

Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole: une approche historique

Mechanism of a secondary plant succession in chalk grassland: an historical approach

THIERRY DUTOIT, DIDIER ALARD

Université de Rouen, Laboratoire d'écologie, UFR Sciences, F-76821 Mont-Saint-Aignan Cedex, France.

RÉSUMÉ

Les mécanismes des successions végétales sur une pelouse calcicole sont étudiés par les méthodes d'analyse diachronique de l'écologie historique. Les transformations observées sont : (1) des variations dans la colonisation préforestière des parcelles ; et (2) la différenciation de 2 types de pelouses, rase et haute. Le déterminisme de ces contrastes est à rechercher dans les pratiques anciennes (effet rémanent du labour) et les stratégies compétitives ou disséminatrices des espèces végétales. ▲

Mots clés : *succession, sol, écologie historique, analyses multivariées, pelouses calcicoles, Haute-Normandie, France.*

ABSTRACT

Secondary succession changes are studied in a chalk grassland by historical ecology method. Dynamics observed are: (1) differences between the plots as far as scrub invasion is concerned; and (2), a divergence between 2 types of grasslands, short swards on the one hand and tall grasslands in the other. The driving factors of such contrasts are to be found in former practices (persistent effect of ploughing) and competitive or dispersal strategies of plant species. ▲

Key words : *succession, soil, historical ecology, multivariate analysis, chalk grasslands, Upper-Normandy, France.*

Abridged version (see p. 906)

Les successions végétales secondaires sont définies comme un processus de reconstitution de la végétation après destruction totale ou partielle d'une communauté végétale préexistante [1]. Depuis le début du siècle, elles ont fait l'objet de nombreuses recherches écologiques [2-5]. Toutefois, il n'existe pas actuellement de modèle général expliquant les variations successionnelles observées et leur richesse spécifique intrinsèque [6]. Si une théorie unifiée a été proposée pour expliquer les phéno-

mènes de convergence dans les dynamiques temporelles de toutes les successions végétales [7], celle-ci ne permet cependant pas d'expliquer les phases de blocage qui apparaissent dans les séries végétales secondaires [8]. Parmi les écosystèmes étudiés pour la compréhension de la dynamique des successions végétales secondaires figurent les pelouses calcicoles [9]. Ces formations herbacées semi-naturelles sont présentes dans la plupart des pays du nord-ouest de l'Europe et ont fait l'objet de nombreux inventaires typologiques du fait de leur grande richesse biologique [10, 11]. Issus de défrichements de forêts primaires au néolithique, ces formations ont été plus ou moins utilisées par l'homme jusqu'au milieu du xx^e siècle. Consécutivement aux changements agricoles, ces milieux sont aujourd'hui abandonnés et sont le siège de colonisa-

Note présentée par Henri Décamps.

Note remise le 11 mai 1995, acceptée après révision le 3 juillet 1995.

Correspondance: D. Alard.

tions ligneuses spontanées différentes dans leur nature, leur dynamique temporelle et leur distribution spatiale. Les principaux facteurs expliquant cette hétérogénéité sont l'impact de différents régimes de perturbations sur les phytocénoses calcaires herbacées [12] et la compétition intra- ou interspécifique [13].

L'influence des anciennes pratiques agropastorales sur le déterminisme des successions végétales a été également recherchée dans le cadre d'études d'écologie historique, menées en référence aux techniques de recherches des sciences humaines [14, 15]. En faisant appel à ces méthodes [16, 17], nous avons entrepris d'évaluer l'importance des différents facteurs agro-écologiques dans les mécanismes expliquant les successions végétales secondaires d'une pelouse calcicole. A partir d'observations faites à l'échelle des parcelles et des phytocénoses, une analyse est réalisée portant sur l'impact des pratiques anciennes sur les états actuels de la végétation. Enfin, les résultats sont appliqués à la gestion agropastorale des pelouses calcicoles à court et à moyen terme.

