

Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques

par P. BLANDIN et M. LAMOTTE

L'écologie ne naît pas du rassemblement temporaire, pendant l'étude d'un milieu, de botanistes, zoologistes, pédologues, chimistes, météorologues et autres spécialistes. Elle est la science de la vie qui étudie les **systèmes plurispécifiques**, niveaux d'intégration les plus élevés dans le monde vivant (voir « Ecologie » in *Encyclopaedia Universalis*).

Toute la biologie est systémique et, à tous les niveaux d'organisation, elle a pour but d'analyser des structures et des fonctionnements, de mettre en évidence des interactions, d'établir les liens entre structure et fonction. Quant aux concepts et principes organisateurs de la recherche, il n'y a donc pas de différence fondamentale entre l'étude d'un système cellulaire et celle d'un système écologique, systèmes qui sont, à des échelles différentes, aussi complexes l'un que l'autre. Plus qu'au degré de complexité de ses objets, la spécificité de l'écologie tient bien davantage aux échelles d'espace et de temps qu'il faut considérer pour étudier les systèmes écologiques et, plus encore, au fait que ceux-ci peuvent être qualifiés de systèmes « flous » à l'échelle spatio-temporelle où ils sont observables, car de nombreuses interactions s'y manifestent selon un mode aléatoire. Ceci crée de difficiles problèmes, tant conceptuels que méthodologiques.

On comprend ainsi que l'écologie ne soit encore qu'au début de l'élaboration d'un véritable corps de doctrine, et cela d'autant plus qu'elle emprunte des voies diverses de recherche que des moyens insuffisants rendent difficiles à suivre de façon satisfaisante (Lamotte, 1981). Il faudrait en effet multiplier les analyses monographiques de systèmes écologiques, afin de construire une **écologie comparée**, mais aussi développer une **théorie écologique** à partir des résultats de cette écologie comparée et de l'étude de systèmes-tests développée dans le cadre d'une véritable **écologie expérimentale**.

Au cours des dernières décennies, cependant, des efforts considérables ont été accomplis, notamment sous l'égide du Programme Biologique International (PBI), puis du Programme « Man and the Biosphere » (MAB), coordonnés par l'UNESCO. De nombreuses équipes se sont attelées ainsi à l'étude des écosystèmes, unités écologiques constitutives des territoires, contribuant efficacement à la compréhension des composantes naturelles de l'environnement. Désormais, l'aménagement ne saurait se concevoir sans l'intervention de l'écologie, qui apporte les bases conceptuelles et méthodologiques indispensables à la rationalisation des rapports que les hommes entretiennent avec les milieux où ils vivent (Duvigneaud, 1980 ; Odum, 1976).

1. Les systèmes écologiques

1.1. Les écosystèmes, unités territoriales fondamentales

Si le terme d'écosystème créé par Tansley ne date que de 1935, la notion qu'il recouvre s'élaborait déjà bien avant. Il fallut toutefois attendre le célèbre ouvrage d'Odum,

Fundamentals of Ecology (1953), pour que le concept soit véritablement mis en forme et popularisé : « toute portion de nature qui comprend des organismes vivants et des substances inertes interagissant de telle manière qu'il se produit un échange de matériaux entre les parties vivantes et non vivantes est un système écologique ou écosystème ». Tout écosystème est ainsi le siège d'interactions entre quatre constituants fondamentaux : les substances abiotiques, les producteurs, les consommateurs et les décomposeurs.

En réaction sans doute contre des approches de la nature trop descriptives, Odum a privilégié un point de vue fonctionnel ; dans la seconde édition de son ouvrage (1959), commentant la signification du concept d'écosystème, il écrit en effet : « sa fonction principale dans la pensée écologique est obligatoirement de mettre l'accent sur les relations, l'interdépendance et les relations causales ».

Conçu pour développer cette ligne fonctionnelle, l'ouvrage d'Odum donne de l'écosystème une image qui peut paraître un peu hors du temps et de l'espace. Il n'y est pas explicitement présenté comme un ensemble d'êtres **vivant dans un milieu** : le cadre physique (le substrat, le climat) n'est considéré que comme un ensemble de contraintes extérieures et traité — cela est très significatif — dans un autre chapitre que celui consacré au concept d'écosystème. Cette « non spatialité » s'accompagne d'une non-localisation dans le temps, en ce sens que l'écosystème n'a pas d'histoire, mais seulement un développement par étapes, depuis un stade pionnier jusqu'à un stade d'équilibre relativement stable. Selon Odum, cette succession est analogue au déroulement de la vie d'un organisme, le climax représentant l'état « adulte » de l'écosystème.

Cette conception a fortement marqué les recherches en écologie. Des écosystèmes ont été analysés moins comme étapes actuelles d'histoires évolutives particulières que comme modèles structuraux et fonctionnels susceptibles d'extrapolation.

Pourtant, sans véritable enracinement spatio-temporel, le concept d'écosystème peut paraître mal adapté à l'étude, dans leur particularité, des systèmes naturels composant un territoire. C'est pourquoi des géographes ont proposé un concept qui joue un rôle structurant analogue, mais prend davantage en compte le caractère territorial de ces systèmes. Pour Bertrand (1982), le concept de **géosystème**, développé en Union soviétique, peut remplir cette fonction : introduit par Sochava en 1960, ce terme désigne « un système géographique naturel homogène lié à un territoire » (Beroutchachvili et Bertrand, 1978). Selon ces auteurs, le géosystème se différencie de l'écosystème en ce qu'il est un **concept territorial**, désignant une **unité spatiale bien délimitée** : il traduit aussi une approche différente, non préférentielle, sans hiérarchie *a priori*, alors que « l'écosystème représente une approche biocentrique et métabolique dans laquelle les éléments non-vivants du milieu sont subordonnés à l'analyse du vivant au cours du processus de la photosynthèse et de la chaîne trophique » (fig. VII.1).

A vrai dire, la définition du géosystème ne diffère pas fondamentalement de ce que recouvre le concept d'écosystème tel qu'il est considéré actuellement (Bourlière et Lamotte, 1978). Comme l'écosystème, le géosystème se caractérise en effet par : « une **morphologie**, c'est-à-dire par des structures spatiales verticales (les géohorizons) et horizontales (les géofaciès) ; un **fonctionnement** qui englobe l'ensemble des transformations liées à l'énergie solaire ou gravitationnelle, aux cycles de l'eau, aux biogéocycles, ainsi qu'aux mouvements des masses aériennes et aux processus de géomorphogénèse ; un **comportement** spécifique, c'est-à-dire par les changements d'état qui interviennent dans le géosystème pour une séquence de temps donnée » (Beroutchachvili et Bertrand, 1978).

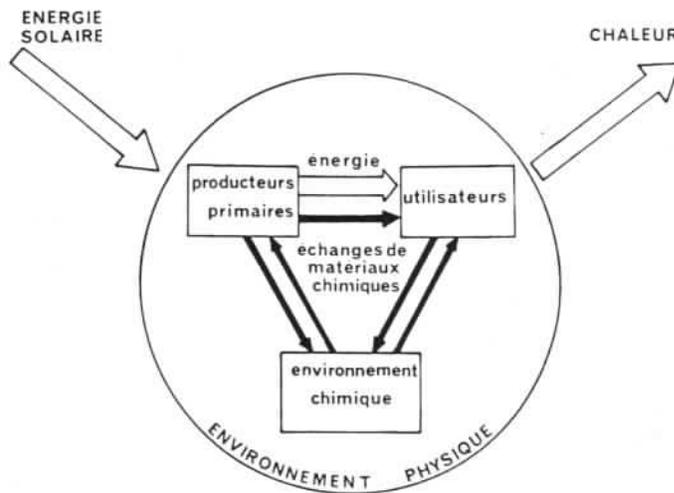


FIG. VII.1. — Organigramme général d'un écosystème, mettant en relief le rôle central des organismes vivants dans le fonctionnement du système : les relations trophiques entre les producteurs primaires et leurs utilisateurs — directs et indirects — assurent les transferts d'énergie et la circulation des matériaux chimiques.

Il serait donc oiseux de trop chercher à opposer les deux concepts. Nés dans des disciplines que séparent les classifications académiques et dans des pays différents, ils correspondent dans la pratique à des approches de terrain fort voisines, même si les modes de représentation peuvent en partie différer. Sans doute la prise en compte affirmée des processus géomorphogénétiques est-elle plus spécifique du concept de géosystème, mais elle peut obliger à changer d'échelle de temps par rapport à l'étude du fonctionnement et du comportement. Ces deux dernières notions semblent d'ailleurs correspondre en grande partie aux notions de fonctionnement et de structure temporelle habituellement utilisées en écologie. Au total, le concept de géosystème paraît correspondre à une approche qui se veut exhaustive, mais qui risque de rester plus phénoménologique qu'explicative. En revanche le concept d'écosystème, à condition de ne pas le restreindre à un simple schéma fonctionnel mais de souligner que, bien entendu, il désigne des entités inscrites dans l'espace et dans le temps, présente l'avantage de prendre clairement en compte les mécanismes biologiques assurant l'entretien et le renouvellement de ces entités. L'accent mis par l'écologie sur ces mécanismes est essentiel, car l'élaboration des plans d'aménagement d'un territoire pose le problème du **devenir** des entités écologiques qui le composent.

Le terme d'écosystème nous paraît donc convenir pour désigner ces unités territoriales, dont chacune résulte d'une histoire particulière, à la fois biologique, climatique, géomorphologique et, le cas échéant, humaine ; chaque unité est ainsi caractérisée, au temps présent, par un certain agencement spatio-temporel de composants abiotiques et biotiques dont les interactions assurent le renouvellement.

