



HAL
open science

Les échelles d'espace et de temps en écologie de la restauration

Jacques Baudry

► **To cite this version:**

Jacques Baudry. Les échelles d'espace et de temps en écologie de la restauration. Revue d'Écologie (La Terre et La Vie) , 2002, Sup9, pp.149-159. <hal-03530068>

HAL Id: hal-03530068

<https://hal.science/hal-03530068v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

LES ÉCHELLES D'ESPACE ET DE TEMPS EN ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION

Jacques BAUDRY¹

SUMMARY

Scale is an issue of increasing importance in ecology. Many phenomena are perceived differently according to the size (area, duration) and the grain (elementary unit of observation) of analysis. Various fields of ecological research deal with scale issues: hierarchy theory, landscape ecology, population biology. Hierarchy theory introduced the concepts of level of organization and of control of upper levels upon lower ones. Landscape ecology emphasizes the spatial effects and movements across spatially heterogeneous areas. In population biology, the concept of metapopulation stresses the phenomena of extinction and recolonization in favourable habitats. Restoration ecology could largely benefit taking scale issues into account. The geometry of the site under restoration affects the incoming of new species as well as the number of species that can thrive in. This is demonstrated for gravel pits. Forest dynamics depends upon past management at the site scale as well as the landscape scale for the maintenance of a diversity of species. Time is crucial for several aspects: the pace of colonization, the order of species arrival, the recurrence of disturbances, and climatic changes. The conclusion is that for any restoration a multiple scale analysis of the site and its surroundings is required, as well as an evaluation procedure that permits to understand trajectories of changes.

RÉSUMÉ

Les questions sur la variation de la perception des phénomènes écologiques selon les échelles d'analyses spatiale et temporelle deviennent de plus en plus nombreuses. Elles concernent à la fois l'étendue (surface, durée) de l'analyse et la résolution (taille de l'unité élémentaire). Divers champs de l'écologie abordent ces questions : écologie du paysage, théorie de la hiérarchie, biologie des populations. En écologie de la restauration, on constate de nombreux phénomènes de dépendance d'échelle, allant de l'effet de la taille des gravières abandonnées sur le nombre d'espèces présentes, à la distance entre sites à restaurer et source de graines. Le rythme des perturbations, comme les inondations ou l'évolution des tendances climatiques, sont aussi des facteurs importants des trajectoires de restauration.

¹ Institut National de la Recherche Agronomique, SAD-Armorique, CS 84215, 65, rue de Saint-Brieuc, F 35042 Rennes Cedex. E-mail : jbaudry@roazhon.inra.fr

INTRODUCTION

Depuis deux décennies, le mot « échelle » est un mot clé d'une importance grandissante dans les travaux d'écologie (Allen & Starr, 1982). Ce phénomène a une double origine, d'une part la reconnaissance du rôle de l'espace dans les dynamiques écologiques, d'autre part, les apports de la théorie de la hiérarchie. Bien souvent ces deux aspects peuvent être confondus, car la différenciation des structures spatiales génère des différences entre niveaux d'organisation.

L'objectif de cet article est double : 1) présenter une revue succincte des travaux sur le sujet et 2) regarder en quoi ils sont utiles, voire indispensables, dans la conception d'une opération de restauration, de recréation de nature. Les travaux du programme « Recréer la Nature » (Chapuis *et al.*, 2001) sont, autant qu'il est possible, source d'illustration des concepts.

LA QUESTION

Prendre en compte les échelles d'espace et de temps, c'est se poser la question suivante : « Quand nous menons une opération de restauration, dans quelle mesure la dynamique que nous mettons en œuvre est-elle liée à la taille du site, du paysage environnant et à son histoire et à l'évolution de son environnement ? Comment cela doit-il être pris en compte dans l'évaluation de l'opération ? ». Si le site à restaurer est totalement autonome, à l'abri de toute influence de son environnement paysager, on peut penser que son évolution est facilement prévisible à partir des conditions créées par la restauration. Cette posture de recherche représentant les sites autonomes a longtemps été celle des travaux sur les successions végétales réalisés à partir d'observations synchroniques. Dans cette démarche le postulat est que la composition floristique à un moment donné permet de prédire la composition ultérieure, sans connaissance sur les sources potentielles de nouvelles espèces. Ce point de vue postule aussi une évolution vers un état d'équilibre ; il n'est plus tenable au regard des travaux empiriques récents qui montrent à la fois l'importance de l'environnement comme source de graines ou d'individus colonisateurs, et des perturbations internes dans les dynamiques écologiques. C'est ainsi que les questions d'échelles sont cruciales pour la gestion des écosystèmes (Gordon *et al.*, 1997).

