régénération des couvertures pédologiques et d'une reconquête quasi-généralisée de la forêt au cours de cette période ou d'une phase de cette période encore mal datée.

• *Les données archéologiques*

Au cours de ces 9 siècles, le bassin valdainais présente un déficit en occupations humaines considérable. Seules six occupations en grottes sont reconnues en périphérie du bassin (VITAL, 1990 et 1992) ainsi qu'un habitat et un indice d'habitat Bronze ancien de plein air. Ceci contraste fortement avec les phases culturelles antérieures et postérieures qui enregistrent une très forte densité de sites (poussée démographique?) et une exploitation extensive du bassin valdainais, de ses collines et de ses plateaux périphériques (figure 7). Il ne faut cependant pas généraliser cette situation, même si traditionnellement cette période comporte peu de traces d'occupation en France. A l'échelle macro-régionale, des micro-aires géographiques pourraient tout aussi bien ne pas avoir été marquées par ce replis culturel ou représenter des « aires de refuge ». La vallée de l'Ardèche présente par exemple de nombreux sites d'occupation pour la période Bronze ancien/Bronze moyen, contrairement à l'ensemble de la région drômoise (VITAL, comm. personnelle ; ROUDIL, 1972).

• *Les données de la géomorphologie et de la pédologie*

En Valdaine, les exemples sont nombreux pour illustrer un arrêt de l'érosion sur les versants, suite à une forte crise datée de la fin du Chalcolithique ou du début du Bronze ancien. (2300 à 1900 av. J.C.).

Une pause morphogénique est observée dans tout le bassin valdainais et dans certaines régions limitrophes (Tricastin et Nord de la plaine de Valence) entre le Bronze ancien et le début de l'Age du Fer. Les zones à sédimentation active comme le cône détritique holocène du Roubion (BROCHIER *et al.*, sous presse ; BERGER, en préparation) et les berges de la basse plaine du Rhône à 50 km en amont du bassin valdainais (BERGER, en préparation) sont marquées par une pédogénèse de type brun calcaire probablement pluriséculaire. Dans tout le géosystème se développe une incision linéaire qui remonte jusque sur les versants périphériques. Elle apparaît strictement corrélée à la stabilisation des paysages. De nombreuses datations isotopiques viendront compléter et affiner ce cadre morphopédologique.

• *Les données de la malacologie*

L'analyse de la malacofaune concentrée dans l'horizon supérieur de paléosols relevés en différents points du bassin indique un milieu forestier fermé (figures 7 et 11a), très rarement attesté à l'Holocène dans le domaine méditerranéen, même au cours de l'Atlantique.

L'affirmation d'une fermeture des formations forestières à l'échelle micro-régionale, voire régionale, semble se confirmer, surtout lorsqu'on compare les spectres malacologiques de cette période à ceux des périodes antérieures et postérieures (figure 11).

• *Les données de la palynologie*

Les analyses polliniques ont été réalisées de manière systématique sur la majorité des profils. Ils n'ont malheureusement apporté que très peu de renseignements compte tenu du mauvais état de conservation du pollen dans tous les types de sédiment. Cette destruction des pollens a également concerné les séquences en fond de cuvette humide ou dans les lits fluviaux mineurs. Ceci résulte de multiples battements de la nappe phréatique provoquant une succession de phases d'oxydo-réduction peu propices à la conservation des pollens, et d'une pédogenèse développée jusque sur les berges des cours d'eau au cours de cet épisode, simultanément à un enfoncement généralisé des lits fluviaux qui n'a donc pas permis un piégeage pollinique (érosion permanente dans l'axe des talwegs).

Trois analyses polliniques effectuées par J. ARGANT, sont utilisables en périphérie de notre aire d'étude :

- au niveau du cône de déjection du Roubion/Jabron à Montélimar (BROCHIER *et al.*, sous presse) ;
- au niveau du cône de déjection de la Drôme à 20 km au Nord (ARGANT, 1990 ; BROCHIER *et al.*, 1991) ;
- au niveau du Grand Etang de Suze-la Rousse dans le Tricastin à 30 km au sud (ARGANT, ibid). Mais aucune ne fournit de référence évidente pour la période post-Atlantique.

Pour les périodes correspondant à l'âge du Bronze, il faut se référer à une analyse de site archéologique en grotte (Beaume Sourde, Francillon-sur-Roubion, ARGANT, ibid.) qui fournit une indication sur la végétation autour de l'habitat. A des niveaux néolithiques fortement marqués par l'activité humaine (taux de pollens d'arbres variant de 9 à 20%, essences de lumière, associations rudérales, ségétales et de prairie), succède, dans les couches supérieures, une phase de reboisement (taux de pollens d'arbres de 53%, réduction des taxons d'herbacées, développement du pin et des fougères reconquérant les terrains préalablement défrichés...), interprétée comme une déprise sur les lieux. Le mobilier archéologique correspondant est attribué au Chalcolithique local à influence languedocienne, et se situe donc à la limite inférieure du Bronze ancien. On est

peut-être ici en présence des premiers signes de fermeture du milieu.

• *Les données de l'anthracologie*

L'interprétation de l'analyse des charbons issus de plusieurs transects répartis sur une grande partie de la Valdaine, évoque une succession de cycles de végétation, de prises et de déprises agricoles. Les prélèvements contemporains des Ages du Bronze et du Fer mettent en évidence une déprise agricole.

Parmi les nombreuses analyses, les études menées sur les transects de La Touche offrent une bonne illustration (figures 13 et 14) (BERGER, MAGNIN, THIEBAULT, en préparation). Après une période où les chênes à feuillage caduc prédominent (3700-3300 B.C.), l'épisode suivant, daté de 1800-1600 (B.C.cal.), témoigne, d'après le résultat de l'analyse du sol (cf. BERGER) d'un incendie *in situ* . Si le chêne représente encore 22% des espèces ce sont le buis (51%) et le noisetier (25%) qui dominent le spectre. Le noyer est à signaler. Il y a tout lieu de croire que l'on saisit le milieu à un moment qui pourrait être celui du nettoyage d'une parcelle déjà défrichée, depuis un laps de temps sans doute supérieur à 5 années (au vue des espèces identifiées, chêne et buis et étant donné le temps minimum qu'il faut à ces essences pour se développer), exploitée précédemment pour l'agriculture ou en taillis.