1.2. La notion d'écocomplexe

Les espaces où s'inscrivent les activités humaines comportent toujours plusieurs types d'écosystèmes terrestres et aquatiques, dont non seulement la nature actuelle, mais aussi la répartition résultent d'une histoire aux facettes multiples. Bien souvent, les hommes ont profondément marqué l'assemblage de ces systèmes écologiques : les

termes de paysage, de territoire, de pays, de région, rendent plus ou moins compte de cette réalité complexe.

Les écosystèmes constitutifs d'un territoire présentent entre eux des rapports spatiaux de diverses natures : apposition avec lisière franche, imbrication en mosaïque, passage graduel, relation amont-aval. Du fait de la mobilité de l'eau, de l'atmosphère et de multiples composantes de la faune, ces écosystèmes sont plus ou moins étroitement dépendants les uns des autres.

L'eau, en particulier, crée des relations amont-aval en transportant des substances dissoutes ou particulières, minérales ou organiques, naturelles ou liées aux activités humaines. Par leurs capacités de rétention et d'évapotranspiration, les écosystèmes amont influent sur les disponibilités en eau des écosystèmes aval, dont le fonctionnement peut être largement conditionné par celui des premiers. Dans un bassin versant, les écosystèmes aquatiques sont ainsi étroitement liés aux écosystèmes terrestres (voir par exemple Fisher et Likens, 1972 ; Décamps *et al.*, 1981) (fig. VII.2).

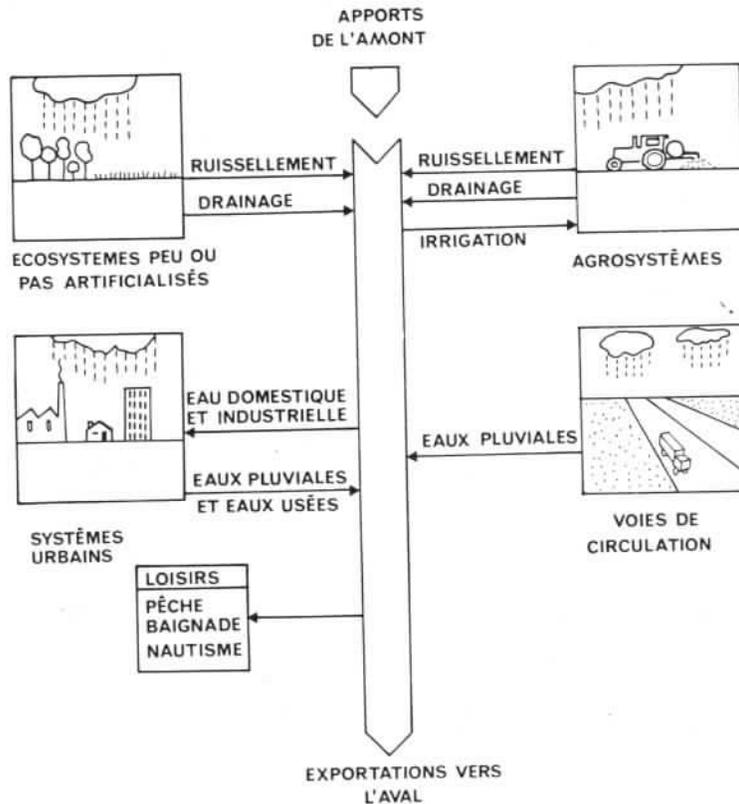


FIG. VII.2. — Dépendance d'une eau courante vis-à-vis des écosystèmes terrestres au sein d'un écosystème.

Le cours d'eau fait l'objet de prélèvements à destinations agricole et urbaine, reçoit des eaux de ruissellement et de drainage, ainsi que des eaux collectées à partir des divers types d'installations humaines. Ces eaux apportent des matières minérales et organiques dissoutes ou en suspension, des polluants divers (engrais, pesticides, métaux lourds, détergents, etc.). Des matériaux arrivent également par voie éolienne à partir des écosystèmes voisins. Tous ces phénomènes conditionnent le fonctionnement de l'écosystème aquatique, donc la qualité des eaux, et celle-ci en détermine en retour les usages possibles (consommation, loisirs...).

Les déplacements de l'air créent des dépendances thermiques, hydriques et chimiques entre écosystèmes. Des pollens, des graines et des feuilles, des aérosols naturels, des poussières, des polluants gazeux et particulaires sont véhiculés sur des distances parfois très grandes.

De nombreux animaux répartissent leurs activités entre plusieurs catégories d'écosystèmes, tissant des liens entre réseaux trophiques, liens qualitativement et parfois quantitativement importants. Ainsi de nombreux Vertébrés carnivores exploitent des populations de proies, simultanément ou successivement, dans divers écosystèmes adjacents. Les animaux terrestres à larves aquatiques créent au cours de leurs cycles biologiques une interdépendance des écosystèmes aériens et limniques qui peut avoir de l'importance pour diverses chaînes trophiques, telles celles qui conduisent à certains poissons prédateurs. Les animaux pollinisateurs peuvent prospecter plusieurs écosystèmes et créer ainsi de subtiles dépendances.

Les hommes, enfin, interviennent dans ces réseaux de relations par leurs prélèvements, leurs apports, les transferts qu'ils réalisent par l'intermédiaire de leurs animaux d'élevage, par le zonage et la spécialisation des espaces.

Ainsi, comme l'écrivent Brun et Larrere (1983) : « Il existe un ensemble complexe de relations entre les différents écosystèmes qui composent un espace donné. C'est justement la raison pour laquelle cet espace peut, à son tour, être considéré comme un système (de systèmes). Chaque écosystème devient alors un élément du « système spatial » qui l'intègre. On ne s'intéresse plus aux flux internes qui caractérisent chaque écosystème, mais aux échanges que chacun entretient avec l'ensemble des autres ».

La délimitation de tels systèmes d'écosystèmes pose évidemment des problèmes délicats dont la solution n'est certainement pas unique. D'un point de vue fonctionnel, l'ensemble des écosystèmes dépendant de relations amont-aval au sein d'un bassin versant donne un assez bon exemple de ce que peuvent être de tels systèmes, dans la mesure où la délimitation est géomorphologique, donc clairement inscrite dans l'espace. D'autres critères peuvent cependant peser davantage et conduire à utiliser une autre échelle, par exemple lorsqu'une même histoire humaine a modelé l'organisation spatiale d'une région, par ailleurs complexe du point de vue géomorphologique.

L'important est de considérer des espaces individualisés par un ensemble original d'interactions entre écosystèmes. Quelles que soient les raisons retenues pour les délimiter, il nous paraît commode de désigner ces systèmes d'écosystèmes par un même vocable, pour lequel nous proposons le terme d'**écocomplexe**. Il évoque la nature écologique — c'est-à-dire spatiale, temporelle et relationnelle — de ces assemblages d'écosystèmes qui représentent, à l'échelle des territoires, un niveau d'intégration supérieur.

1.3. *L'artificialisation des systèmes écologiques et la notion de patrimoine naturel*

Les activités humaines retentissent, directement ou indirectement et à des degrés divers, sur la structure, le fonctionnement et la délimitation des écosystèmes (Lamotte, *in* Godron et Mooney, 1983). On peut donc concevoir des **échelles d'artificialisation** permettant de classer de façon relative les écosystèmes en fonction de l'importance des transformations imposées par l'homme (Long, 1974). Cette notion est importante, car elle permet de dépasser l'opposition simpliste « naturel-artificiel » et parce qu'elle facilite la prise en compte des activités humaines dans l'étude des systèmes écologiques. Elle

est à considérer aux deux niveaux d'intégration que représentent les écosystèmes et les écocomplexes.

Le degré d'artificialisation d'un écosystème dépend de la fonction dominante qui lui est assignée, dans une séquence qui va de la réserve intégrale à l'espace vert sur dalle de béton, en passant par les divers types d'exploitations et de cultures, ou encore par les états liés à l'abandon d'écosystèmes antérieurement utilisés. Ce degré peut être apprécié en tenant compte de divers critères : compositions spécifiques, structures spatiales, coûts des travaux destinés à assurer le renouvellement des écosystèmes, etc.

L'artificialisation d'un écocomplexe s'exprime par le zonage lié à la spécialisation des espaces, la création de lisières franches là où existait une gradation, la modification des voies naturelles de circulation des eaux, la transformation du modelé. Se trouvent ainsi produits des paysages, agencements d'espaces diversement artificialisés, expressions des actions humaines accumulées dans des contextes géologiques, géomorphologiques, climatiques et biologiques particuliers.

C'est sans doute par rapport à la notion d'artificialisation qu'il est le plus commode de définir celle de patrimoine naturel. Une vision trop restrictive de celui-ci consisterait à le limiter aux espaces non artificialisés et à leurs composantes lithologiques et biologiques. En réalité, parce que l'artificialisation revêt des modalités très variées qui forment une gradation continue entre des situations extrêmes, le patrimoine naturel doit être lui-même conçu en fonction de cette gradation.

Le patrimoine biologique, dans un écocomplexe, comprend ainsi toutes les populations bactériennes, végétales et animales composant les différentes biocénoses en présence, quel qu'en soit le degré d'artificialisation. Telle variété d'arbre fruitier cultivée dans quelques vergers n'a pas moins de valeur patrimoniale que la population de chênes formant plus loin une forêt ou que les lichens recouvrant des affleurements rocheux. Cependant les variétés domestiques végétales et animales, parce qu'elles sont les produits de longues et méticuleuses actions de sélection, ont non seulement valeur de patrimoine naturel, mais aussi de patrimoine culturel. De même, le patrimoine géologique et géomorphologique peut être à la fois naturel et culturel : telle carrière d'extraction, par exemple, a révélé la présence de gisements fossilifères et servi de référence dans les échelles stratigraphiques ; tel modelé imprimant sa marque au paysage et conditionnant la nature des écosystèmes qu'il supporte résulte d'actions humaines, comme par exemple les reliefs formés par les terrils en pays minier.