LES DÉFINITIONS : ÉCHELLE ET NIVEAU D'ORGANISATION

Il s'agit d'un point délicat tant les définitions semblent varier, d'autant que « petite » et « grande » échelles ont en géographie, et dans le sens commun, des significations inverses. En géographie « échelle » désigne, comme en modélisme, le rapport entre la grandeur sur le terrain (ou l'objet « grandeur nature ») et la grandeur sur la carte (ou le modèle réduit). Ainsi l'échelle d'une carte au 1/25 000^e est plus grande que celle d'une carte au millionième alors que l'espace couvert est plus petit dans le premier cas. En écologie, « échelle » réfère aussi à la résolution des observations ou grain (observation sur 1 m² ou 1 km², tous les jours ou tous les mois). Si l'unité spatiale ou temporelle est petite, on parle de grain fin, ou de grain grossier si elle est grande. L'étendue varie aussi dans l'espace (une parcelle, une région) et le temps (observations sur une année, une décennie). En règle générale, tout comme en cartographie, l'étendue et le grain sont corrélés : des observations

sur un espace de quelques hectares sont faites avec une résolution plus fine que sur une région, mais pas toujours.

On trouve dans la littérature scientifique deux façons de définir les niveaux d'organisation. Selon Allen (1998), les niveaux d'organisation sont des objets construits par l'observateur, préalablement à l'observation. Les objets « individu », « population », « peuplement », « paysage » sont de telles constructions, indépendantes des échelles d'observation. Un individu peut être de la taille d'une puce ou d'un éléphant. Les niveaux d'organisation sont construits de façon à ce que les individus soient inclus dans les populations dont l'assemblage constitue un peuplement.

Pour d'autres auteurs (Krummel *et al.*, 1987), la distinction entre niveaux d'organisation émerge des relations de dépendance d'échelle : à un changement de pente dans une relation du type « intensité d'un phénomène/grain d'analyse » correspond un changement de niveau d'organisation. Ainsi, lors de l'analyse de la végétation d'une petite région, le gradient d'humidité du sol peut être le meilleur facteur explicatif de la diversité observée. En étendant le domaine d'investigation à la région, le climat peut devenir le premier facteur explicatif.

LES CHAMPS DE LA THÉORIE ÉCOLOGIQUE IMPLIQUÉS DANS LES QUESTIONS D'ÉCHELLE

Dans le développement de l'écologie au cours du XX^e siècle, quelques auteurs ont pris en compte une dimension spatiale dans leurs travaux. Watt (1947) a sans doute été le premier à décrire les cycles écologiques de la hêtraie et de la callunaie en montrant que les différents stades forment une mosaïque. Mais il a fallu attendre les biogéographes (Mac Arthur & Wilson, 1967) et leur théorie sur la richesse en espèces des îles, la théorie biogéographique des îles, pour que l'espace géographique soit pris comme variable explicative de la richesse spécifique. Ceci n'est guère étonnant puisque la dimension spatiale est essentielle en biogéographie. Cette théorie prévoit que plus les îles sont grandes et proches des continents plus elles sont riches en espèces et plus elles sont petites et éloignées, plus elles sont pauvres. Cette richesse est contrôlée par des mécanismes d'émigration et d'extinction. C'est en appliquant cette théorie aux « îles » boisées en milieu continental que Forman *et al.* (1976) ont donné une impulsion importante à l'écologie du paysage qui se développait aussi en Europe dans une perspective appliquée à l'aménagement du territoire (Burel & Baudry, 1999 ; Forman, 1995). Cette vision de la fragmentation peut apparaître simpliste avec le recul (Villard, 2002), elle a cependant impulsé une réelle approche spatiale des habitats.