L'épisode suivant, non daté mais protohistorique, présente une végétation constituée de chênes accompagnés de quelques pruniers ; la ripisylve est présente avec le peuplier et le frêne. Le climat semble se rafraîchir si l'on se réfère à la présence du hêtre et surtout aux fortes proportions de pins sylvestres .

Dans le prélèvement de La Tène, vers 650 B.C., le spectre obtenu témoigne d'une forte représentation du chêne accompagné du frêne, qui peut se référer à la proximité d'une ripisylve ou à un milieu peu boisé. La présence du hêtre témoigne d'une certaine humidité et de la fraîcheur du climat.

Plus globalement, l'étude entreprise sur toute la Valdaine montre, pour l'Age du Bronze :

- une représentation significative des espèces de la chênaie caducifoliée, corrélée avec l'importance des essences de reconquête (buis, genévrier et noisetier) ;

- l'importance des espèces médio-européennes, d'affinité montagnarde comme le pin cf.sylvestre, le hêtre, le sapin, qui apparaissent vers le IIème millénaire et se développent pendant ce qui est communément appelé le Subboréal et le Subatlantique.

Si l'on considère l'histoire de la végétation telle qu'elle nous est connue par les premières synthèses anthracologiques, il apparaît que, traditionnellement pour cette époque, un déclin de la courbe des chênes à feuillage caduc est amorcé depuis le Néolithique moyen (THIEBAULT, 1988 ; VERNET et THIEBAULT, 1987 ; THIEBAULT et VERNET, 1993).

Cette espèce, chef de file de la végétation climacique du début de l'Holocène, est abondamment exploitée comme bois d'oeuvre et bois de feu à partir de l'installation des premiers agriculteurs et décline par la suite. Sa forte représentation en Valdaine, à l'Age du Bronze, succédant à une représentation élevée des essences de reconquête, suggère une reprise forestière faisant suite à une déprise agricole. Le milieu, après avoir été exploité par l'Homme, laisse les végétations pré-forestières à buis, genévrier et noisetier reconquérir les espaces laissés libres et la forêt s'installe de nouveau. Il apparaît que des observations similaires ont été effectuées à partir de l'analyse anthracologique et palynologique de gisements archéologiques situés plus au nord, dans le Vercors, pour les mêmes époques (THIEBAULT, 1988 ; BOREL, 1976). A la transition Chalcolithique / Age du Bronze, une reprise forestière, contemporaine de l'arrivée d'une végétation à affinité montagnarde permet de proposer une péjoration climatique qui avait déjà été suggérée dans le Midi de la France notamment (CHABAL, 1991).

• *Les données de l'archéozoologie*

Les études des vestiges osseux, recueillis sur les sites archéologiques, manquent encore cruellement dans notre aire d'étude. Cependant, une confirmation indirecte de la fermeture du milieu peut être apportée par l'étude des restes fauniques sur les sites d'habitat Bronze final du Languedoc oriental. J.D. VIGNE (1995, sous presse) observe un taux d'espèces forestières chassées (20%) plus important qu'au cours des phases antérieures chalcolithiques et postérieures Halstatt / La Tène. M. PY (1993) constate aussi ce phénomène à l'échelle de tout le Languedoc oriental (20 à 50% de faune sauvage consommée sur les sites d'Habitat du Bronze final IIIb et du Hallstatt ancien). Ce résultat est bien sûr interprétable en terme de mutation socio-économique, mais il peut aussi être le reflet d'une exploitation accrue d'espaces forestiers encore bien développés au Bronze final, héritage de boisements extensifs développés entre le Bronze ancien et le début du Bronze final.