Matériel et méthodes

Le site d'étude est la réserve naturelle des Roches de Saint-Adrien (32 ha) située dans la vallée de Seine (commune de Belbeuf, Seine-Maritime) à 15 km au sud de Rouen (1° 7' 30" E, 49° 22' 22" N). La végétation actuelle, sur un substrat crayeux du Cénomani, correspond à une mosaïque de stades successionnels secondaires d'âge et de nature différents. Le choix de ce site a été guidé par la diversité des utilisations anciennes [18] et une bibliographie importante sur la richesse botanique des pelouses [19, 20]. L'étude documentaire historique consiste en une collecte de l'ensemble des données disponibles pour le site (Tableau I). Vingt-trois parcelles ont été retenues dans un souci d'homogénéité stationnelle et floristique [21]. Ces parcelles présentent une physiologie relativement homogène de pelouse (pelouse parcellaire) ou sont plus ou moins colonisées, constituant alors des pelouses relictuelles au sein d'une trame boisée. Pour chacune de ces parcelles, sont prises en compte les caractéristiques physiques, historiques et la composition chimique moyenne du sol (Tableau II).

Les analyses de sol sont effectuées au laboratoire de l'INRA d'Arras. Pour chaque parcelle, les prises d'essai correspondent à un échantillon moyen de 25 coups de tarière,

toujours pratiqué à une profondeur maximale de 15 cm sous des groupements de pelouse, parcellaire ou relictuelle. Le carbone et l'azote sont dosés respectivement par la méthode Anne et Kjeldhal. Les bases échangeables (CaO, K₂O, MgO) sont dosées à l'acétate d'ammonium et le phosphore assimilable (P₂O₅) par la méthode d'Ölsen. La capacité d'échange cationique (CEC) est établie suivant la méthode de Metson. Le calcaire total (CaCO₃) est estimé par la méthode du calcimètre Bernard. Le tableau des données stationnelles (23 parcelles, 19 variables) est ensuite soumis à une analyse en composantes principales (ACP, logiciel STAT-ITCF).

En juin 1994, l'échantillonnage des différentes phytocénoses herbacées est réalisé par la méthode des relevés phytosociologiques [22]. Les 23 relevés (Tableau III) sont ensuite soumis à une analyse factorielle des correspondances sur le coefficient d'abondance-dominance des espèces et à une classification hiérarchique ascendante (AFC-CAH, logiciel ANAPHYTO). La nomenclature est établie à partir de la flore de Tutin *et al.* [23]. Des ouvrages de référence ont été utilisés pour l'interprétation du statut autécologique des espèces végétales [24].

Résultats

Histoire de l'utilisation des parcelles

Peu d'éléments sont disponibles sur l'utilisation agricole des pelouses de Saint-Adrien avant la réalisation du premier plan terrier en 1757. Des documents disponibles pour d'autres sites suggèrent cependant que ces formations sont issues de défrichements néolithiques anciens [25]. Cette déforestation a notamment permis à des groupements xérophiiles apparus à l'Alleröd (-11900 à -9400 BP) de coloniser les nouvelles prairies créées par l'action de l'homme au néolithique [26]. Dès l'antiquité et durant tout le Moyen Age, ces pelouses sèches ont été utilisées en parcours pastoral ou en culture (céréales, seigle, sainfoin). En Seine-Maritime, la viticulture a également occupé une place importante dans l'utilisation des sols de coteaux du Moyen Age au début du XIX^e siècle [27].

La consultation des documents cadastraux de 1822 montre que 46 % de la surface parcellaire sont occupés à cette époque par des labours, pour 50 % de pâturage (Fig. 1). Les bois de pente n'occupent qu'une faible surface (4 %) et les friches sont absentes. En 1914, la plupart des labours