Parallèlement, Levins (1970) qui observait que des habitats potentiels de certaines espèces peuvent être vacants à certains moments et occupés à d'autres, a forgé le concept de métapopulation. Ceci correspond à des dynamiques de population mettant en relation ces habitats occupés par des populations distinctes et entre lesquels ont lieu des phénomènes de recolonisation, donc de flux d'individus qui viennent compenser les extinctions locales. Cette théorie connaît un grand développement en biologie de la conservation pour ses implications à la fois écologiques et génétiques. Cette théorie implique que 1) les habitats, même éloignés, doivent être situés dans un contexte spatial qui permet les migrations d'individus et 2) l'évaluation de la survie des populations doit être faite sur une période suffisamment longue pour que les extinctions/colonisations soient perçues.

La théorie de la hiérarchie a aussi une origine distincte, venant des travaux sur les systèmes complexes. Elle a été introduite en écologie par Allen et Starr (1982).

Cette théorie peut être schématisée par ses prévisions. Pour les entités de niveau inférieur, les entités englobantes dans la hiérarchie peuvent : 1) constituer un contexte fonctionnel, 2) exercer un contrôle, 3) être une contrainte, 4) avoir une constante de temps plus lente, 5) être constituées d'entités élémentaires, 6) être moins cohérentes.

LA PRISE EN COMPTE DE L'ESPACE

Deux aspects sont à prendre en considération : la géométrie du site (taille, forme) et les possibilités de relations spatiales fonctionnelles avec d'autres sites dans le paysage. Ce dernier aspect renvoie au concept de connectivité. La connectivité dépend également des caractéristiques des espèces animales et végétales prises en compte, en particulier de leur mode de locomotion ou de dispersion et des caractéristiques du paysage, de sa perméabilité aux mouvements considérés (Moi-lanen & Hanski, 2001 ; Tischendorf & Fahrig, 2000). Les mouvements des animaux peuvent avoir plusieurs finalités, depuis ceux liés aux activités quotidiennes de nourrissage, aux déplacements qui assurent la présence des individus dans les milieux nécessaires à la réalisation du cycle de vie, jusqu'aux mouvements de colonisation de nouveaux habitats. Senft *et al.* (1987) ont donné une description de ces mouvements chez les grands herbivores, organisée dans le cadre de la théorie de la hiérarchie.

LA GÉOMÉTRIE DU SITE

Deux composantes interviennent : la taille et la forme. La relation aire/espèces montrant une augmentation du nombre d'espèces observées en fonction de la surface observée est ancienne (Arrhenius, 1921). On en trouvera de multiples exemples dans Rosenzweig (1995). Cette relation a été utilisée, notamment en écologie végétale, pour déterminer « l'aire minimale » à observer pour échantillonner un milieu, plutôt que pour étudier les effets de la taille des milieux sur la diversité spécifique. C'est pourtant, comme nous l'avons vu plus haut, un enseignement important de la théorie biogéographique des îles. Kareiva & Andersen (1988) ont répertorié la taille des échantillons utilisés pour les travaux en écologie et le nombre de réplicats. A cette époque, la plupart des échantillons avaient une taille inférieure à un mètre carré. Il n'a trouvé aucune réplification pour les échantillons de plus de 100 m².

La forme détermine le ratio entre la surface et le périmètre et ainsi deux effets écologiques potentiels : les interactions avec les éléments voisins (plus le périmètre est important, plus elles sont nombreuses) et « l'effet de lisière » (plus le ratio périmètre sur surface est important, plus la surface soumise aux effets des éléments adjacents est importante). Ainsi, la surface « intérieure », à l'abri des interactions avec le voisinage immédiat, qui est celle que l'on souhaite avec toutes les caractéristiques du site à restaurer, est liée à la géométrie du site. On voit là, tant pour l'évaluation de l'état initial (au moment de la restauration) que de l'évolution, qu'il faut échantillonner en prenant ces effets lisières en compte. Les travaux de Frochot (2000) sur les plans d'eau des carrières et gravières abandonnées mettent en évidence une forte corrélation entre la superficie et la richesse en oiseaux nicheurs. Les deux milieux ont une courbe de réponse différente. Cette richesse est affectée négativement par le taux de boisement environnant.