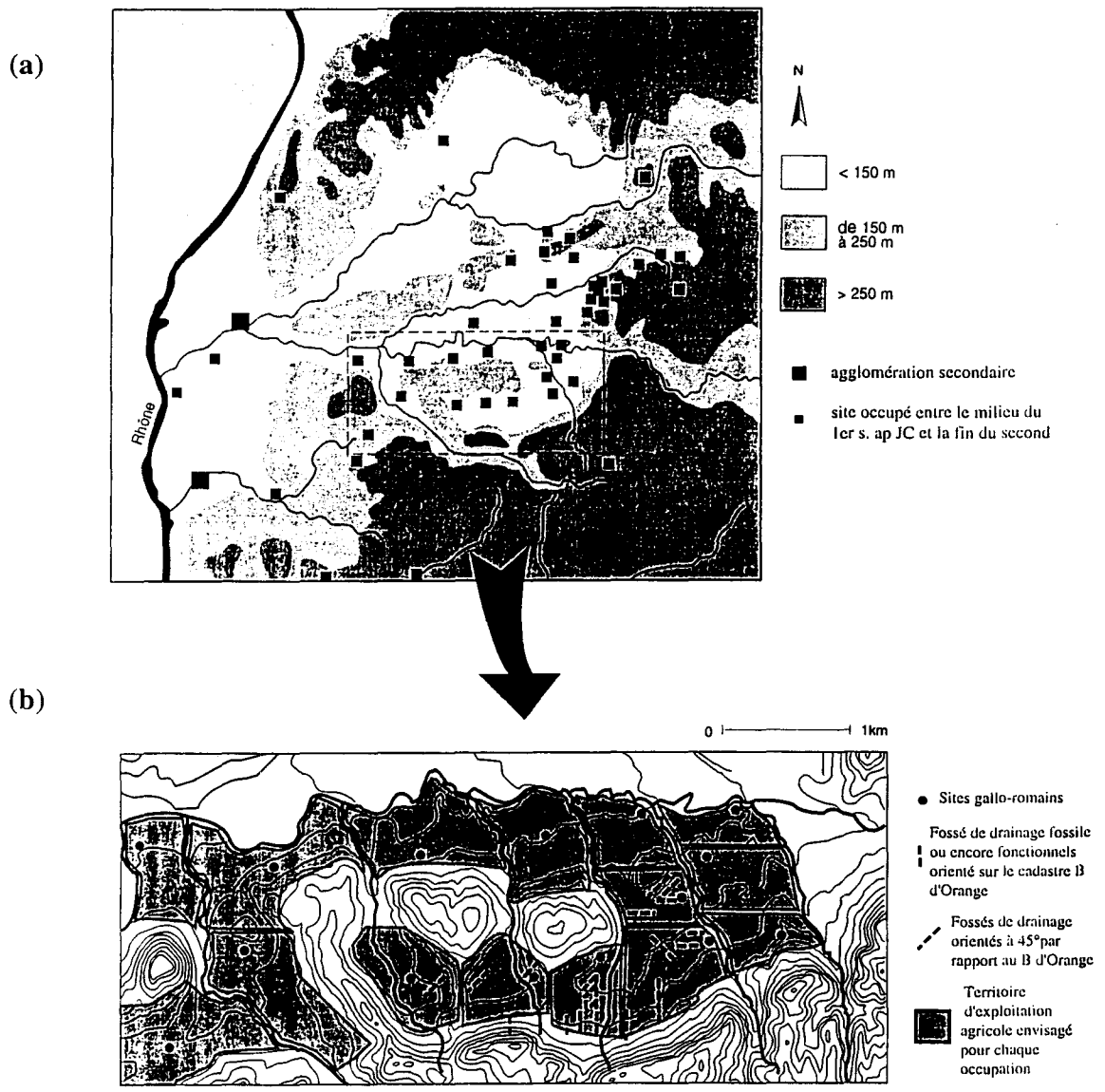


Figure 9.- (**a**) : Carte de répartition des sites gallo-romains du Haut-Empire (50-200 ap. J.C.) ; (**b**) : Occupation gallo-romaine entre le milieu du premier siècle et la fin du second siècle ap. J.C. dans les piémonts méridionaux du bassin valdainais

SYNTHESE INTERDISCIPLINAIRE ET CONCLUSIONS

Le vide archéologique observé depuis quelques décennies dans la région, pour les phases du Bronze ancien et du Bronze moyen (VITAL, 1987) est confirmé à l'échelle du bassin valdainais à la fois par le résultats des prospections archéologiques et par l'analyse taphonomique. La dynamique de régénération des sols, de fermeture du milieu végétal et de stabilisation du paysage peut donc revêtir une portée culturelle et être considérée comme le signe d'un recul généralisé de l'emprise humaine sur le milieu. Les recherches se poursuivent actuellement pour mieux caractériser les phases d'emprise et de déprise humaine à l'Holocène. Quelle que soit l'attribution chronologique précise de cet épisode paléoécologique, il confirme de toute évidence la capacité de régénération pédologique et végétale en moyenne vallée du Rhône, dès que la pression humaine décroît ou cesse.

Cette première confrontation interdisciplinaire nous évoque plusieurs réflexions :

- les indicateurs paléoécologiques ne sont pas tous utilisables en même temps et à la même échelle ;

- leur convergence dans la description des paysages au cours de certaines périodes de l'Holocène conforte des hypothèses historiques et/ou climatiques et contribue à les valider ;

- l'utilisation de ces résultats se heurte cependant au manque de précision chronologique, inhérent à l'exploitation de séquences hors des sites archéologiques.

La prise en compte des enregistrements paléoécologiques à différents niveaux d'un géosystème contribue à rassembler une documentation riche et variée. Cette échelle d'observation étendue à un espace bien circonscrit (un petit bassin), évite les distorsions et les extrapolations peu ou non fondées liées à l'étude ponctuelle d'un site archéologique ou d'une coupe naturelle isolée. Cette approche effectuée sous des angles variés, par une recherche indépendante dans chaque discipline, suivie d'une confrontation, permet de confirmer les constructions paléoécologiques ou de les nuancer lorsque les données divergent. La répétitivité des signatures pédosédimentaires et des enregistrements paléoenvironnementaux conforte le caractère régional d'un événement. Les effets du climat peuvent être ainsi perçus et leur impact sur l'évolution des paysages discuté aux côtés de l'impact anthropique. La multiplication des points d'observation permet d'analyser l'histoire du paysage à l'échelle d'une petite région et d'envisager les causes de son évolution.