Tableau I
Nature, utilisation et époque de publication des documents consultés

Documents répertoriés	Utilisation	Dates de publication
Ouvrages locaux d'histoire et de géographie	Exploitation ancienne des coteaux calcaires	1851, 1889, 1909, 1913
Thèses de sciences naturelles	Impact de l'exploitation ancienne sur la végétation	1922, 1937, 1949
Plans terriers, matrices et plans cadastraux	Évolution de l'occupation des sols depuis 1757	1757, 1822, 1914, 1930, 1989
Cartes topographiques	Boisement des pelouses depuis 1750	1750, 1889, 1963, 1989
Cartes postales anciennes et photos actuelles	Dynamique de la colonisation arborée (structure) entre 1900 et 1994 (clichés au même point de vue)	1900, 1994
Photos aériennes de l'Institut géographique national	Dynamique de la colonisation arborée (nature, structure) depuis 1952	1952, 1963, 1973, 1991, 1994
Relevés botaniques et floristiques	Évolution floristique qualitative des pelouses du site de Saint-Adrien	1816, 1859, 1863, 1879
		1891, 1896, 1908
Relevés phytosociologiques	Évolution floristique semi-quantitative	1952, 1968, 1988, 1994

Tableau II
Variables stationnelles prises en compte dans l'analyse en composantes principales des 23 parcelles

Variables	Code	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Descripteurs stationnels</i>																								
Altitude (m)	alt	75	60	60	50	75	100	110	75	50	50	85	95	80	60	50	40	30	50	80	65	40	45	50
Pente (%)	pte	40	55	55	60	45	40	50	35	60	65	40	25	25	35	55	45	55	55	25	45	55	50	35
Exposition (°)	exp	240	185	185	265	185	225	230	270	270	270	260	120	120	230	120	120	100	120	140	100	140	140	280
Facès de colonisation	col	(4)	(1)	(4)	(3)	(3)	(3)	(3)	(3)	(4)	(2)	(4)	(3)	(4)	(1)	(3)	(5)	(3)	(3)	(2)	(3)	(4)	(3)	(3)
<i>Descripteurs historiques</i>																								
Utilisation cadastrale																								
Labour	lab	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
Pâture	pât	1	2	1	2	1	2	1	0	2	2	0	0	1	2	1	2	2	1	1	2	0	1	1
Lande	lan	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
% Colonisation arborée																								
1952	52	10	0	20	1	1	0	2	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	20	5
1973	73	30	0	30	5	10	2	10	30	5	5	2	0	0	1	5	0	2	0	2	10	70	30	50
1991	91	85	2	70	50	50	40	20	80	40	30	20	2	2	5	30	20	15	20	10	20	90	70	80
<i>Descripteurs pédologiques</i>																								
N (g/kg)	N	4,56	5,49	4,02	4,90	4,11	4,39	4,36	3,71	5,10	4,66	4,76	4,24	3,95	3,77	4,04	5,60	5,00	4,20	3,43	3,52	4,70	4,79	3,21
C (g/kg)	C	50,2	63,3	47,3	55,7	45,4	46,0	52,1	45,7	61,0	53,8	53,4	52,0	48,5	53,9	47,1	62,2	55,0	48,7	42,0	40,1	54,2	56,1	42,9
CaCO ₃ (g/kg)	CaCO ₃	661	688	664	687	713	743	603	707	654	706	606	769	683	801	735	720	711	666	779	661	664	605	768
P ₂ O ₅ (g/kg)	P ₂ O ₅	0,017	0,022	0,020	0,023	0,018	0,020	0,016	0,017	0,026	0,022	0,021	0,024	0,023	0,021	0,036	0,024	0,022	0,021	0,018	0,016	0,022	0,028	0,021
MgO (g/kg)	MgO	0,13	0,17	0,14	0,15	0,11	0,11	0,17	0,12	0,17	0,15	0,17	0,13	0,13	0,12	0,15	0,14	0,16	0,15	0,11	0,11	0,17	0,18	0,08
K ₂ O (g/kg)	K ₂ O	0,13	0,15	0,14	0,17	0,12	0,13	0,16	0,13	0,18	0,13	0,16	0,15	0,15	0,14	0,14	0,13	0,13	0,15	0,14	0,13	0,12	0,13	0,11
CaO (g/kg)	CaO	11,9	12,9	12,3	12,5	12,0	11,8	13,2	11,9	12,6	12,1	13,1	12,0	11,8	11,6	11,7	12,8	12,2	12,2	11,3	11,6	12,7	13,5	11,1
pH	pH	8,0	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	8,0	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	8,0	8,0	8,0	8,0	7,9	7,9	8,0
CEC (C.mol/kg)	CEC	15,3	17,8	15,2	16,3	12,9	12,7	19,6	13,8	18,1	15,8	20,1	13,7	13,2	11,8	13,0	16,2	16,0	16,4	11,4	11,9	16,5	19,1	9,2