LES INTERACTIONS AVEC LES AUTRES ÉLÉMENTS DU PAYSAGE

Schématiquement trois types d'interactions avec des éléments tant lointains qu'adjacents peuvent être distingués : 1) des effets de supplémentation avec des milieux similaires dans lesquels des animaux vont trouver des ressources supplémentaires pour le développement des individus et des populations ; 2) des effets de complémentation ; c'est le cas quand d'autres milieux sont nécessaires à l'accomplissement du cycle de vie d'une espèce, l'exemple le plus important étant celui des espèces migratrices ; 3) des effets de colonisation ; ils peuvent être de deux ordres : la colonisation de milieux favorables nouvellement apparus et les processus de recolonisation/extinction dans le cadre de la dynamique des métapopulations.

Millot (2000) montre que la restauration biologique des boisements implantés pour lutter contre l'érosion au XIX^e siècle nécessite une reconnexion du paysage pour la dissémination des graines et l'enrichissement des boisements. Cependant, cet enrichissement n'est possible que s'il y a, simultanément, modification des conditions locales (ouverture des boisements). Pour Alard (2000), qui travaille sur les pelouses calcicoles, l'absence d'une espèce en un lieu donné, *a priori* favorable, peut être due soit à l'histoire du lieu, soit à l'éloignement des sources de graines.

LA DÉPENDANCE D'ÉCHELLE

Les travaux récents font apparaître que l'intensité de nombreux phénomènes varie avec l'échelle d'analyse. C'est le principe de base du développement de la géométrie fractale (Mandelbrot, 1984). L'exemple le plus popularisé est celui de la variation de la longueur de la côte bretonne selon l'échelle de la carte utilisée ; plus l'échelle géographique est grande, plus la longueur mesurée est grande. Le même phénomène est observable pour les séries temporelles. Ainsi, la vitesse de changement de l'utilisation des terres varie aussi avec la taille du territoire étudié et le pas de temps pris en compte (Baudry, 1992). Les changements apparaissent plus lents pour les grands territoires et les grands pas de temps que pour les petits territoires et les pas de temps restreints.

Actuellement les travaux à caractère méthodologique (Suarez Seoane & Baudry, 2002) montrent qu'il est possible d'établir un lien entre la finesse de description des milieux et le grain de perception des espèces. Une description plus fine est nécessaire pour les espèces à grain fin. Ceci peut avoir des applications pour la récolte d'informations que ce soit lors de l'établissement des états initiaux ou des évaluations. Des travaux de terrain essaient de mettre en évidence les échelles spatiales de réponse des individus et populations de différentes espèces à la structure des paysages (Kie *et al.*, 2002 ; Lindenmayer *et al.*, 2002). Kie *et al.* (2002) montrent que la corrélation entre l'hétérogénéité de l'habitat et la taille du territoire du Cerf mulot (*Odocoileus hemonius*) varie selon le grain de l'analyse, elle est plus élevée pour les grains grossiers (1 000 et 2 000 m) et devient insignifiante pour les grains fins (250 m). Ceci devrait déboucher sur la définition d'unités spatiales fonctionnelles correspondant à une ou des structures de la mosaïque paysagère. Dans tous ces cas, il y a dépendance d'échelle. La quantité observée ne vaut que par rapport aux échelles d'observation.

La géométrie fractale a été utilisée pour évaluer l'espace disponible pour les diverses espèces d'un milieu en fonction de leur taille ou de leur rayon d'activité (Hastings & Sugihara, 1993 ; Milne, 1997). Morse *et al.* (1985) étudient l'utilisa-

tion des branches d'arbustes par les arthropodes. Ils mesurent dans quelle proportion les plus grosses espèces disposent de moins d'espace que les petites. Actuellement, les travaux dans ce domaine sont restreints.

La prise en compte des échelles d'espace et de temps vient ainsi d'interrogations diverses des chercheurs. Malgré des efforts importants (Levin, 1992 ; Peterson & Parker, 1998), nous ne sommes par encore au stade d'une théorie unifiée.

LA PRISE EN COMPTE DU TEMPS

Quatre aspects sont à prendre en compte : le passé, les évolutions futures, les phénomènes cycliques et les différentiels de vitesse entre processus. Les systèmes écologiques ont une mémoire qui se traduit par des états physico-chimiques du sol, la banque de graines, etc. Toutes variables qui peuvent influencer les dynamiques futures. Cette mémoire constitue avec les conditions climatiques de l'année de restauration, les travaux faits, les « conditions initiales ». Du fait de la forte dépendance des dynamiques écologiques aux conditions initiales, les trajectoires d'évolution de ces systèmes sont difficilement prévisibles. Les recherches qui ont suivi le grand incendie du parc national de Yellowstone aux Etats-Unis ont bien mis ce phénomène en évidence. Christensen *et al.* (1989) en concluent : « Nous avons assez appris pour savoir que les paysages sauvages ne sont pas prédestinés à avoir une configuration particulière ».