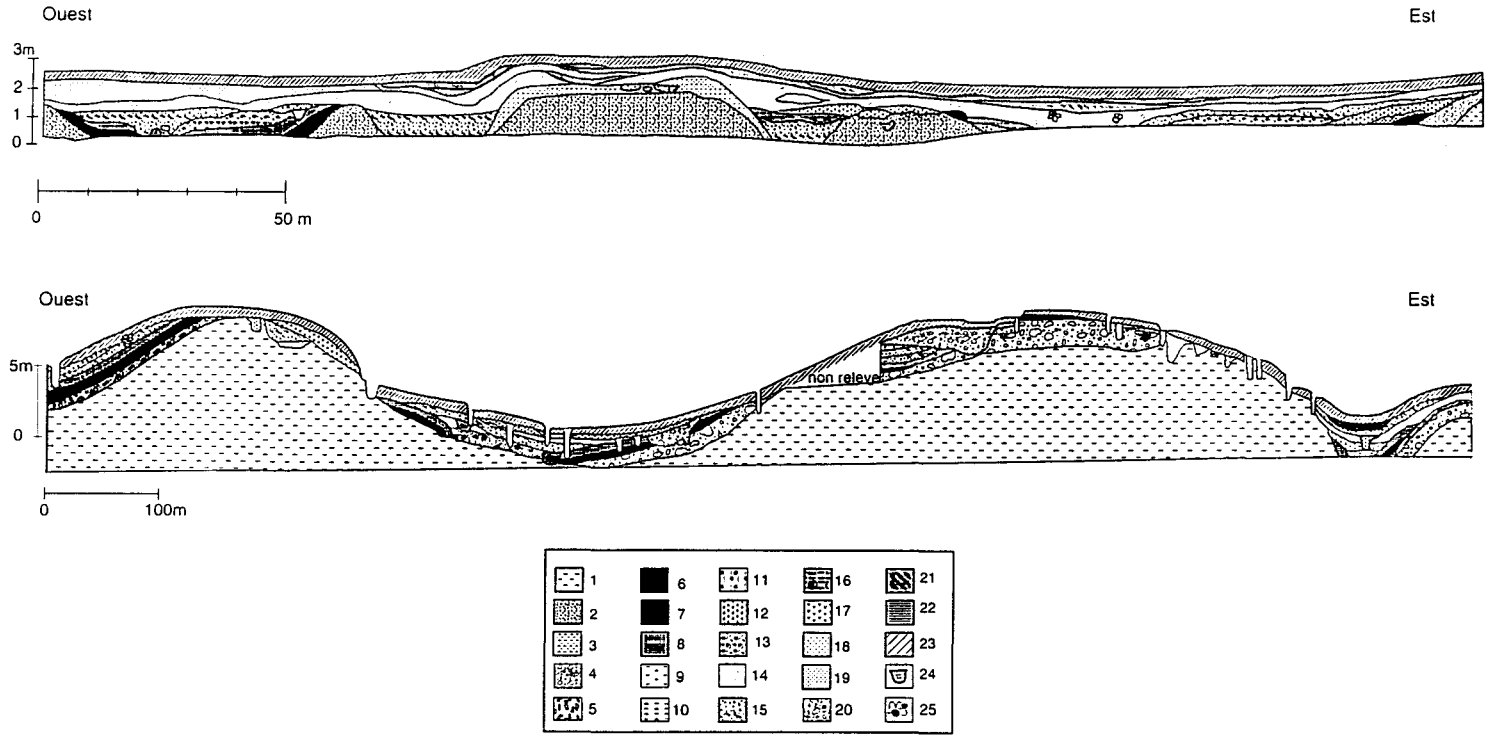


Figure 10.- Exemples de transects continus à travers des cuvettes, des vallons marneux et des cônes de déjection pléistocènes
1- marne aptienne grise, 2- sol brun calcaire à réseau polygonal tardiglaciaire sur colluvion marno-gréseuse, 3- sol ou colluvion brun/vert compact, 4- lentilles graveleuses ruisselées tardiglaciaires intercalées dans 3, 5- sol brun calcaire à nodules carbonatés « steppiques » du début de l'Holocène ? 6- sol brun-noir décarbonaté à nombreux phytolithes, Holocène ancien (7400 à 7000 av. J.C.), 7- sol brun foncé à brun-noir « vertique » sur colluvion de sol brun lessivé à nombreux charbons de bois (néolithique moyen, par extension 5700 BP, en cours), 8- sol gris-jaune hydromorphe développé sur colluvions décarbonatées Néolithique moyen récent (3700 à 3300 av. J.C.), 9 et 10- sol palustre gris sombre riche en coquilles (Néolithique final/Chalcolithique ?), 11- sol brun calcaire bronze à nodules carbonatés, développé sur des colluvions mises en place au cours du Chalcolithique/Bronze ancien (2300 à 1900 av. J.C.), 12- couche d'occupation Bronze final, 13- sol hydromorphe gris moucheté de rouille développé sur des colluvions déposées à l'Age du Fer (700/600 à 300 av. J.C.), 14- sol brun La Tène/Haut-Empire romain, 15- sol calcaire colluvial romain mis en place au milieu de la période romaine, 16- sol brunde prairie humide (Antiquité tardive à Haut Moyen-Age) développé sur les colluvions romaines, 17- perturbations médiévales (XIIème siècle), 18 et 19- sols calcaires colluviaux développés sur des nappes colluviales sableuses bas-médiévales à modernes, 20- alluvions graveleuses « torrentielles » modernes (XV-XIXème siècle), 21- horizons agricoles subrécents, 22- colluvion litée subrécente, 23- horizon agricole actuel, 24- fossés de drainage du Haut-Empire romain (Ier-IIème siècle), 25- drains en pierres modernes