Au total, c'est tout l'écocomplexe que porte un territoire, donc un ensemble de paysages, qui est indissociablement patrimoine naturel et culturel, dans des proportions évidemment fort variables selon le territoire en question.

Ce qui est vrai au niveau d'intégration de l'écocomplexe l'est tout autant, sinon davantage, au niveau supérieur que constitue la biosphère. En effet le patrimoine d'un territoire peut avoir une valeur qui dépasse le cadre local, par exemple comme témoin d'une histoire biologique unique, ou encore du fait de son rôle dans l'économie générale de la biosphère. L'aménagement d'un territoire, modification d'un écocomplexe et par conséquent d'un patrimoine naturel et culturel, peut donc avoir des conséquences dépassant l'échelle de ce territoire particulier.

2. Les fonctions fondamentales des écosystèmes

Intervention sur des systèmes écologiques en fonction d'un projet, l'aménagement peut tout d'abord n'être envisagé qu'à l'échelle de certains écosystèmes, en définissant

la vocation des espaces qui les portent et en mettant en œuvre les opérations nécessaires à la réalisation de cette vocation. C'est typiquement ce que font les forestiers en réalisant l'aménagement d'un massif : les travaux sont planifiés en fonction des objectifs de production et, le cas échéant, en tenant compte de l'importance accordée au massif pour la protection du sol ou encore pour l'accueil du public.

C'est cependant davantage à l'échelle des écosystèmes que la notion d'aménagement prend tout son sens. En effet la vocation des espaces ne peut être définie que dans un plan d'ensemble visant à une distribution rationnelle des activités humaines. C'est dans le cadre de ce plan que la répartition des écosystèmes est établie et que leurs fonctions sont précisées. L'élaboration d'un aménagement suppose donc que l'on ait préalablement une juste perception des fonctions fondamentales des écosystèmes, afin de voir dans quelle mesure elles peuvent être modifiées, accentuées, bref orientées selon les objectifs poursuivis.

2.1. Les fonctions de production

Le fonctionnement d'un écosystème s'exprime, entre autres aspects, par la production des substances organiques qu'élaborent les populations végétales, animales et bactériennes formant la biocénose (fig. VII.3). La diversité de ces substances est considérable, qu'il s'agisse de celles qui ont avant tout une importance quantitative, en tant que constituants majeurs des biomasses spécifiques, ou de celles qui interviennent dans les relations intra — et interspécifiques : attraction, répulsion, compétition...

Les écosystèmes sont également producteurs de matières organiques mortes aux devenir variés : minéralisation directe, transformation lors des processus d'humification dans les sols, consommation par des animaux, incorporation aux sédiments dans certains écosystèmes aquatiques, transport par d'autres. Ces matières organiques jouent des rôles importants comme points de départ de diverses chaînes trophiques ou comme stocks d'éléments chimiques, avec différents degrés de disponibilité : leur production constitue donc un aspect essentiel du fonctionnement des écosystèmes.

Bien que l'accent soit généralement mis sur les productions organiques que les hommes exploitent pour leur subsistance et nombre de leurs industries, les écosystèmes sont aussi et tout autant producteurs de composés minéraux, soit issus de la décomposition des matières organiques, soit issus de l'altération des minéraux du substrat. Les processus d'altération sont par exemple conditionnés, en milieu terrestre, par la nature et le fonctionnement du sol : l'importance de la percolation, la nature et la quantité des acides humiques déterminent largement l'importance du phénomène. Les composés minéraux ainsi produits sont pour une part retenus plus ou moins fortement par la matière organique des sols ou sédiments, ou stockés dans le compartiment-eau, pour une autre incorporés dans la biocénose par les producteurs primaires, pour une autre enfin exportés par l'eau quittant le système par gravité, ou par voie atmosphérique. Les flux de minéraux au sein de l'écosystème en conditionnent le fonctionnement, tandis que les flux sortants créent des dépendances amont-aval entre écosystèmes adjacents ou même éloignés.

Par rapport aux composés minéraux mobilisés par le fonctionnement d'un écosystème, les matières minérales — roches, minerais — formant le substratum ne doivent évidemment pas être considérées comme des produits, mais comme des ressources non renouvelables que l'altération et l'exportation appauvrissent.

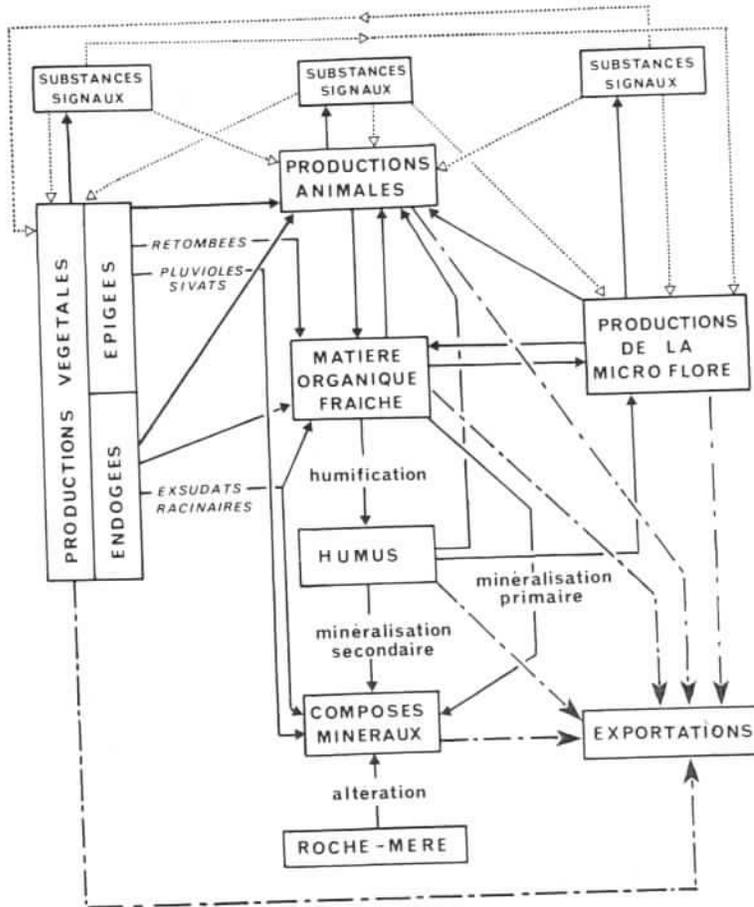


FIG. VII.3. — Schéma du fonctionnement d'un écosystème, mettant en évidence les différentes catégories de productions. Les traits pleins représentent les transferts de matière au sein du système, les pointillés des transferts d'informations par signaux chimiques.

Un écosystème n'élabore pas seulement des productions qualifiées chimiquement et quantitativement déterminées. Dans la mesure où il s'auto-construit et se renouvelle, il doit être considéré comme producteur d'une information génétique, qui est en permanence mémoire et innovation, héritage et potentialité. Le patrimoine naturel que représente l'écosystème est porté par cette information : paradoxalement, il est un produit du fonctionnement d'ensemble du système écologique. Il est essentiel de bien comprendre cette notion pour poser correctement le problème de l'articulation entre aménagement et conservation.

Enfin, un écosystème peut être considéré comme producteur d'une structure, c'est-à-dire d'un agencement spatial particulier de composants biologiques et abiotiques. Elle exprime pour une large part le fonctionnement du système, en même temps qu'elle le conditionne en participant à la détermination du contexte climatique à l'intérieur de l'écosystème.

2.2. La fonction climatique

Les relations entre écosystèmes et climat sont complexes et posent des problèmes d'échelle. Un écosystème, par sa structure spatiale et son fonctionnement, influe sur les valeurs que prennent en son sein les variables climatiques, créant des microclimats parfois très particuliers. A une autre échelle, un écosystème est également susceptible d'influer sur les conditions climatiques des espaces qui l'environnent.

En fonction de ses caractéristiques structurales, un milieu terrestre détermine la répartition des rayonnements qui le pénètrent. Le problème dépasse celui de l'énergie lumineuse effectivement captée par les appareils photosynthétiques. L'architecture de la végétation (forme, orientation, densité des éléments végétaux), détermine la façon dont les rayonnements sont pour une part réfléchis vers l'extérieur de l'écosystème et pour une autre répartis à l'intérieur, ce qui a des conséquences sur le régime thermique de l'atmosphère au-dessus et au-dedans du système et, par suite, sur l'évaporation et l'humidité relative. De façon analogue, dans un écosystème aquatique, la configuration de la masse d'eau, la répartition des producteurs primaires macrophytiques et planctoniques, l'importance des particules en suspension, influent sur la pénétration des rayonnements et leur absorption, et par là sur la répartition des températures et de l'activité photosynthétique.

Au sein d'un écosystème terrestre, les conditions hydriques résultent pour une large part des interactions entre structure spatiale et précipitations. Celles-ci sont interceptées par la végétation, qui en retient une partie et retarde l'arrivée au sol du reste, ce qui favorise l'évaporation immédiate ; tout ceci dépend bien entendu du degré de recouvrement et de l'épaisseur des strates végétales. L'eau qui parvient au sol y pénètre en fonction de la structure de l'humus et de la porosité des horizons sous-jacents. Elle y est retenue pour partie par la matière organique et certains minéraux, ainsi que par des forces capillaires. Elle est reprise par les appareils absorbants des végétaux dans la mesure de leur capacité à vaincre les forces de rétention. Enfin, une fraction de l'eau incidente est susceptible de s'écouler par gravité. La répartition de l'eau dans le sol influe sur celle de la phase gazeuse. Au total le pédoclimat — conditions thermiques, hydriques et atmosphériques du sol — apparaît lui-même comme l'expression des propriétés structurales et fonctionnelles de l'ensemble de l'écosystème.