Utilisation cadastrale : labour, pâture ou lande en 1822, 1914 et 1989. Le codage des faciès de colonisation arborée est établi selon la dominance de l'espèce considérée au sein des groupements ligneux pionniers et suivant un gradient trophique : (1) *Juniperus communis*; (2) *Betula pubescens*; (3) *Cornus sanguinea*; (4) *Crataegus monogyna*; (5) *Fraxinus excelsior*.

Tableau III
Relevés phytosociologiques effectués sur les 23 parcelles

Espèces recensées	AFC	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Aps					+	+	+	+								+	+						
<i>Achillea millefolium</i>	Ami	1	1	2		3	2	1	2	2	2		2	2	+	+	1	1	2		3		3	+
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	Apy	+	+	+		+	+	+							+				+	+	+	+		+
<i>Anthericum ramosum</i>	Ara	+	5		1				1	1	3	1			+	+								+
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Avu		+	+		+					+	+	+	+										+
<i>Arrhenaterum elatius</i>	Ael	2					1		4	3		4	3	2		5	2	2	4			+	4	
<i>Betula pubescens</i>	Bpu						1	1			+							+		+				1
<i>Blackstonia perfoliata</i>	Bpe					+	+	+			+	+							+	+				+
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Bpi	5	2	5	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	4	5	4	4	4	3	5	5	4	
<i>Briza media</i>	Brme	+	2	+	1	+	1	1		+		+	+	+	1					1	+	+		4
<i>Bromus erectus</i>	Ber										4	4	4											
<i>Bupleurum falcatum</i>	Bfa														+				+	+				+
<i>Carex flacca</i>	Cfl	2	3	2	4	3	2	3	3	3	3	2	2	2	3	+	3	3	2	4	4	2	2	
<i>Centaurea jacea</i>	Cja		+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+		1			3
<i>Centaurea scabiosa</i>	Csc	+	+	+	+	1		+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cirsium acaule</i>	Cac	+	+	1	1	2	1	1	+	+		+					+	+	+	+	3	+	+	1
<i>Clematis vitalba</i>	Cvi	1							+										1		1	+	1	1
<i>Cornus sanguinea</i>	Csa	3	+	1	+	2	2	1	2	+	+		1	1	+	+	+	+	1	+	1	1	2	
<i>Corylus avellana</i>	Cav			+		+	+											+	+	+	+	+	+	2
<i>Crataegus monogyna</i>	Cmo	3		1	+	1	1		1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	2	
<i>Digitalis lutea</i>	Dlu	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Epipactis atrorubens</i>	Eat		+	+	+	+	+								1			+	+	+	+	+	+	+
<i>Eringyium campestre</i>	Eca	1		1		+	+		+			1	+	+					+	+	+	+	+	+
<i>Euphorbia esula</i>	Ees		+		+				+	1	+		+					+			+	+	+	+
<i>Fagus sylvatica</i>	Fsy	+	1					2										1			+			
<i>Festuca cf. lemanii</i>	Fle		3	3	3			3			2	2	2		1			2		4				
<i>Fraxinus excelsior</i>	Fex	+									+	+				+	1	+	+		+	+	+	3
<i>Galium pumilum</i>	Gpu	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Genista tinctoria</i>	Gti	+			1		1	1	+	1	+	3	1	2	+	1	1	1	2		+	+	+	+
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Gco	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Helianthemum nummularium</i>	Hnu	1	1				1	2			+	+	+	+	+		1	+		2	+	+	+	+
<i>Hieracium murorum</i>	Hmu	+	+		2	2	1		+	+		1	1	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1
<i>Hieracium pilosella</i>	Hpi		2	2	1						1				1					3	+			2