Dans le cas des carrières étudiées par Frochot (2000), il note une chute de la diversité en oiseaux nicheurs une dizaine d'années après l'abandon. Pour les plantes aquatiques, la richesse reste faible (3 à 5 espèces) et stable, pour les gravières situées hors champ d'inondation. Lorsque les inondations peuvent perturber le milieu, la richesse spécifique est supérieure (jusqu'à 12 espèces). La prise en compte du régime de perturbation spécifique aux paysages ou à leurs éléments est récente, mais s'avère essentielle pour la gestion des écosystèmes. Gordon *et al.* (1997) recommandent, dans le suivi de la gestion, de prendre en compte à la fois des variables lentes (climat, par exemple) et des variables rapides (croissance des plantes) pour appréhender les perturbations aux différentes échelles.

Trois exemples permettent d'illustrer ce point. Dinger & Bédécarrats (2000) ont établi que l'ordre d'arrivée des espèces végétales dans une succession sur piste de ski est un facteur important de la restauration du tapis végétal. Il apparaît que les espèces zoochores arrivent avant les anémochores. Pour Millot (2000), la différenciation entre hêtraies (forêts anciennes) et pinèdes à pin sylvestre (recolonisation spontanée de pâturages abandonnés) n'est expliquée que par la prise en compte de l'histoire des boisements. Elle différencie les boisements anciens de ceux issus des opérations de Restauration de Terrains en Montagne, entrepris au XIX^e siècle. Sur des pas de temps plus courts, la fréquence de fructification du chêne pubescent et du hêtre (tous les 5 à 10 ans) doit être intégrée pour comprendre les phénomènes de régénération. Il peut s'écouler plusieurs décennies avant que celle-ci soit effective. Dans les îles subantarctiques (Chapuis, 2000), la recolonisation par les espèces endémiques après suppression du pâturage qui favorise les espèces introduites se fait en deux temps. D'abord une colonisation par des graines venant de zones non accessibles au pâturage, ou par la mer, puis colonisation à partir de ces pieds mères. Donc, dans un premier temps, ce sont les interactions entre éléments du paysage qui dominent, puis vient ensuite la dynamique interne.

LES STRUCTURES ORGANISÉES HIÉRARCHIQUEMENT

Les diverses études de cas mentionnées ci-dessus peuvent être modélisées comme systèmes hiérarchiquement organisés. Les propriétés intrinsèques du site restauré (superficie, état du sol, de la végétation), son environnement immédiat (le paysage, comme source de propagules ou de perturbations), jusqu'à son environnement climatique exercent un ensemble de contrôles sur les dynamiques écologiques. Il apparaît aussi que les niveaux les plus englobant agissent à des vitesses lentes, mais ils contraignent le plus les trajectoires d'évolution. Les plans d'eau des gravières isolées ont une végétation qui évolue différemment de celle des gravières soumises à inondation. L'évolution du climat peut faire que l'évolution de la végétation des îles Kerguelen échappe aux activités de restauration. Les travaux de Chauvis (2000) et de ses collègues dans ces îles, appuient cette hypothèse. Les espèces introduites d'Europe, mieux adaptées au climat tempéré que les espèces locales, ont un développement plus rapide que ces dernières et les dominent dans les conditions particulières de ces dernières années, caractérisées par des températures élevées et surtout par des déficits hydriques importants. Les espèces locales ne peuvent alors se réimplanter que difficilement.