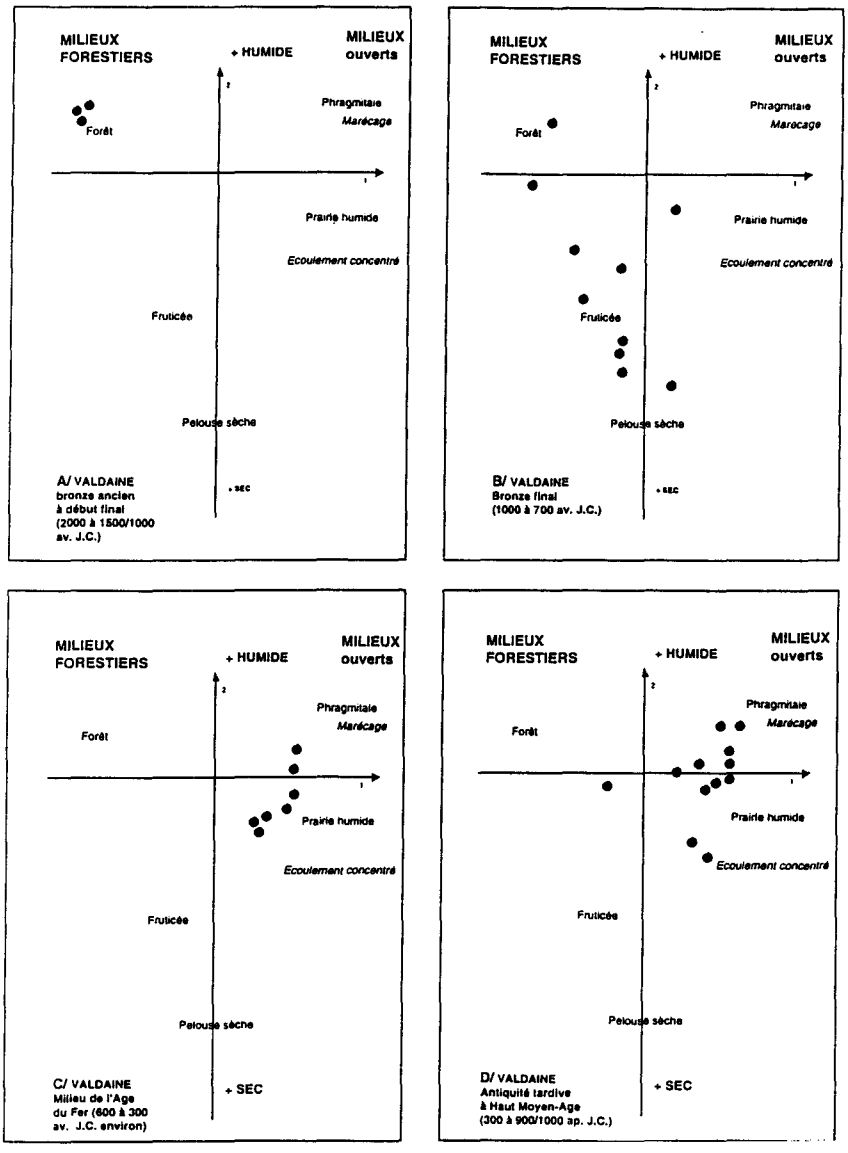


Figure 11.- AFC sur des échantillons malacologiques du bassin valdainais montrant l'évolution des biotopes entre le Bronze ancien/moyen et le Haut Moyen-Age

Remerciements : nous tenons à remercier A. BEECHING , J.L. BROCHIER, J. VITAL pour leur collaboration active tout au long de cette étude; Michel BOIS, Valérie BEL, François VAIREAUX, Claude RAYNAUD et T. ODIOT pour leur aide dans l'identification et la discussion des vestiges gallo-romains, Hélène VALLADAS et Michel FONTUGNE (laboratoire des faibles radioactivités de Gif-sur-Yvette) pour les datations des séquences pédosédimentaires, et Monique CLATOT pour les dessins assistés par ordinateur.

Ces études n'auraient pas pu se développer sans leur intégration dans plusieurs programmes collectifs : l'ATP du CNRS du Centre d'Archéologie préhistorique de Valence : « *Culture et milieux des premiers paysans en moyenne vallée du Rhône* », coordination A. BEECHING et J.L. BROCHIER) et le programme *ARCHAEOMEDES* (« *Understanding the Natural and Anthropogenic Causes of Soil Degradation and Desertification in the Mediterranean Basin* ») financé par le DG XII de la commission européenne (coordination S. VAN DER LEEUW et F. FAVORY).

	4000-2000 BC	3700- 3300BC		2300-1900BC	1800- 1600BC		Bronze -Fer		650- BC		0- AD 100		200 900 - AD	
	N	N	%	N	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Conifère							2	5%			1	2%		
Pinus cf.sylvestris							14	33%			40	68%		
Acer campestre		1	1%											
Buxus sempervirens					35	51%							1	2%
Corylus avellana					17	25%								
cf.Fagus sylvatica							2	5%	2	3%	3	5%		
Feuillu				1			1	2%	4	5%				
Fraxinus cf excelsior							4	10%	8	10%			14	22%
cf.Juglans regia					1	1%								
cf.populus sp.							1	2%			2	3%		
Prunus sp.							2	5%						
Quercus f.c.	2	46	57%	8	15	22%	15	36%	64	82%	11	19%		
Rosacée		4	5%											
Rosacée type Sorbus / Crat													20	31%
Rosacée cf.Sorbus													25	39%
cf.Rosmarinus		1	1%											
cf.Ulmus minor													3	5%
Vitis sp.		1	1%											
Inifdentif.		28	35%	2	1	1%								
Ecorce							1	2%			2	3%	1	2%
Total : 406	**2**	**81**		**11**	**69**		**42**		**78**		**59**		**64**	

Figure 12.- Dénombrement et pourcentages des charbons de bois identifiés dans les transects

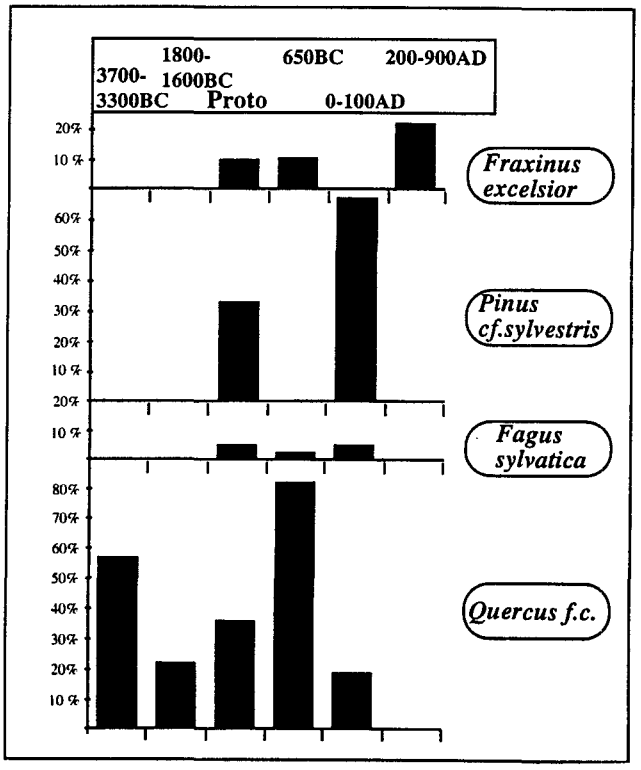


Figure 13.- La Touche : histogramme des quatre principales essences reconnues par l'analyse des charbons de bois (voir figure 12)