<i>Hypericum perforatum</i>	Hpe	+			+	+			+										+	+				2
<i>Hippocrepis comosa</i>	Hco	1	1	3	1			2																
<i>Juniperus communis</i>	Jco	+	1	+																+		+		
<i>Knautia arvensis</i>	Kar	+	+	+	+		+	1	+	+	+	+			+	+			+			+		
<i>Koeleria macrantha</i>	Kma		2	2	3	2	2	2	1		2	2	1	1	1	2	1	1			+			+
<i>Leontodon hyoseroides</i>	Lhy		+	1	2	1					+				+					2				
<i>Leontodon hispidus</i>	Lhi				1	1				1	+			+	1	+				3				3
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	Cle	+	1	+	+	+					+	+							+	+				2
<i>Linum catharticum</i>	Lca	+	+	+	+	+	+	+	+		+								+		+	+		
<i>Lotus corniculatus</i>	Lco	+	+	+	+	+	1		+	+			1	+	+	+	+	+	+	1	2	1	+	
<i>Ononis spinosa</i>	Osp		+	+		+				+	+							+						+
<i>Ophrys apifera</i>	Oap				+	+	+							+										
<i>Ophrys fuciflora</i>	Ofu				+	+												+						
<i>Orchis purpurea</i>	Opu					+				+	+				1					+	+			
<i>Origanum vulgare</i>	Ovu	1		+	1	2	2		3	2	2	2	2	2		1	1	1	2	+		1	1	
<i>Orobanche gracilis</i>	Ogr	+	+	+	+	+		+			+		+	+										2
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Psa	+	+									+			+				+					
<i>Platanthera chlorantha</i>	Pch	+			+															+		+		
<i>Poa pratensis</i>	Ppr			+														+				1	1	
<i>Polygala calcarea</i>	Pca	+	+	+	+	1	1	1					+		1		1	+					1	
<i>Primula officinalis</i>	Pof	+		+			1		+	+			+	+					+	+				
<i>Prunus avium</i>	Pav				+			+	+	+											+			+
<i>Prunus spinosa</i>	Psp								1									1		+				+
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	Pvu		2		2			2		2	2			+	1	2				1	2	+		+
<i>Quercus robur</i>	Qpe	+	+	+		+	+	+							+					+	+	+	+	+
<i>Rosa canina</i>	Rca	3	1	1	1	1	3	1	4	3			1		+	+	1	+	2	+	+	+	+	+
<i>Sanguisorba minor</i>	Smi	1	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1	2	2	1		1	1	1	1	3			2
<i>Senecio erucifolius</i>	Ser	+																		+		+	+	+
<i>Seseli libanotis</i>	Sli	+			+	+				1	+	2	1	3	+	4	3	3	1		+	+	3	+
<i>Seseli montanum</i>	Smo	+																				+	+	+
<i>Sesleria albicans</i>	Sal	4	5	4	5	5	4	5	4	4	4	1	3		4		2	4	4	4	5	1	+	4
<i>Solidago virgaurea</i>	Svi	+		+	+	+	+	+		+									+					+
<i>Sorbus latifolia</i>	Sla														+	+					+		+	
<i>Stachys recta</i>	Sre	+			+							+	+	+	+				+					3
<i>Teucrium chamaedrys</i>	Tch	3	2	3	2	3	3	2	2	3	3	1	3	3	2		2	2	2	2	3	3	3	+
<i>Teucrium scorodonia</i>	Tsc	+				+		+											+		+	+	+	+
<i>Thymus praecox</i>	Thp	+		2	+		1	1		+	2						1	1			2	1	+	+
<i>Tragopogon pratensis</i>	Tpr	+							+								1	1				+	+	+
<i>Trisetum flavescens</i>	Tfl								3						1	1		+		2		+	+	+
<i>Viburnum lantana</i>	Vla	1		+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	Vih		+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Viola hirta</i>	Vhi			1			1	+	+								+	+						

Coefficients d'abondance-dominance: (+) individus rares; (1) individus abondants mais recouvrement faible; (2) individus couvrant moins de 25 % de la surface; (3) de 25 à 50 %; (4) de 50 à 75 %; (5) plus de 75 %.