En Normandie, Alard (2000) et ses collègues ont mis en place un dispositif d'observation des pelouses calcaires visant à mettre en évidence des niveaux d'organisation structurés hiérarchiquement. De la tache de végétation au paysage, ils font ressortir les processus contrôlant la dynamique de la végétation : 1) tache de végétation (germination), 2) parcelle (compétition), 3) mosaïque d'habitats (milieu physique), 4) paysage (flux de propagules). Ils constatent que dans les pelouses normandes, les différents compartiments de la biodiversité (flore, faune du sol) ne réagissent pas à la même vitesse. Cette organisation hiérarchique des systèmes écologiques permet la réhabilitation par « self design » expérimentée avec succès par Grillas (2000) dans les zones humides fluviales de Camargue. Cette approche utilise les interactions spontanées entre les éléments voisins (apports d'eau) pour recréer les zones humides.

HIÉRARCHIES ÉCOLOGIQUES ET HIÉRARCHIES DÉCISIONNELLES

Les paysages sont décomposables en entités écologiques fonctionnelles et sont régis par des entités décisionnelles, allant du propriétaire ou des propriétaires des lieux à restaurer, jusqu'aux directives européennes. L'importance des échelles spatiales en écologie fait qu'il faudrait contrôler les fonctionnements écologiques au-delà du site à restaurer. Ce fait n'est guère pris en compte jusqu'à présent. Cela suppose d'introduire une itération entre les études écologiques et les négociations de mise en place du programme de restauration de façon à prendre en compte à la fois la disponibilité des sites et les espaces fonctionnels pour délimiter le site à restaurer.

CONCLUSION

Ces questions d'échelles constituaient l'un des axes du programme de recherche ; elles apparaissent essentielles pour concevoir et évaluer des opérations de restauration écologique. Ceci a des conséquences pratiques importantes. La pre-

mière est qu'un gestionnaire ne peut espérer contrôler entièrement l'évolution du site dont il a la charge. La seconde, immédiate, est qu'une opération de restauration suppose une connaissance de l'état initial du site, mais aussi de son environnement pour déterminer les sites potentiels dans le paysage, ainsi que les régimes de perturbation. Ces phénomènes de dépendance d'échelle présentent aussi un avantage important : une réserve ou un site à restaurer ne correspond qu'à un élément d'un ensemble régional. Par conséquent, une politique de gestion de la biodiversité ne peut reposer que sur un réseau de réserves. La restauration, la gestion doivent être généralisées, la ségrégation des territoires (protégé/non protégé), qui est souvent commode, risquant en fait de ne pas permettre d'atteindre les objectifs de protection.

Au plan pratique, ces travaux doivent contribuer à une avancée dans les méthodologies de la restauration, au niveau de la conception du projet et du suivi d'évaluation. La figure 1 propose un cadre spatio-temporel des analyses. Au niveau de la conception, la phase de diagnostic peut prendre en compte ces questions d'échelle de plusieurs façons.

Dans la définition des objectifs de restauration : compte tenu du site possible de restauration, quelles sont les espèces et les processus que l'on peut raisonnablement « restaurer », en fonction de la superficie et du contexte paysager ? Les habitats disponibles assurent-ils la survie de populations ou métapopulations ? A ce stade, il faut aussi définir les unités écologiques fonctionnelles qui englobent le site (sources de graines, individus, nutriments, polluants).

Dans l'évaluation écologique : comment prendre en compte la variabilité potentielle du milieu après restauration et construire un référentiel en étudiant une grande diversité de situations ? Il faut, dès le début de l'opération, proposer un échéancier des pas de temps de l'évaluation des résultats de la restauration, en explicitant la suite des processus attendus (colonisation, compétition, etc.).

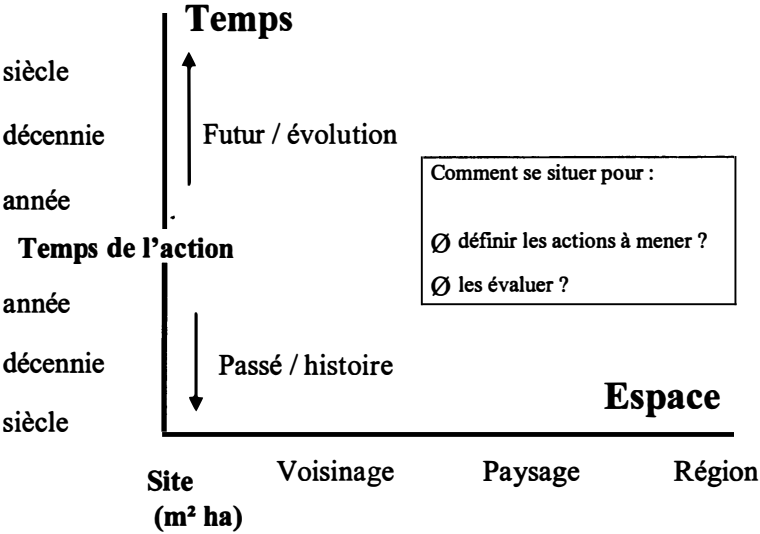


Figure 1. — Les échelles d'espace et de temps à prendre en compte.