BIBLIOGRAPHIE

ARGANT J, 1990, Climat et environnement au Quaternaire dans le bassin du Rhône d'après les données palynologiques. Docum. Lab. Géol. Lyon n°111, 199 p, 29 fig, 18 tab, 11 diag.

BEECHING A, BROCHIER J-L., 1989, Territoire chasséen en Vallée du RHône (à suivre). Pour une stratégie d'archéologie spatiale, Programme pluriannuel en Sciences Humaines Rhône Alpes, Centre d'Archéologie Préhistorique de Valence, 47 p.

BEECHING A, BROCHIER J-L., 1990, Programme culture et milieu des premiers paysans de la moyenne vallée du Rhône après cinq années d'applications. Entre choix stratégiques et réalités de la recherche. Xéme rencontres internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, octobre 1989, Éd. APDCA, Juan les Pins, 137-155

BEECHING A, 1991, Sépultures, territoire et société au Chasséen. L'exemple du bassin rhodanien. Colloque international de Nemours, mai 1989, Mém.du Musée Préhist. d'Ile de France n°4, 47 p.

BEECHING A, BERGER J.F. , BROCHIER J-L et VITAL J, 1995, De l'espace naturel au territoire en moyenne vallée du Rhône, de 9000 à 900 av JC : focalisation sur le bassin valdainais. In Van der Leeuw et Favory, Rapport ARCHEOMEDES (sous presse)

BEECHING A., BERGER J.F. et BROCHIER J.L., 1994, « Exploitation et utilisation des matières premières lithiques dans les bassins du Roubion et de la Drôme : premiers constats », Rapport d'ATP « Archéologie spatiale en moyenne vallée du Rhône (non publié), 58-63

BEECHING A., BERGER J. F., BROCHIER JL, CORDIER F., DUPERRON A., LINOSSIER M., THIERCELIN F., VITAL J., 1997, Le site à ses différentes focales, le cas du site de Montélimar-Gournier (Drôme), Actes du 119ème congrès national des sociétés historiques et scientifiques "L'analyse spatiale des sites du Néolithique à l'Age du Fer", Amiens 1994, (sous presse in CTHS ed.)

BEHRE K.E.,1986, The role of man in European vegetation history. In vegetation history, Huntley B. et Webb T. éd., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 633-672

BERGLUND B.E., EMANUELSSON U., PERSSON S.T. et PERSSON T.H.,1986, Pollen-vegetation relationships in grazed and mowed plant communities of South Sweden. In Behre K.E. éd., Anthropogenic indicators in pollen diagrams, Balkema, Rotterdam/Boston, 37-51

BERGER J-F, 1995, Analyse géoarchéologique de l'impact des systèmes d'occupation humains sur l'évolution morphoclimatique du bassin valdainais (Drôme) à l'Holocène. Thèse de l'Université de Paris I.

BERGER J-F., MAGNIN F. et THIEBAULT S., en préparation, Holocen Landscape evolution in the middle Rhone valley (France) by a paleogeographical, landmollusca and charcoal analysis approach. Soumis pour publication dans Quaternary Research.

BERTRAND G, 1986, Le système et l'élément, Rev. Géogr. Pyr. Sud Ouest, 57, 3, 281-282

BLANDIN P. et LAMOTTE M., 1985, Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In Lamotte M. éd., Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire, Masson, Paris, 139-1621

BOCQUIER G, 1973, Genèse et évolution de deux séquences de sols tropicaux du Tchad. Interprétation biogéodynamiques. Mémoire ORSTOM n°62, Paris, 350p

BOISSON M., 1988, Le climat de la région de Montélimar, Recherches Donzéroises, 1-23

BOREL J.L., 1976, La végétation pendant le Post-glaciaire dans le Jura et les Alpes du Nord. In la Préhistoire française, t.II, 67-73

BORNAND M, 1967, Etude pédologique du bassin valdainais, vallées du Roubion-Jabron-région de Montélimar (Drôme). INRA, S.E.S n°80, 83p

BROCHIER J.L, 1991, Environnement et culture : état de la question dans le sud est de la France et principes d'étude autour du Chasséen de la moyenne vallée du Rhône. Colloque international de Nemours, mai 1989, Mém.du Musée Préhist. d'Ile de France N°4,.315-326

BROCHIER J.L., MANDIER P. et ARGANT J, 1991, Le cône détritique de la Drôme : Une

contribution à la connaissance de l'Holocène du Sud-Est de la France. Quaternaire, 2, 83-99

BROCHIER J.L. et BEECHING A, 1994, Les grottes-bergeries d'altitude des Préalpes du Sud : début de l'élevage, premières transhumances au Néolithique. Rencontres internationales : l'Homme et le mouton dans l'espace de la transhumance, Die 1992.

BROCHIER J.L, CLEMENT P, MANDIER P, ARGANT J et CHAIX L, le cône détritique du Roubion : une contribution à la connaissance de l'holocène du Sud Est de la France, à paraître dans Quaternaire

CHABAL, L. 1991-L'homme et l'évolution de la végétation méditerranéenne, des âges des métaux à la période romaine : recherches anthracologiques théoriques, appliquées principalement à des sites du Bas Languedoc. Thèse de l'Université de Montpellier II, 435P.