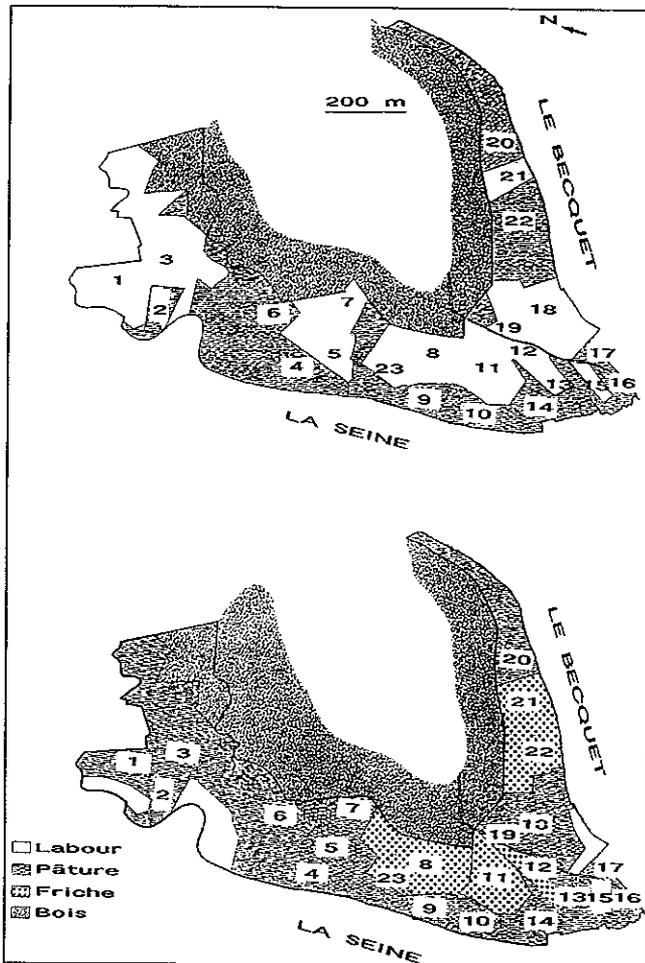


Figure 1. Évolution cadastrale de l'occupation des sols du site des Roches de Saint-Adrien entre 1822 et 1914. Les chiffres correspondent aux numéros des parcelles échantillonnées.

ont disparu au profit des pâturages (70%) et des friches (15%). En 1913, Levainville [28] signale une tentative d'acclimatation de la vigne sur la parcelle 12. Il reste sur le terrain de nombreuses traces de la pratique de cette culture comme la présence de terrasses (douve) et de tas de silex (*murgers*) provenant de l'épierrement des parcelles [29]. En 1930, lors de la refonte du cadastre, toutes les parcelles apparaissent à l'état de lande et cela reste inchangé jusqu'en 1994. Dans les années 50, quelques moutons pâturent encore les pelouses [19]. Aujourd'hui, cette activité a disparu et les parcelles échantillonnées sont toutes abandonnées.

Évolution postculturelle de la végétation

L'analyse des données floristiques de la bibliographie confirme les changements apparus dans l'utilisation des parcelles depuis le début du XIX^e siècle (Tableau IV). Après 1816, les messicoles calcaires ne sont plus signalées (*Ajuga chamaepitys*, *Iberis amara*). Les adventices des vignobles disparaissent plus progressivement et sont encore notées en 1952 (*Thlaspi perfoliatum*, *Muscari racemosum*). Indépendamment des modifications d'utilisation des terres, de nombreuses espèces signalées au début du XIX^e siècle se sont maintenues dans les pelouses écorchées et instables

des pentes les plus fortes (banquettes à hélianthèmes). Au contraire, consécutivement à l'arrêt progressif du pâturage, les espèces typiques des ourlets préforestiers n'apparaissent qu'à partir de 1950 (*Melittis melissophyllum*, *Teucrium scorodonia*, *Vincetoxicum hirundinaria*).