Recherche et action : la restauration de milieux est une activité pratique qui doit s'appuyer à la fois sur des connaissances scientifiques stabilisées et de l'expertise. Cette activité peut aussi avoir des retombées scientifiques, si de bons protocoles en ont permis la conception et le suivi. Le mise au point faite dans cet article montre aussi que la recherche est utile parce qu'elle produit de nouveaux concepts et théories qui ne sont pas nécessairement immédiatement applicables. Les travaux sur les métapopulations, les structures hiérarchiques ont d'abord reposé sur la modélisation. La science n'a pas seulement des applications par ce qu'elle répond aux interrogations des gestionnaires, mais aussi parce qu'elle fournit de nouvelles représentations des systèmes écologiques. La mise au point de O'Neill (2002) sur le concept d'écosystème illustre bien ce point. Il y discute tous les problèmes scientifiques liés à la notion d'écosystème et propose un nouveau paradigme intégrant les notions d'échelles, de perturbation, les activités humaines, pour constituer un nouveau cadre d'analyse qui permet de prévoir les évolutions écologiques. Dans ce nouveau cadre, la gestion, la restauration des écosystèmes seront menées de façon différente.

REMERCIEMENTS

Je remercie le conseil scientifique du programme Recréer la Nature (Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement) pour son invitation à écrire cet article. Les remarques de J.L. Chapuis et de deux lecteurs anonymes ont permis d'améliorer le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ALARD, D. (2000). — *Déterminisme et restauration de la biodiversité des écosystèmes calcicoles dans la moitié nord de la France (Normandie et Lorraine)*. Programme « Recréer la Nature », MATE, Université de Rouen.
- ALLEN, T.F.H. (1998). — The landscape « level » is dead : persuading the family to take off the respirator. Pp. 35-54, in : D.L. Peterson & V.T. Parker (Eds). *Ecological scale : Theory and applications*. Columbia University Press, New-York.
- ALLEN, T.F.H. & STARR, T.B. (1982). — *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press.
- ARRHENIUS, O. (1921). — Species and area. *J. Ecol.*, 9 : 95-99.
- BAUDRY, J. (1992). — Dépendance d'échelle d'espace et de temps dans la perception des changements d'utilisation des terres. Pp. 101-113, in : P. Auger, J. Baudry & F. Fourmier (Eds). *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia Publications.
- BUREL, F. & BAUDRY, J. (1999). — *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. Lavoisier, Paris.
- CHAPUIS, J.-L. (2000). — *Restauration d'îles subantarctiques françaises par manipulation d'espèces introduites*. Programme « Recréer la Nature », MATE, MNHN, Université de Rennes I.
- CHAPUIS, J.-L., BARNAUD, G. & BARRE, V. (Eds) (2001). — *Programme national de recherche « Recréer la Nature : réhabilitation, restauration et création d'écosystèmes ». Principaux résultats scientifiques et opérationnels*. MATE, MNHN, Paris.
- CHRISTENSEN, N.L., AGEE, J. K., BRUSSARD, P.F., HUGHES, J., KNIGHT, D.H., MINSHALL, G.W., PEEK, J.M., PYNE, S.J., SWANSON, F.J., THOMAS, J.W., WELLS, S., WILLIAMS, S.E. & WRIGHT, H.A. (1989). — Interpreting the Yellowstone fires of 1988. *Bioscience*, 39 : 678-685.
- DINGER, F. & BÉDÉCARRATS, A. (2000). — *Etude de l'évolution et du fonctionnement des sols reconstitués en altitude au niveau des pistes de ski ainsi que de la dynamique de reconquête de ces espaces par les espèces natives*. Programme « Recréer la Nature », MATE, Cemagref, Grenoble.