COSTE N., GUILAINE J. et REVEL J.C., 1988, Archéologie et pédologie : essai de reconnaissance des territoires d'exploitation autour des sites néolithiques, Bull. de la S.P.F., tome 85, 10-12, 390-411

COURTY M.A, 1990, Environnements géologiques dans le nord-ouest de l'Inde. Contraintes géodynamiques au peuplement humain protohistorique, Doctorat Es Science, Univ. de Bordeaux I, non publié.

DELCOURT H.R. et DELCOURT P.A., 1988, Quaternary landscape ecology : relevant scales in space and time. Landscape ecology, 2, 23-44

DEGARDIN F, 1966, Etude de la dynamique du bassin-versant du lit du Roubion (Drôme). Thèse de 3éme cycle, Université de Strasbourg, 403p

DORIOZ J.M., 1993, Pédogénèse et potentialités agricoles. In Les habitats du lac de Paladru (Isère) dans leur environnement : la formation d'un terroir au XIéme siècle, sous la direction de M. Colardelle et d'E. Verdel, D.A.F., 59-63

FEDELE F., 1981, Un archeologia per la valle Orco, Preistoria alpina e altro, Dematteis éd., Turin, 178p

FEDOROFF N. et COURTY M.A., 1989, Indicateurs pédologiques d'aridification. Exemples du Sahara, Bull. Soc. géol. France, 1, 43-53

FICHES JL., 1989, « l'oppidum d'Ambrussum et son territoire, sous la direction de J-L Fiches, Monographie du CRA n°2, CNRS éd.

FICHES J.L. et FAVORY F., 1994, Les campagnes de la France méditerranéenne dans l'Antiquité et le Haut Moyen Age : études microrégionales, Paris, Document d'Archéologie française 42, 338p

GAUCHER G., 1981, Les facteurs de la pédogénèse. In Traité de pédologie agricole, G. Lelotte éd., 730p

GERRARD A.J., 1990, Soil variations on hillslopes in humid temperate climates, Geomorphology, 3, 225-244

GINOUVES O., JANIN T., VIDAL L. et POUPET P., 1990, Paléosols et structures agraires enfouies : quelques exemples d'approche du paysage rural. In Archéologie et espace, Xéme rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire, Antibes, Oct. 1989, APCDA éd., Juan-les-Pins, 383-418

HIGGS E.S. et VITA-FINZI C.,1972, Prehistoric economies : a territorial approach. In Higgs e.S. éd., papers in economic prehistory, Cambridge University Press, 27-36

HIRSCH F. et VINCENT M., 1964, Etude hydrologique du Jabron - bassin du Roubion, Université de Strasbourg, 169p

KOWALESKA-MARSZALEK H., 1986, L'approche territoriale dans les études de l'habitat

LAHMAR R, 1988, Les sols rouges lessivès sur micaschistes à chlorite ferrifère (grande Kabylie, Algérie). Organisation de la couverture pédologique d'un bassin versant. Altération pédogénèse, morphogénèse. Thèse de doctorat de 3éme cycle, Université P. et M. Curie, Paris, 216p

LORENCHET DE MONTJAMONT M., 1979, Feuille géologique de Montélimar, notice de 35p

LUNDSTROM-BAUDAIS K. et MIGNOT C., 1993, Le milieu végétal au XIéme siècle: macrorestes et paléosemences. In Les habitats du

lac de Paladru (Isère) dans leur environnement : la formation d'un terroir au XIéme siècle, sous la direction de M. Colardelle et d'E. Verdel, D.A.F., 77-97

MAGNIN F., 1991, Mollusques continentaux et Histoire quaternaire des milieux mediterranéens (sud-est de la France, Catalogne), Thèse de doctorat de 3éme cycle, Université d'Aix-Marseille II, 342p

MANDIER P, 1984, Le relief de la moyenne vallée du Rhône au Tertiaire et au Quaternaire. Essai de synthèse paléogéographique. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Lyon II, Tome 1: 654p, tome II : 216p et tome III : planches et cartes hors texte

ODIOT T., 1994, La viticulture romaine dans le Tricastin, Table-ronde sur les structures agraires, Aix-en-Provence, non publié

PETREQUIN P., LAMBERT G. et RICHARD H., 1983, Périodicité de l'habitat néolithique et rythmes agricoles, l'Anthropologie, Paris, 87, 3, 393-411

PETREQUIN P., 1992, Le lac de Chalain et la structuration d'un terroir du Néolithique à l'Age du Fer. In l'habitat et l'occupation du sol à l'Age du Bronze en Europe, Actes du colloque international de Lons-le-Saunier, Paris, éd. du comité de travaux historiques et scientifiques, 227-257

PY M., 1993, Les gaulois du midi : de la fin de l'Age du Bronze à la conquête romaine, Hachette éd., 288p

ROGER J.,1977, Paléoécologie, Collection d'écologie 10, Masson, 170 p

ROUDIL J.L., 1972, L'Age du Bronze en Languedoc oriental, Mémoire de la Société Préhistorique Française, tome 10, 300p, 108 fig.

SOMME J., 1990, Enregistrements - réponses des environnements sédimentaires et stratigraphiques du Quaternaire. Exemples d'Achenheim (Alsace) et de la Grande Pile (Vosges), Quaternaire, volume 1, 1, 25-33

STUIVER M. et REIMER P.J., 1993, Extended 14C data base and revised calib 3.0 14C age calibration program, Radiocarbon, 35, (I), 215-230

THIEBAULT S,1988, L'homme et le milieu végétal : analyses anthracologiques de six gisements des Préalpes au Tardi et au Postglaciaire. Documents d'Archéologie Française n°15, 111 p.

THIEBAULT S. in Binder D., en préparation, monographie du site néolithique de Giribaldi (Alpes-maritimes), CNRS éd.