La comparaison de photos actuelles aux cartes postales anciennes permet de visualiser une extension des boisements aux dépens des pelouses entre 1900 et 1994 (Fig. 2). Les différentes cartes topographiques émises entre 1750 et 1989 complètent ces documents photographiques et situent le début de la colonisation arborée vers 1963. La digitalisation par carroyage des photos aériennes permet de calculer la régression des surfaces occupées par les pelouses qui passent de 49% en 1952 à 19% en 1994. Au contraire, les surfaces boisées augmentent de 51% à 81% durant la même période (Fig. 3).

L'analyse des documents photographiques montre l'existence d'une variabilité spatiale dans la colonisation arborée des pelouses. Si les arbustes pionniers envahissent en priorité les pelouses situées dans le fond des thalwegs, les anciens talus de silex constituent également des couloirs favorisant cette installation. Il en résulte, au niveau paysager, l'existence d'un véritable « damier » où certaines parcelles sont envahies par les arbustes pionniers tandis que d'autres sont plus résistantes au boisement (Fig. 4). La superposition du plan cadastral de 1822 à la dernière photographie aérienne du site suggère, pour certaines parcelles (2, 4, 9, 10), un lien entre cette résistance et une utilisation en pâturage très ancienne (Fig. 5).

Analyses multivariées des parcelles et des phytocénoses

L'ACP des données du Tableau II permet de dégager les facteurs principaux qui influencent la colonisation des parcelles (Fig. 6). Les 3 premiers axes contribuent à plus de 63% de la variation totale avec 31% pour le 1^{er} axe et 18,8% pour le 2^e.

L'axe 1 est fortement influencé par les facteurs relatifs à la fertilité des sols (MgO (coordonnées: 0,90), N (0,89), CEC (0,88), C (0,87), Ca (0,87)). A l'opposé, se trouvent des parcelles dont la teneur en CaCO₃ est forte (-0,59). L'axe 2 traduit, en coordonnées négatives, des pourcentages de colonisations passée et actuelle élevés, 1952 (-0,59), 1973 (-0,77) 1991 (-0,55), en liaison avec une utilisation ancienne des sols en labour (-0,57) ou un abandon ancien, correspondant à un état actuel de lande (-0,57). La colonisation (-0,54) est surtout marquée par des faciès à *Crataegus monogyna*. A l'opposé, figurent des pâturages anciens (0,52) faiblement colonisés par des faciès à *Juniperus communis*, *Betula pubescens* ou *Rosa canina*. Cinq groupes de parcelles peuvent être individualisés en rapport avec les données qui contribuent fortement aux 2 premiers axes: (1) le groupe A est composé d'anciens pâturages peu fertiles et peu colonisés (14, 6, 20); (2) le groupe B est également composé de pâturages anciens peu colonisés mais à sol plus riche (2, 4, 9, 10, 16, 17); (3) le groupe C est composé de parcelles peu fertiles, mais anciennement labourées et actuellement fortement colonisées par les ligneux (1, 3, 5, 8, 23); (4) le groupe D est également composé d'anciens labours colonisés mais dont les parcelles sont actuellement plus fertiles que celles du groupe C (7, 11, 21); et (5) le groupe E est composé d'anciens labours moyennement fertiles mais actuellement peu colonisés (12, 13, 15, 18).