- FORMAN, R.T.T. (1995). — *Land mosaic. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORMAN, R.T.T., GALLI, A.E. & LECK, C.F. (1976). — Forest size and avian diversity in New-Jersey Woodlots with some land use implication. *Oecologia (Berlin)*, 26 : 1-8.
- FROCHOT, B. (2000). — *Intérêt écologique et implications économiques des réaménagements de carrières. Méthodes d'évaluation et d'étude des trajectoires et vitesses d'évolution*. Programme « Recréer la Nature », MATE, Université de Bourgogne, Dijon.
- GORDON, D.R., PROVENCHER, L. & HARDESTY, J.L. (1997). — Measurement scales and ecosystems management. Pp. 262-273, in : S.T.A. Pickett, R.S. Ostfeld, M. Shachak & G.E. Likens (Eds). *The ecological basis of conservation*. Chapman & Hall, New-York.
- GRILLAS, P. (2000). — *Réhabilitation de marais sur un domaine de basse vallée du Vistre (La Musette)*. Programme « Recréer la Nature », MATE, Station Biologique de la Tour du Valat.
- HASTINGS, H.M. & SUGIHARA, G. (1993). — *Fractals : a user's guide for the natural sciences*. Oxford University Press, Oxford.
- KAREIVA, P. & ANDERSEN, M. (1988). — Spatial aspects of species interactions : the wedding of models and experiments. Pp. 38-54, in : A. Hastings (Ed). *Community ecology*. Springer Verlag, New York.
- KIE, J.G., BOWYER, T.R., NICHOLSON, M.C., BOROSKI, B.B. & LOFT, E.R. (2002). — Landscape heterogeneity at differing scales : effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*, 83 : 530-544.
- KRUMMEL, J.R., GARDNER, R.H., SUGIHARA, G., O'NEILL, R.V. & COLEMAN, P.R. (1987). — Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48 : 321-324.
- LEVIN, S.A. (1992). — The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73 : 1943-1967.
- LEVINS, R. (1970). — Extinctions. Pp. 75-108, in : *Some mathematical questions in biology*. Volume 2. Providence, Rhode Island : Amer. Math. Soc.
- LINDENMAYER, D.B.C., CUNNINGHAM, R.B., DONNELLY, C.F., NIX, H. & LINDENMAYER, B.D. (2002). — Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecol. Monogr.*, 72 : 1-18.
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- MANDELBROT, B. (1984). — *Les objets fractals*. Flammarion, Paris.
- MILLOT, M. (2000). — *Dynamique de la restauration des écosystèmes forestiers sur substrat marneux dans le secteur haut-provençal*. Programme « Recréer la Nature », MATE, Cemagref, Grenoble.
- MILNE, B.T. (1997). — Applications of fractal geometry in wildlife biology. Pp. 32-69, in : J.A. Bissonette (Ed). *Wildlife and landscape ecology : effects of pattern and scale*. Springer-Verlag, New-York.
- MOILANEN, A. & HANSKI, I. (2001). — On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, 95 : 147-151.
- MORSE, D.R., LAWTON, J.H., DODSON, M.M. & WILLIAMSON, M.H. (1985). — Fractal dimension of the vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314 : 731-733.
- O'NEILL, R.V. (2002). — Is it time to bury the ecosystem concept ? (with full military honors, of course!). *Ecology*, 82 : 3275-3284.
- PETERSON, D.L. & PARKER, V.T. (Eds) (1998). — *Ecological scale : Theory and applications*. Columbia University Press, New-York.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995). — *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SENF, R.L., COUGHENOUR, M.B., BAILEY, D.W., RITTENHOUSE, L.R., SALA, O.E. & SWIFT, D.M. (1987). — Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Biosciences*, 37 : 789-799.
- SUAREZ SEOANE, S. & BAUDRY, J. (2002). — Choice of typological units when mapping landscapes : Relationships with landscape utilisation by species. *Ecography*, 25 : 499-511.
- TISCHENDORF, L. & FAHRIG, L. (2000). — How should we measure landscape connectivity ? *Landscape Ecol.*, 15 : 633-641.
- VILLARD, M.A. (2002). — Habitat fragmentation : major conservation issue or intellectual attractor ? *Ecol. Appl.*, 12 : 319-320.
- WATT, A.S. (1947). — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35 : 1-22.