Les transferts d'eau depuis un écosystème aquatique vers l'atmosphère, par évaporation, sont conditionnés par son étendue et par sa configuration. L'évapotranspiration d'un écosystème terrestre dépend de sa dimension, de sa composition biologique, de sa structure spatiale. En fonction de ses caractéristiques, un écosystème peut ainsi influencer, au-delà de lui-même, sur certaines caractéristiques atmosphériques (nébulosité, brouillards...).

D'une façon générale, un écosystème étant pris comme une entité au sein d'un écosystème complexe, il faut aussi considérer sa fonction climatique vis-à-vis des autres composantes du territoire. De ce point de vue, il est important de déterminer ses effets sur la circulation atmosphérique. En fonction de ses particularités morphologiques, un écosystème contribue plus ou moins à la rugosité de l'espace ; facilitant ou au contraire freinant le mouvement des masses d'air, il joue un rôle dans le transport des gaz, particules, poussières et propagules. Indirectement, chaque écosystème influe ainsi sur les conditions atmosphériques des écosystèmes adjacents, et donc sur leurs températures et leurs possibilités d'évaporation. On connaît par exemple l'influence des réseaux de haies sur les agrosystèmes adjacents dans les zones bocagères (voir par exemple Lefevre, 1981). Les étendues d'eau, en diminuant la rugosité, facilitent les déplacements de

l'air, tout en contribuant à accroître l'humidité atmosphérique, ce qui influence le contexte climatique des écosystèmes terrestres voisins.

2.3. La fonction pédogénétique

Il est classique de considérer que les grands types de sols sont moins liés aux conditions de végétation et de roche-mère qu'aux caractères du climat régional. En réalité, à l'échelle d'un écosystème, c'est bien la combinaison particulière de ces trois groupes de facteurs qui détermine la nature précise des sols, laquelle dépend donc pour une part des caractéristiques propres à chaque écosystème.

Toute biocénose, au cours de son développement, joue un rôle dans la genèse du sol qui la porte, puis ensuite dans son maintien, en assurant la production de matières organiques particulières, la permanence de conditions pédoclimatiques précises et l'existence d'une pédoflore et d'une pédofaune renouvelant régulièrement les stocks humiques.

Des analogies peuvent être faites dans le cas de milieux aquatiques, en considérant que les processus de sédimentation sont déterminés par les particularités fonctionnelles des écosystèmes, notamment celles qui concernent les échanges de matières organiques et minérales entre l'eau et les sédiments, au sein desquels la microflore et la faune benthiques peuvent jouer un rôle important tout comme les bactéries, les champignons et les animaux dans les sols.

2.4. La fonction géomorphologique

Les processus de genèse des modelés ne se déroulent évidemment pas à la même échelle de temps que le cycle fonctionnel d'un écosystème. Cependant, chaque écosystème terrestre, au fur et à mesure qu'il se développe et tant qu'il fonctionne, joue un rôle essentiel dans ces phénomènes. Par sa structure, il intervient sur les mouvements de l'air et de l'eau ; en réduisant l'énergie cinétique des agents de l'érosion, il limite leur capacité d'arrachement et de transport ; il contribue en outre à la fixation des surfaces par sa fonction pédogénétique : les particules minérales superficielles sont protégées par les couches hologéniques, incorporées dans des complexes organo-minéraux et enserrées dans les réseaux racinaires. En fonction de la capacité d'absorption de leurs sols, les écosystèmes terrestres réduisent plus ou moins le ruissellement.

A l'échelle de l'écosystème, divers écosystèmes jouent un rôle essentiel par leur pouvoir de rétention des eaux, dont ils réduisent la puissance d'érosion et de transport en aval. Outre le cas des écosystèmes terrestres, c'est celui de beaucoup de « zones humides » (tourbières, marais, écosystèmes ripicoles par exemple).

La fonction géomorphologique des eaux courantes est donc largement dépendante de celles des écosystèmes situés en amont dans un écosystème : le régime des cours d'eau est étroitement dépendant des modalités de la circulation des flux hydriques au travers des écosystèmes terrestres. La mobilisation des particules, leur transport et leur dépôt résultent donc d'interactions complexes. Au total, lorsqu'elle est suffisamment développée, la couverture végétale joue un rôle essentiel de régulation des processus géomorphologiques en assurant pour une très large part la stabilité des surfaces. La régression de cette couverture, due par exemple à une modification climatique durable, ou encore à des actions humaines, risque de rompre cette stabilité et de favoriser une érosion plus active pouvant devenir véritablement destructrice.

2.5. Conclusions

L'étude des écosystèmes et plus encore celle de leurs interactions au sein d'un éco-complexe ne sont pas suffisamment avancées pour que l'on puisse toujours apprécier l'importance de telle ou telle relation dans le fonctionnement de l'ensemble. Cependant, les multiples fonctions des écosystèmes sont à l'évidence si imbriquées qu'il faut s'attendre à ce que des modifications de certains écosystèmes ou de l'organisation d'un éco-complexe aient des répercussions multiformes et souvent insoupçonnées. Dans ces conditions, un aménagement imprudemment conduit pourrait aboutir à un regrettable sinon désastreux « dérangement ».

3. Equilibre et évolution des systèmes écologiques

3.1. Equilibre, stabilité, capacité de stabilisation

Un aménagement est souvent perçu en termes de conservation ou, au contraire, de rupture des « équilibres naturels ». Cette notion est toutefois fort vague, car en réalité tout dépend de l'échelle de temps considérée.

D'une façon générale, un système écologique est dit en équilibre — pendant une certaine période de temps — lorsqu'il conserve ses caractéristiques structurales et fonctionnelles, tout en renouvelant ses divers constituants chacun à son rythme propre. Il s'agit d'un équilibre dynamique, qui implique des phénomènes cycliques — les cycles biogéochimiques — et qui est entretenu par le flux d'énergie traversant le système depuis les producteurs primaires jusqu'aux organismes assurant la minéralisation. Le système peut être dit en « état stationnaire entretenu », sans que cela soit incompatible avec l'existence de variations périodiques. L'équilibre doit alors être conçu en tenant compte de l'ensemble des changements correspondant au déroulement d'une période : si ceux-ci se reproduisent identiquement d'une période à la suivante, le système décrit un cycle stable. En d'autres termes, le fonctionnement du système implique une succession d'états selon un mode périodique et il y a stabilité si la même succession se retrouve d'une période à l'autre.

Le caractère « flou » des systèmes écologiques déjà évoqué plus haut traduit le fait que les valeurs prises par les variables d'état d'un système, d'une période à la suivante, peuvent ne pas être rigoureusement identiques : chaque variable peut fluctuer dans une certaine gamme sans que cela affecte le fonctionnement d'ensemble du système. Ces fluctuations sont dues à l'interférence de multiples causes, parmi lesquelles les histoires individuelles des organismes en présence jouent un rôle important.

La stabilité ne peut donc être définie par la reproduction selon des périodicités rigoureuses des valeurs prises par les variables d'état, mais par le fait que, pour certaines plages de temps, il est pratiquement certain que les variables se trouvent dans des gammes de valeurs bien définies. L'ensemble de ces gammes de valeurs associé à celui des plages de temps dont la totalité recouvre la période du système définit le **domaine de fluctuation** de celui-ci (fig. VII. 4a).

Il y a perturbation lorsque telle ou telle variable d'état se trouve à une certaine époque hors de la gamme de valeurs correspondantes sous l'effet de causes accidentelles, c'est-à-dire non répétitives ou du moins irrégulières à l'échelle de temps considérée. Le

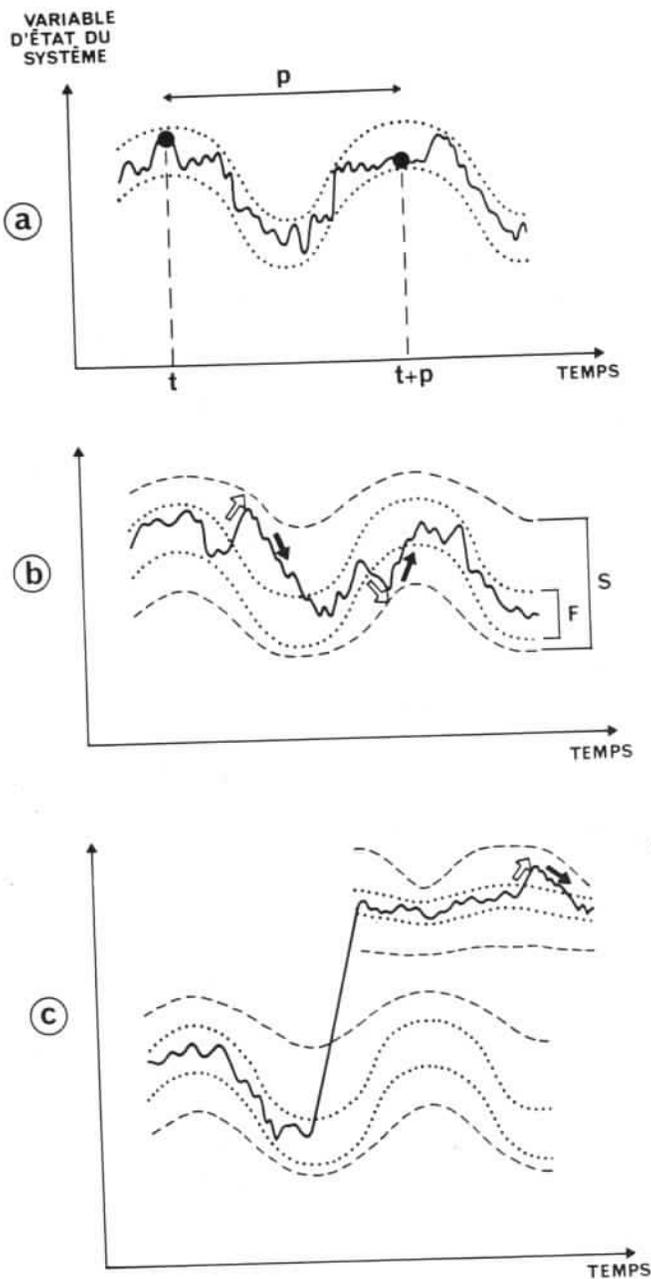


FIG. VII. 4 — a. Représentation schématique du domaine de fluctuation d'un écosystème. A deux dates séparées par un intervalle égal à la période p du système, une variable d'état peut présenter des valeurs différentes, mais elles restent comprises dans la gamme de valeurs définie par le domaine de fluctuation.