THIEBAULT, S., VERNET J.-L.1993 - Végétations méditerranéennes et civilisations préhistoriques : le cas de Font-Juvénal. Bulletin de la Société Botanique de France, Actualités botaniques 1992-2/3/4-actes du colloque « Les charbons de bois, les anciens écosystèmes et le rôle de l'Homme ». pp. 441-451

VERNET J.L. et THIEBAULT S., 1987, An approach to northwestern Mediterranean recent prehistoric vegetation and ecologic implications. Journal of Biogeography, 14, 117-127

VIGNE J.D., 1995 sous presse, La faune de vertébrés du Laouret (floure, Aude; Bronze final III/A) : une gestion des ressources animales à large spectre. In Monographie du site du Laouret, sous la direction de J. Gasco

VITAL J.,1990, La dynamique du Bronze moyen dans la vallée du Rhône : nature et impact des courants exogènes. 113ème congrès des sociétés savantes, Strasbourg, Pré-Protohistoire, Dynamique du Bronze moyen, 305-329

VITAL J, 1990, Protohistoire dans le Défilé de Donzère. L'Age du Bronze dans la Baume des Anges (Drôme). Document d'Archéologie Française n°28, Paris, 152 p., Editions de la Maisons des Sciences de l'Homme

VITAL J.,1992 (sous presse), Etat des travaux sur l'Age du Bronze ancien mediorhodanien, Colloque CTHS, « Fondements techniques, économiques et sociaux du Bronze Ancien », Clermont-Ferrand

VIVAS L, 1965, Etude hydrologique du bassin du Roubion, Thèse de 3éme cycle, Université de Strasbourg, 169 p

Ecologia Mediterranea publie des travaux de recherche originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes, à l'exception des milieux marins. La revue exclue les articles purement descriptifs ou de systématique. Ecologia Mediterranea privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie des populations, écologie génétique, écologie du paysage, écologie microbienne, écologie végétale et animale, écophysiologie, paléoclimatologie, paléoécologie.

La revue accepte également la publication d'actes de colloques, d'articles de synthèse, de notes méthodologiques, de comptes-rendus d'ouvrages, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans Ecologia Mediterranea.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet, ou à des membres du Comité de Rédaction, ou aux Editeurs. La décision finale d'accepter ou refuser un article relève des Editeurs. L'article proposé doit être envoyé en triple exemplaire à l'adresse de la revue. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé au secrétariat de la revue, sous 3 mois, imprimé en un exemplaire et informatisé (disquette 3.5", si possible PC et au format Word 7 ou .RTF). Les auteurs devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé et le texte informatisé. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai. Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés aux Editeurs.

Texte

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais, mais les travaux en espagnol ou en italien sont aussi acceptés. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux. L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots-clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion. En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numéroter les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots « soulignés » est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (: ; ? !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

Auteurs

L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

Résumés, mots-clés et version abrégée

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1000 mots (environ une page). Le nombre de mots-clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

Bibliographie

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues doivent être utilisées (sauf en cas de doute). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement.

Abréviations, nomenclature et mots latins

L'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, *etc.*), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

Figures et tableaux

Les figures et tableaux (précédés des légendes correspondantes sur une feuille séparée) doivent être remis séparément du texte, prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 x 22 cm ou 8 x 22 cm). Tous les documents devant être insérés dans le texte doivent être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant et légendés. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

Tirés-à-part

Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. Des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus à la demande : ils seront facturés.

SOMMAIRE

Avant-propos 1

M. BARBERO.- Ecologie du paysage : expression synthétique des hétérogénéités spatio-temporelles et fonctionnelles 3

Modèles biologiques et écologie du paysage

P. ROCHE.- Espace et modèles en écologie du paysage 7

G. PAILLAT et A. BUTET.- Utilisation par les petits mammifères du réseau de digues bordant les cultures dans un paysage poldérisé d'agriculture intensive 13

S. PETIT et F. BUREL.- Mesures et influence de l'isolement spatial sur la distribution des carabiques forestiers dans un réseau bocager 27

G. MENNECHEZ et P. CLERGEAU.- Analyse de la sélection du site de nid par l'étourneau *Sturnus vulgaris* au niveau du paysage 37

F. DUBS et F. BUREL.- Distribution spatiale des passereaux nicheurs dans un paysage bocager. Recherche de variables explicatives 47

L. CHENAVIER, J.J. BRUN, P. DELCROS et J.L. GROSSI- Effets de la structure du paysage sur l'activité de frottage du chevreuil (analyse de la répartition des frottis) 55

Intégration des activités humaines

J. BAUDRY.- Quelle place pour les activités humaines dans la recherche en écologie du paysage ? 69

C. THENAIL, N. MORVAN, C. MOONEN, D. LE COEUR, F. BUREL, et J. BAUDRY.- Le rôle des exploitations agricoles dans l'évolution des paysages : un facteur essentiel des dynamiques écologiques 71

S. DIQUELOU et F. ROZE.- Effets de l'intensification de l'agriculture et de la déprise agricole sur la dynamique paysagère en Bretagne intérieure 91

L. DIDIER et J.J. BRUN.- Reboisements de protection et sous-utilisation des alpages : impacts écologiques et paysagers. Exemple de la série r.t.m. de la Grollaz, moyenne Maurienne, Alpes françaises du Nord 107

F. ROMANE et L. VALERINO.- Changements du paysage et biodiversité dans les châtaigneraies cévenoles (sud de la France 121

Vers une paléoécologie du paysage

C. CARCAILLET.- Evolution de la végétation pendant l'Holocène dans la haute vallée de la Maurienne (Alpes du Nord-Ouest) : un programme multidisciplinaire de paléoécologie du paysage. 131

J.F. BERGER, F. MAGNIN, S. THIÈBAULT, et J. ARGANT Essai de paléoécologie d'un paysage : le bassin valdainais (Drôme, France) à l'Holocène 145