b. Représentation schématique du domaine de stabilisation d'un écosystème. Autour du domaine de fluctuation existe un ensemble d'états que le système peut prendre à la suite de perturbations (*flèches blanches*), ensemble qui forme le domaine de stabilisation : le système possède la propriété de revenir progressivement dans le domaine de fluctuation (*flèches noires*) à partir de l'un quelconque de ces états.

c. Adaptabilité d'un écosystème. Une transformation structurale et fonctionnelle, accompagnée d'un changement des domaines de fluctuation et de stabilisation, permet au système écologique un ajustement à des changements importants de son environnement.

système se trouve ainsi hors de son domaine de fluctuation ; si, après disparition de ces causes, il y retourne par sa dynamique propre, cela prouve que ses caractéristiques fonctionnelles lui confèrent une certaine **capacité de stabilisation**.

A la différence des fluctuations, qui sont des événements aléatoires sans orientation temporelle privilégiée, le processus de stabilisation est orienté, puisqu'il assure le retour du système dans son domaine de fluctuation. La notion de capacité de stabilisation est donc importante, car elle concerne des propriétés fonctionnelles, tandis que les concepts d'équilibre et de stabilité n'ont qu'un intérêt descriptif et sont porteurs d'une certaine ambiguïté.

Au-delà du domaine de fluctuation, il est donc nécessaire de définir un **domaine de stabilisation**, ensemble des états que le système peut prendre à la suite de perturbations sans perdre sa capacité à revenir dans son domaine de fluctuation habituel (fig. VII. 4 b). Plus cette capacité est grande, moins le système est fragile : on conçoit l'importance qu'aurait la connaissance des propriétés déterminant cette capacité pour l'aménagement et la gestion des écosystèmes.

Les facteurs de perturbation — par exemple des changements physiques ou chimiques de l'environnement — ont généralement pour effet de modifier les productions de certaines espèces, qui peuvent être augmentées ou diminuées de façon inhabituelle. Ces phénomènes peuvent affecter aussi bien les processus de croissance, par exemple, que les cinétiques démographiques. Les fonctions accomplies par les espèces perturbées, tels les transferts trophiques, sont donc quantitativement modifiées, ce qui peut avoir des conséquences en cascade au long des chaînes alimentaires. En fait, il n'en est pas toujours ainsi, car l'organisation de la biocénose en réseau permet, le cas échéant, des compensations interspécifiques. Si, par exemple, l'une des proies habituelles d'un carnivore devient déficitaire, le prédateur peut reporter ses efforts de chasse sur une autre espèce ; la première proie, soumise à une moindre pression de prédation, peut alors plus facilement reconstituer ses effectifs.

La capacité de stabilisation d'un écosystème pourrait ainsi être liée à une certaine souplesse fonctionnelle qui revêt deux aspects principaux. Elle peut tout d'abord être due au fait que des espèces différentes sont susceptibles de remplir des fonctions équivalentes. Elle peut ensuite dépendre de l'existence de stocks de matières organiques et minérales peu labiles, dont la persistance faciliterait la reprise de certains processus après perturbation.

Ces idées ont conduit de nombreux écologues à penser que la stabilité d'un écosystème tenait à sa complexité, et notamment à celle de son réseau trophique. Ainsi, beaucoup de discours et d'écrits sur la nécessité de conserver les milieux naturels s'appuient sur l'idée que leur stabilité est d'autant plus grande que leur diversité spécifique est plus élevée. Conserver la nature en l'état, là où c'est possible, ou même la restaurer, contribuerait à maintenir la stabilité des écosystèmes et, au bout du compte, celle de la biosphère tout entière.

Cette conception très répandue est toutefois discutable, car ni les recherches théoriques ni les observations de terrain ne lui donnent de fondements certains (May, 1972 ; Goodman, 1975 ; Vieira Da Silva, 1979 ; Green, 1981). Il est en effet des écosystèmes plus simples que d'autres qui se montrent tout aussi résistants aux perturbations. Les forêts boréales, par exemple, ne sont pas moins stables que les forêts ombrophiles, qui sont infiniment plus complexes. De même, les lagunes littorales, malgré la relative simplicité de leurs communautés, se révèlent capables de survivre à d'importantes perturbations (Amanieu *et al.*, 1980).

La progression de la théorie écologique nécessite, on le voit, un approfondissement des relations entre l'organisation fonctionnelle des écosystèmes et leur capacité à persister en dépit des perturbations. De fait, le problème central est celui des potentialités évolutives des écosystèmes, car tout aménagement a des implications sur ces potentialités, qu'il peut conserver, améliorer, ou au contraire réduire.

3.2. Adaptabilité et potentialités évolutives

Dans la perspective transformiste qui est celle de toute la biologie, le maintien de l'identité d'un système écologique est nécessairement conçu comme un phénomène de durée limitée, que celle-ci paraisse longue ou courte à l'échelle humaine. De ce fait, l'une des difficultés conceptuelles majeures de l'écologie est de rendre compte rationnellement à la fois de la continuité et du changement.

Un système écologique peut être décrit par des variables d'état correspondant aux stocks que constituent les populations ainsi que les matières organiques et minérales. Son identité se conserve tant qu'aucun de ces stocks ne disparaît et qu'aucune population extérieure ne vient s'y insérer. Le cas échéant, cette définition doit être nuancée lorsque le système accueille périodiquement des espèces accomplissant ailleurs une partie de leur cycle biologique.

Dans la pratique, il est impossible de décrire un écosystème de façon exhaustive. Etant donnée l'interdépendance des fonctions, il est toutefois généralement admis qu'une bonne connaissance est obtenue lorsqu'on étudie repérées d'une part les populations dominantes, qui assurent les flux trophiques quantitativement influents, d'autre part les populations-clés qui, bien que négligeables en termes de transferts trophiques, régissent par leurs activités le débit des flux dominants : il peut s'agir de prédateurs, de parasites, d'agents pathogènes, ou encore de pollinisateurs, de vecteurs de propagules, etc. En outre, une connaissance correcte du système implique la détermination des stocks de matières organiques et minérales.

La conservation de l'identité d'un écosystème s'exprime alors par la permanence de ces composantes fondamentales et de leur réseau de relations, même si leurs quantités varient d'un cycle fonctionnel à l'autre du fait de fluctuations ou de perturbations. Inversement, la transformation d'un écosystème en un autre est liée à la disparition de l'une ou de plusieurs de ces composantes fondamentales, ou encore à l'introduction d'une ou de plusieurs espèces provoquant une réorganisation du fonctionnement.

Ces définitions, même si elles apportent une certaine clarification, ne suffisent pas à évacuer le débat sur la notion de changement, dans la mesure où celui-ci peut rester imperceptible à notre échelle habituelle d'observation. Plus que les définitions, ce qui compte est en fait de pouvoir apprécier la capacité des écosystèmes à se transformer en réponse aux modifications de leur environnement. Ceci conduit à distinguer de la capacité de stabilisation, une **capacité d'adaptation** : à la suite de perturbations momentanées, un écosystème peut avoir des moyens très puissants de retour à l'état initial, sans être pour autant capable de se transformer avec une efficacité suffisante pour s'adapter à des conditions durablement modifiées. On définira donc l'**adaptabilité** d'un écosystème comme sa capacité à s'ajuster aux changements durables de l'environnement par transformation de sa structure et de son fonctionnement, transformation qui s'accompagne évidemment d'un changement des domaines de fluctuation et de stabilisation (fig. VII. 4 c).

L'adaptabilité d'un écosystème dépend des propriétés de ses constituants inertes mais bien plus encore de celles de ses composantes biologiques, les populations. Le maintien d'une population dans un environnement changeant dépend à la fois des moyens de survie — physiologiques et comportementaux — des individus qui la composent et de la façon dont ceux-ci sont renouvelés, l'ensemble constituant la **stratégie démographique** de la population (Mac Arthur et Wilson, 1967). La dimension génétique des phénomènes est évidemment essentielle, car la capacité d'une population à réaliser un brassage génique important et rapide détermine largement son comportement vis-à-vis de la sélection naturelle. L'effectif des individus participant réellement au renouvellement de la population influe sur l'ampleur possible de la variabilité individuelle et, par ce biais, sur la probabilité de survie de la population. Dans une optique d'aménagement et de gestion du patrimoine naturel, ceci a d'importantes conséquences sur la délimitation de l'aire en deçà de laquelle la capacité d'adaptation de la population serait amoindrie (Frankel et Soulé, 1981).

Lorsque l'environnement se transforme, la survie d'un écosystème où certaines fonctions ne sont assurées chacune que par une espèce dépend de la capacité d'adaptation de chacune de ces espèces : si elle est insuffisante, les transferts trophiques et les régulations éventuelles assurées par ces populations cessent, faute d'autres espèces capables de les relayer. L'existence d'espèces de rechange favorise au contraire le maintien des flux de matière et d'énergie. Ceci suppose que coexistent dans un écosystème des espèces écologiquement équivalentes, selon des modalités spatio-temporelles réduisant les risques de compétition.

A l'échelle de l'écosystème, l'adaptabilité dépend donc non seulement de celle des espèces considérées séparément, mais encore de la composition et de l'organisation de la communauté. L'ensemble des propriétés qui déterminent ainsi la capacité d'adaptation de l'écosystème a été appelé, par analogie, la **stratégie cénotique** du système (Blandin *et al.*, 1976 ; Blandin, 1980). Cette stratégie dépend tout particulièrement de la richesse spécifique de chaque groupe d'espèces accomplissant des fonctions similaires : le problème se pose donc de savoir comment cette richesse peut s'accroître au cours de l'évolution des écosystèmes.

L'augmentation du nombre des espèces dans un écosystème dépend d'abord de l'existence d'autres espèces dans d'autres milieux, ensuite de la possibilité pour celles-ci d'émigrer vers le système considéré, enfin de leur possibilité de s'y insérer durablement, tout en y provoquant une redistribution des flux de matière et d'énergie.

Les ressources qu'exploitent en commun les populations remplissant des fonctions similaires sont nécessairement limitées ; aussi l'accroissement du nombre de ces populations implique-t-il la diminution corrélative des effectifs d'au moins certaines d'entre elles. L'avantage adaptatif que pourrait représenter, à l'échelle de l'écosystème, l'enrichissement spécifique risque donc d'être accompagné d'une réduction des potentialités adaptatives des populations dont les effectifs deviendraient trop faibles. Ce risque est d'autant plus grand que l'écosystème est plus réduit en surface et offre donc moins de ressources, tant spatiales que trophiques. Dans ces conditions, il est vraisemblable que l'évolution d'un système plurispécifique n'est marquée par un accroissement du nombre des espèces que si ce phénomène ne compromet pas la survie des espèces préexistantes, mais au contraire accroît l'ensemble des potentialités adaptatives du système.

L'intégration d'espèces supplémentaires dans une communauté pose le problème général de l'ajustement fonctionnel des espèces au sein du système. Bien que la sélection ne porte évidemment que sur des pools géniques isolés, la multiplicité des relations interspécifiques fait que, dans un écosystème en évolution, il y a **détermination récipro-**

que des pools géniques. En effet, tout changement apparaissant dans les propriétés écologiques d'une population retentit, par le jeu des interactions, sur les conditions de sélection auxquelles sont soumises les autres populations au sein de l'écosystème. La **cosélection** des populations d'un système plurispécifique apparaît ainsi comme un phénomène absolument général, induisant une **coévolution** ne laissant à l'écart aucune population, et dont témoignent des **coadaptations** souvent étroites et subtiles (ajustement des comportements, des cycles biologiques, existence de signaux interspécifiques physiques et chimiques, etc.). De ce fait, lorsqu'un écosystème accueille des populations supplémentaires modifiant le jeu des interactions ou si, inversement, il en perd, la cosélection est réorientée jusqu'à l'ajustement mutuel des populations.

Ainsi, au travers de sa composition et de son organisation actuelles, étapes dans un processus coévolutif, tout écosystème conditionne la poursuite de ce processus : richesse et diversité spécifiques, réserves de matières, structure et fonctionnement définissent non seulement la capacité de stabilisation du système, mais aussi sa capacité d'adaptation donc, en fin de compte, ses potentialités évolutives.

3.3. Conclusions

Les divers écosystèmes qui composent un écocomplexe sont le fruit de phénomènes coévolutifs avec lesquels les hommes ont pu interférer en modifiant la dimension et la forme des écosystèmes, leur composition et leur organisation. En raison des différences de vitesse entre les processus coévolutifs naturels et les transformations dues aux hommes, le risque est grand de voir amoindries à la fois les capacités naturelles de stabilisation et d'évolution des écosystèmes soumis à une certaine artificialisation.

L'aménagement, s'il est bien conçu comme une orientation rationnelle du devenir d'un territoire, doit donc s'appuyer sur un diagnostic écologique faisant ressortir les potentialités des écosystèmes en présence et définissant les améliorations et les risques associés à des hypothèses d'aménagement contrastées.

4. L'intervention de l'écologie dans l'aménagement : principes méthodologiques

Le diagnostic écologique d'un territoire consiste en une description raisonnée mettant en évidence ses diverses composantes, leur agencement spatial, leurs structures, leurs fonctionnements et leurs interactions. Développée dans une perspective systémique, cette description de l'écocomplexe doit évidemment prendre en compte les activités humaines et être intégrée à la description géographique.

Le but du diagnostic est d'aboutir à une évaluation hiérarchisée des fonctions actuellement accomplies par les écosystèmes et de mettre en évidence les interactions-clés, c'est-à-dire celles qui sont déterminantes pour le fonctionnement de l'écocomplexe. L'objectif est en même temps d'apprécier les potentialités des écosystèmes, aussi bien en rapport avec leur exploitation éventuelle que vis-à-vis de leur capacité d'adaptation. Il est enfin d'évaluer la valeur patrimoniale de chaque composante naturelle du territoire, aux échelles locale, régionale, nationale et internationale.

Selon les situations, l'établissement d'un diagnostic écologique comporte un nombre variable d'étapes, que l'on peut regrouper en cinq phases principales.

4.1. Description de la structure du territoire

Cette première phase est à la fois géographique et écologique. Il s'agit de décrire la morphologie de l'écosystème à partir de la documentation existante — avec une évaluation critique — et par la collecte de nouvelles informations au cours d'une campagne de repérage sur le terrain associée à l'exploitation de photographies aériennes ou obtenues par satellite.

L'étude doit être conçue de façon à déterminer la nature des composantes majeures du territoire et déboucher sur une cartographie de leur répartition. Il est donc nécessaire de choisir assez tôt un fond topographique avec une échelle adaptée à la dimension du territoire et à sa complexité apparente.

Les écosystèmes terrestres sont classés en tenant compte de leurs caractéristiques topographiques et géomorphologiques (altitudes, orientations, pentes...), de la physiologie de la végétation (trait structural dominant, espèces végétales majeures) et, si nécessaire, de leurs variations temporelles les plus marquantes.

La structure du réseau des eaux courantes (répartition horizontale, pentes) est décrite en tenant compte éventuellement des cours souterrains. Les écosystèmes stagnants sont définis par leur étendue, leurs contours, le trait morphologique dominant de leur fond, leurs relations éventuelles avec les eaux courantes. Dès cette première phase, il est également souhaitable de réunir un certain nombre d'informations sur les nappes phréatiques.

Les caractéristiques principales du climat doivent être déterminées à ce stade : conditions énergétiques et thermiques, distribution temporelle des précipitations, régime des vents, degré de prévisibilité interannuelle.

Les installations humaines sont décrites, selon les principes indiqués par Pinchemel (voir chap. II), en termes de centres et de réseaux. Le bâti doit être classé en fonction des traits dominants de sa structure spatiale (concentration, dispersion...) ; les équipements linéaires le sont en fonction de leurs rôles et de leur type d'emprise spatiale (équipements aériens, de surface, souterrains).

Cette première phase ne peut certes viser l'exhaustivité, ne serait-ce que pour d'évidentes raisons de temps, mais, en fournissant une vue d'ensemble de la structure de l'écosystème, elle apporte les informations nécessaires à la planification des étapes ultérieures.

4.2. Typologie des écosystèmes

A partir des résultats de la phase précédente, un programme d'échantillonnage des divers écosystèmes est établi, afin de déterminer les stations où ils seront analysés. Il s'agit pour chacun de déterminer ce qui caractérise le mieux les propriétés fonctionnelles, l'histoire, les potentialités, la valeur patrimoniale.

Un problème délicat est posé par l'inventaire des espèces représentées, de façon continue ou périodique. En effet, un inventaire exhaustif est irréalisable dans la grande majorité des cas. Le manque croissant de systématiseurs en est une des principales raisons, et seules certaines catégories de végétaux et d'animaux peuvent faire l'objet d'inventaires rapides et fiables. Cependant, l'intégration des fonctions au sein d'un écosystème permet de considérer que le repérage des espèces dominantes et d'un certain

nombre d'espèces-clés autorise déjà un diagnostic d'une suffisante sécurité. Il n'en reste pas moins que l'analyse patrimoniale peut exiger un effort d'inventaire particulier.

L'établissement de la typologie des écosystèmes terrestres implique le regroupement d'informations sur :

- la composition lithologique et l'agencement spatial du substrat ; le modelé de la surface ;
- la nature du sol (structure verticale et éventuellement variations horizontales) ; la morphologie fonctionnelle des humus ;
- la structure de la végétation, à l'aide d'une analyse structurale mettant en évidence l'occupation horizontale et verticale de l'espace ; la répartition des biomasses (éventuellement approchée par celle des biovolumes) ;
- la structure temporelle, c'est-à-dire les variations périodiques de composition, de structure et de biomasse, qu'elles soient de type saisonnier, par exemple, ou liées à des activités humaines comme les rotations culturales ; si nécessaire, la position de l'écosystème dans une succession est précisée ;
- le niveau numérique des espèces dominantes et des espèces-clés, végétales et animales ;
- les productions primaires et secondaires majeures ;
- la composition et la structure de certains peuplements animaux susceptibles de préciser des caractéristiques structurales et historiques de l'écosystème ;
- le climat interne, défini par les mouvements atmosphériques et l'humidité de l'air, la répartition de l'énergie incidente, le régime thermique, les flux d'oxygène et de gaz carbonique ;
- les flux hydriques, avec caractérisation de l'interception, de l'égouttement et de l'écoulement, du ruissellement, du drainage, de l'évaporation, des états de l'eau dans le sol.

Dans le cas des écosystèmes aquatiques, une procédure analogue doit conduire à y préciser :

- la morphologie : profil longitudinal et variations longitudinales du gabarit d'un cours d'eau, topographie du fond d'un système stagnant, tout ceci en relation avec la lithologie et le modelé des bassins versants ; répartition et caractérisation des confluences pour un cours d'eau ; position et caractérisation des éventuels adducteurs et émissaires pour un système stagnant ;
- la nature des sédiments : granulométrie, répartition horizontale et verticale ; composition en matières minérales et organiques ;
- la dynamique de l'eau et des matières : débits, vitesses et leurs variations temporelles (régimes) ; mouvements verticaux et phénomènes thermiques associés, brassage éolien ; relations avec les nappes phréatiques ; dynamique des substances dissoutes (oxygène, gaz carbonique, composés minéraux et organiques), échanges eau-sédiments, échanges avec la nappe phréatique, importations et exportations ; dynamique des matières minérales et organiques en suspension (transports, dépôts, reprises...) ;
- les producteurs primaires macrophytiques, périphytiques et planctoniques ; la répartition spatio-temporelle de leurs biomasses ; leur activité photo-synthétique, leur production ;
- les espèces animales importantes (poissons...) et leurs productions ;
- la structure de certains peuplements animaux, tels les invertébrés benthiques utilisables pour l'établissement d'indices biotiques.

Ces programmes d'analyse d'écosystèmes, bien qu'ils ne conduisent pas à leur complète connaissance, sont déjà extrêmement lourds. Lorsqu'il est décidé d'entreprendre de telles études en préalable à l'élaboration de plans d'aménagement, les délais disponibles ne permettent généralement pas d'aller aussi loin dans la mise au point des typologies. Des programmes allégés doivent alors être mis en œuvre, dans lesquels la géomorphologie, la phytoécologie, la pédologie et la physico-chimie des systèmes aquatiques jouent un rôle prépondérant. En tout état de cause, la durée des opérations doit être prévue suffisamment longue pour que les variations temporelles majeures des systèmes soient repérées.

Pour être suffisamment complète, la typologie doit en outre préciser le degré d'artificialisation des différentes catégories d'écosystèmes. Cette détermination se faisant de façon relative, des échelles ajustées aux particularités des territoires étudiés peuvent être utilisées. Dans la mesure du possible, il est cependant souhaitable d'employer des échelles constituées pour des espaces plus vastes, afin de faciliter l'harmonisation des typologies entre territoires adjacents et analogues.

4.3. Etude de l'organisation fonctionnelle de l'écocomplexe

L'analyse réalisée pour dresser la typologie des écosystèmes permet de dégager leurs fonctions majeures et d'en proposer une hiérarchisation, en tenant compte de deux catégories de critères.

Les premiers sont relatifs au rôle que joue chaque écosystème dans le maintien de la structure d'ensemble de l'écocomplexe. Ce rôle peut découler de l'accomplissement spontané de certaines fonctions, mais aussi d'une intervention humaine régulière.

Les seconds sont relatifs aux rôles économiques et sociaux des écosystèmes. Ils sont liés aux fonctions de production, qu'il s'agisse de productions végétales ou animales exploitées, ou de la production d'un espace structuré à fonction paysagère ou d'accueil, ou encore de la production d'une composante importante du patrimoine naturel.

Il est clair qu'on ne peut dissocier la pure signification écologique des fonctions (leur place dans le jeu des interactions assurant le renouvellement de l'écocomplexe) de leur signification socio-économique. La description des fonctions, au sens où elles ont été définies plus haut, doit donc être associée à une description des usages qui sont faits de chaque écosystème. Dans les deux cas il est souhaitable, si les moyens le permettent, d'appuyer ces descriptions sur des données quantitatives.

La définition des fonctions se fait écosystème par écosystème. Il faut ensuite analyser leur intégration, afin de faire ressortir les interactions qui assurent le fonctionnement de l'écocomplexe.

Une première étape prolonge l'approche cartographique initiale. Il s'agit, éventuellement à une échelle mieux adaptée, de représenter le zonage du territoire, c'est-à-dire les rapports spatiaux entre écosystèmes. Dans ce cadre, il est important d'établir une typologie des interfaces, à la fois en fonction du mode de contact (apposition, imbrication, gradation) et en fonction de la structure spatiale des zones de contact. Celle-ci est liée à la topographie et aux architectures végétales en présence.

Le degré d'artificialisation du zonage est à mettre en évidence en tenant compte d'une part de la répartition des interfaces, d'autre part de leur structure. Les limites entre écosystèmes peuvent en effet ne plus correspondre à celles qu'imposeraient les conditions naturelles et résulter de l'apposition d'espaces différemment artificialisés, la structure spatiale des zones de contact pouvant ainsi être profondément modelée par

l'homme. L'artificialisation plus ou moins grande des cours d'eau mérite une attention particulière, qu'il s'agisse de la modification des gabarits et de la structure des berges, ou de l'installation de barrages et de dérivations. Il est souhaitable d'associer à cette analyse la détermination des surfaces imperméabilisées (superficie, répartition), en raison de leur rôle sur le devenir des précipitations. Dans le même esprit, il est indispensable de caractériser les systèmes d'adduction d'eau vers les zones urbaines, les réseaux d'évacuation et les installations d'épuration.

L'analyse ainsi faite du zonage débouche sur une cartographie de la répartition des écosystèmes et des divers types d'interface, cartographie associée si nécessaire à des coupes structurales.

Une deuxième étape a pour objectif la mise en évidence des interactions associées au cycle de l'eau, donc notamment aux transferts amont-aval au sein de chaînes d'écosystèmes adjacents. Cette analyse implique une approche intégrant écologie, géomorphologie et hydrologie. La connaissance des capacités de rétention d'eau des divers écosystèmes permet d'apprécier, dans chaque bassin versant, leur rôle régulateur vis-à-vis du régime des cours d'eau. L'étude de ce problème permet en même temps de définir les voies majeures d'entraînement de matières dissoutes et particulières. Cette étape est capitale pour comprendre le déterminisme de la qualité des eaux en aval. Il convient évidemment d'y associer une étude de la localisation des sources de matières polluantes produites par les activités humaines.

Un troisième volet de l'analyse fonctionnelle de l'écocomplexe porte sur les interactions liées aux mouvements atmosphériques. Le déterminisme d'ensemble des flux d'air dépasse le cadre du territoire, mais leurs modalités précises dépendent de la configuration du relief ainsi que de la rugosité du couvert végétal et des espaces bâtis.

La rugosité est déterminée dans une large proportion par la structure des interfaces, qui présente de plus ou moins fortes discontinuités verticales et une plus ou moins grande opacité. La cartographie des interfaces fournit donc un instrument important pour une analyse qui pourrait aller jusqu'à la détermination des composantes horizontales et verticales des flux atmosphériques affectant chaque écosystème. Cette analyse fera aussi bien ressortir les échanges qui s'établissent ainsi entre écosystèmes terrestres que les conséquences qu'entraîne le frottement de l'air sur les plans d'eau (évaporation, brassage vertical et horizontal).

Un quatrième étape peut être envisagée pour prendre en considération les relations entre écosystèmes qu'établissent certaines espèces animales. De ce point de vue, la structure du zonage est importante car le maintien de diverses composantes de la faune dépend de la position relative des systèmes qu'elles exploitent simultanément et successivement. Une cartographie faisant apparaître l'utilisation de l'espace par ces espèces, lorsqu'elles remplissent des fonctions-clés ou possèdent un intérêt patrimonial certain, peut constituer un volet important du diagnostic.

A une autre échelle, il se peut que certains écosystèmes soient impliqués dans les voies de migration de diverses espèces, comme de nombreux oiseaux et certains mammifères. Ces systèmes participent donc à des interactions dépassant le cadre du territoire. Le diagnostic prendra évidemment en compte cette fonction remplie à un niveau d'intégration qui est supérieur même à celui de l'écocomplexe.

Une dernière étape, essentielle, concerne la détermination des interactions liées aux activités humaines. Nous en évoquerons deux aspects.

Le premier correspond à la manipulation du régime des cours d'eau à l'aide de barrages dont certains ont des fonctions de régulation, mais dont d'autres fonctionnent en

provoquant d'importantes irrégularités. En outre, des prélèvements importants peuvent être effectués à certaines époques pour alimenter des systèmes d'irrigation. Les variations des débits ainsi induites modifient les capacités de transport des eaux et donc leurs fonctions de transfert amont-aval, ainsi que le fonctionnement trophique des biocénoses.

Le second correspond aux mouvements de matière réalisés, directement ou indirectement, par divers types d'activité. Des prélèvements sont faits sur les productions végétales ou animales, dont une fraction est ainsi sortie des cycles biogéochimiques locaux. Des transferts sont effectués entre écosystèmes, tels ceux que réalisent certaines pratiques de fumure, liées par exemple au mode de gestion des troupeaux. Inversement, des matières exogènes sont introduites dans l'écosystème, comme les engrais artificiels, mais aussi des polluants de toute nature.

Le diagnostic doit donc comporter une analyse dynamique des flux ainsi modifiés ou induits par les activités humaines, car ces flux caractérisent parfaitement le fonctionnement de l'écosystème en tant que système à la fois écologique et socio-économique.

4.4. *Evaluation du patrimoine*

La valeur patrimoniale des composantes biologiques d'un écosystème est *a priori* difficile à cerner, car elle pose un problème d'échelle : pour ne prendre qu'un exemple, une espèce localement très rare peut être fort commune ailleurs.

Le patrimoine naturel doit être tout d'abord décrit sous forme d'un inventaire des types d'écosystèmes présents sur le territoire et indiquant leur importance relative, par exemple en pourcentage de la surface totale. Pour certains d'entre eux, il est indispensable de préciser leur degré de continuité spatiale, car la taille des unités écosystémiques peut fortement conditionner la présence de certaines espèces. Tout ce travail s'appuie directement sur les résultats de l'étude typologique des écosystèmes et sur les cartographies réalisées au cours des phases antérieures du diagnostic.

Le patrimoine biologique est ensuite défini par un inventaire des espèces. Celui-ci, nous l'avons vu, peut difficilement être exhaustif. Généralement les Phanérogames, les Vertébrés et certains groupes d'Insectes peuvent faire l'objet d'inventaires complets. Ceux-ci sont établis par types d'écosystèmes, afin d'en illustrer la plus ou moins grande richesse spécifique. Pour certaines espèces, les effectifs méritent d'être précisés, ou tout au moins le degré d'abondance. De façon analogue, les variétés de plantes et d'animaux domestiques seront répertoriées, avec si possible pour ces derniers des dénombrements.

A partir de là, l'intérêt patrimonial des écosystèmes, des espèces sauvages et des variétés domestiques doit être évalué à plusieurs échelles, du niveau local au niveau international. Ce travail est grandement facilité par une harmonisation des procédures d'inventaires et une normalisation des données, qui permettent le traitement informatique ultérieur des résultats (voir par exemple De Beaufort et Maurin, 1983).

4.5. *Bilan et propositions alternatives*

Des résultats de cette lourde étude doit être tiré un bilan des potentialités et des défauts de l'ensemble du territoire. Le concept de potentialité correspond à l'idée que l'accomplissement actuel des fonctions des écosystèmes peut ne pas être optimal. Ainsi,

telle production pourrait être favorisée, la protection du sol pourrait être améliorée, etc. En restant pour l'instant au strict point de vue écologique, il convient donc de préciser les possibilités de chaque espace et, *a contrario*, les contraintes qu'imposent ses caractéristiques propres et sa place dans l'écosystème.

Des défauts d'organisation du zonage sont pour une part à l'origine d'un fonctionnement non satisfaisant des écosystèmes. Il y a parfois un morcellement excessif de certains types d'écosystèmes, représentés par des unités trop petites et dispersées, dont le fonctionnement est modifié par rapport à celui d'unités plus vastes (différences microclimatiques, effets de lisières plus ou moins importants, possibilité ou non d'accueil de populations de certaines espèces...). Il peut y avoir aussi inadéquation des interfaces imposées par l'homme vis-à-vis de la répartition spatiale des facteurs déterminant normalement la distribution des écosystèmes (nature des substrats, topographie, orientation...). Enfin, des systèmes peu compatibles peuvent être spatialement trop rapprochés, avec induction réciproque de dysfonctionnements ; c'est le cas par exemple de l'urbanisation en forêt, qui s'accompagne d'une dégradation du milieu forestier et de problèmes d'entretien des constructions dans un microclimat particulier.

Le bilan fera également apparaître les activités humaines dommageables — ou susceptibles de l'être — vis-à-vis du fonctionnement de certains écosystèmes, telles que des surexploitations, des introductions de substances polluantes, des modifications microclimatiques, des surfréquentations...

Enfin, il doit faire ressortir les contraintes qu'imposent les législations et réglementations relatives à la gestion de certains écosystèmes et certaines espèces, comme les mesures de protection (interdiction du défrichement, de prélèvement...).

Concevoir un aménagement, c'est mettre en forme un projet social portant sur l'organisation du territoire : on se propose de remodeler celui-ci afin d'orienter son fonctionnement en vue de la satisfaction d'un certain nombre d'objectifs.

L'analyse scientifique n'a pas pour rôle de définir ces objectifs. D'ailleurs, d'une façon générale, la science ne peut par elle-même apporter les fondements d'un projet social. La tâche des scientifiques ne s'arrête pas pour autant à l'élaboration d'un diagnostic. Ils ont ensuite à faire des propositions d'aménagement et il est hautement désirable qu'ils puissent fournir un ensemble de solutions différentes, ce que l'on peut appeler divers scénarios. Ce travail essentiel permettra aux décideurs de voir par quelles voies différentes il est possible de réaliser leurs objectifs, ou d'apprécier dans quelle mesure ceux-ci doivent être remaniés pour être correctement adaptés aux possibilités des systèmes écologiques portés par le territoire.

Les scénarios comportent la définition des opérations d'aménagement susceptibles d'être envisagés, comme par exemple la réorganisation de certaines interfaces, associée à la remise en continuité d'unités écosystémiques disjointes ou à une nouvelle répartition des agrosystèmes. Il peut également s'agir d'interventions sur certains écosystèmes dégradés en vue de la restauration ou même de l'accroissement de leurs potentialités. Ce peut être encore la délimitation des espaces utilisables pour des constructions, la réalisation d'équipements linéaires, ou la réorganisation du réseau hydrographique.

Dans tous les cas, il faut introduire dans les scénarios une évaluation des risques associés aux différentes opérations d'aménagement envisagées. Une telle évaluation s'appuie d'une part sur le bilan des potentialités et des contraintes dressé au terme du diagnostic, d'autre part sur les hypothèses faites quant aux modifications fonctionnelles de l'écosystème entraînées par l'aménagement projeté. Ces hypothèses seront d'autant plus solides que le diagnostic aura fourni une connaissance plus complète du

territoire et que des enseignements auront pu être tirés d'aménagements antérieurs réalisés dans le même territoire ou des territoires analogues. C'est ici que l'on atteint les limites de l'approche scientifique, car, en toute rigueur, la science ne saurait concerner que des phénomènes reproductibles.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., FERRARIS, J., et GUELORGET, O., 1980. — Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. In : *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives* (R. BARBAULT, P. BLANDIN et J.A. MEYER, eds). Maloine, Paris : 251-277.
- BEROUTCHACHVILI, N., et BERTRAND, G., 1978. — Le géosystème ou « Système territorial naturel ». *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 49 : 167-180.
- BERTRAND, G., 1982. — Construire la géographie physique. *Hérodote*, 26 : 90-116.
- BLANDIN, P., 1980. — Evolution des écosystèmes et stratégies cénétiques. In : *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives* (R. BARBAULT, P. BLANDIN et J.A. MEYER, eds). Maloine Paris : 221-235.
- BLANDIN, P., BARBAULT, R., et LECORDIER, C., 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénétique. *Bull. Ecol.*, 7 : 391-410.
- BOURLIERE, F., et LAMOTTE, M., 1978. — La notion d'écosystème. In : *Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres* (M. LAMOTTE et F. BOURLIERE, eds). Masson, Paris : 1-16.
- BRUN, A., et LARRERE, G.R., 1983. — La forêt dans l'espace rural. Communication au Séminaire « Agriculture et Forêt » organisé par l'Association Européenne des Economistes agricoles, Nancy, avril 1983 : 16 p. (ronéoté).
- DE BEAUFORT, F., et MAURIN, H., 1983. — *Le Secrétariat de la Faune et de la Flore du Muséum National d'Histoire Naturelle. Objectifs et fonctionnement ; méthodologie et déontologie ; programmes et publications*. Secrétariat de la Faune et de la Flore, M.N.H.N. (3^e édit.), Paris : 38 p.
- DECAMPS, H., CAPBLANCO, J., CASANOVA, H., DAUTA, A., LAVILLE, H., et TOURENQ, J.N., 1981. — Ecologie des rivières et développement : l'expérience d'aménagement de la vallée du Lot. In : *Ecologie et développement*. C.N.R.S., Paris, 219-234.
- DUVIGNEAUD, P., 1980. — *La synthèse écologique*. Doin (2^e édit. revue et corrigée), Paris : 380 p.
- FISHER, S.G., et LIKENS, G.E., 1972. — Stream ecosystem : organic energy budget. *Bio Science*, 22 : 33-35.
- FRANKEL, O.H., et SOULE, M.E., 1981. — *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, : VI + 327 p.
- GOODMAN, D., 1975. — The theory of diversity-stability relationships in Ecology. *Quat. Rev. Biol.*, 50 : 237-266.
- GREEN, B., 1981. — *Countryside Conservation*. George Allen and Unwin, Londres : XIII + 249 p.
- LAMOTTE, M., 1981. — La contribution de l'écologie aux problèmes de développement. In : *Ecologie et Développement*. C.N.R.S., Paris : 461-463.
- LAMOTTE, M., 1983. — Research on the characteristics of energy flows within natural and man altered ecosystems. In : *Natural and man altered ecosystems* (M. GODRON et H.A. MOONEY, eds). Springer Verlag, Heidelberg : 48-70.
- LAMOTTE, M., et BOURLIERE, F., eds, 1978. — *Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Masson, Paris : 345 p.
- LEFFEVRE, J.C., 1981. — Les études scientifiques, un préalable indispensable à la restructuration foncière et à l'aménagement des zones agricoles bocagères. In : *Ecologie et Développement*. C.N.R.S. : 169-192.
- LONG, G., 1974. — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes*. Masson, Paris : 252 p.

- MACARTHUR, R.H., et WILSON, E.O., 1967. — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, : 203 p.
- MAY, R.M., 1972. — Will a large complex system be stable. *Nature*, 238 : 413-414.
- ODUM, E.P., 1959. — *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co. (2^e édit.), Philadelphie : 546 p.
- ODUM, E.P., 1976. — *Ecologie. Un lien entre les sciences naturelles et les sciences humaines*. Editions HRW Ltée, Montréal, et Doin Editeurs, Paris : VII + 254 p.
- TANSLEY, A., 1935. — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecol.*, 16 : 284-307.
- VIEIRA DA SILVA, J., 1979. — *Introduction à la théorie écologique*. Masson, Paris : 112 p.