Tableau IV
Relevés floristiques effectués sur le site des Roches de Saint-Adrien entre 1816 et 1994

Taxons	1816	1859	1863	1879	1891	1896	1908	1952	1968	1988	1994
Messicoles calcaires											
<i>Ajuga chamaepitys</i>	2										
<i>Iberis amara</i>	2										
Adventices des vignobles											
<i>Thlaspi perfoliatum</i>			4		2	2	1				
<i>Muscari racemosum</i>			1			1		1			
Espèces subspontanées											
<i>Calendula arvensis</i>						3					
<i>Isatis tinctoria</i>	3	2	1	2	2	2		2		3	2
Espèces des banquettes											
<i>Amelanchier ovalis</i>	1	1	1						1	1	1
<i>Anthericum ramosum</i>	2		2			1				2	3
<i>Helianthemum apeninnum</i>	1	1	1			1	1	1	1	2	1
<i>Helianthemum canum</i>	1	1	1				1	1	1	2	1
<i>Ononis natrix</i>	1	1	1			1		1			
<i>Ononis pusilla</i>	1		1			1		1		2	
<i>Thlaspi montanum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Viola hispida</i>	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1
Espèces des pelouses											
<i>Genista tinctoria</i>	3					4	2		1	2	4
<i>Phyteuma orbiculare</i>	2	1				1			1	1	1
<i>Polygala vulgaris</i>								1	1	1	3
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	3			2	2	4		2	2	2	3
<i>Sesleria albicans</i>	4				3			4	4	4	5
<i>Veronica teucrium</i>	1						1		1		2
<i>Ophrys sphegodes</i>			2			3			1		1
<i>Prunus mahaleb</i>			2			2		1	1	1	1
<i>Stachys recta</i>			2			3			1	1	2
<i>Primula officinalis</i>				2	2			2	1		3
<i>Carex caryophylla</i>					1			1	1	1	1
<i>Carex flacca</i>					2			3	2	1	5
<i>Carlina vulgaris</i>					1			1	1	1	1
<i>Cornus mas</i>					1		1			1	2
<i>Gymnadenia conopsea</i>						3	2		1	1	2
<i>Himantoglossum hircinum</i>						3				1	1
<i>Epipactis atrorubens</i>						2			1	1	1
<i>Ophrys fuciflora</i>						3			1		1
<i>Teucrium chamaedrys</i>						3		1	2	4	4
<i>Anacamptis pyramidalis</i>						2	1	1	2	2	3
<i>Anthyllis vulneraria</i>							1	1	2	1	3
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>							1	1	2	1	3
<i>Euphorbia esula</i>							1	2	2	1	2
<i>Juniperus communis</i>								1	2		2
<i>Melittis melissophyllum</i>								1	1		1
<i>Teucrium scorodonia</i>								1	1	1	3

(1) espèce rare; (2) assez rare; (3) peu commune; (4) assez commune; (5) très commune.

Certaines parcelles ne suivent cependant pas cette classification. La parcelle 19, bien que labourée en 1822, est peu colonisée par les arbustes et se rapproche du groupe A. Cela est peut être à mettre en relation avec le surpâturage actuel des lapins, facilement identifiable sur cette parcelle grâce à la présence de faciès bryo-lichéniques typiques [30]. La parcelle 22 est également isolée, mais figure à proximité de celles ayant subi un labour ancien (groupe D), bien qu'aucune trace de cette pratique ne soit signalée dans les documents. Elle est cependant la seule parcelle dont l'exploitation en pâturage a cessé avant 1914 (Fig. 1). Cet abandon est visible sur la Figure 2 où apparaissent des ligneux pionniers dès 1900. Pour cette parcel-

le, une augmentation de la fertilité liée à l'ancienneté de l'abandon existe et confirme les résultats de Wells *et al.* [21]. En définitive, l'ACP sépare nettement les données pédologiques des variables d'histoire de l'utilisation des sols. L'analyse relie cependant ces dernières aux taux de colonisation arborée des parcelles.

L'AFC réalisée sur la matrice des 23 relevés et 75 espèces de l'échantillonnage phytosociologique permet la discrimination des pelouses des différentes parcelles, en tenant compte de leur composition floristique (Fig. 7). Le 1^{er} axe représente 21,2% de l'inertie totale. Dans sa partie négative, figurent parmi les espèces à forte contribution *Leontodon hyoseroides* (1, 11), *Hieracium pilosella* (1, 74) et *Fes-*

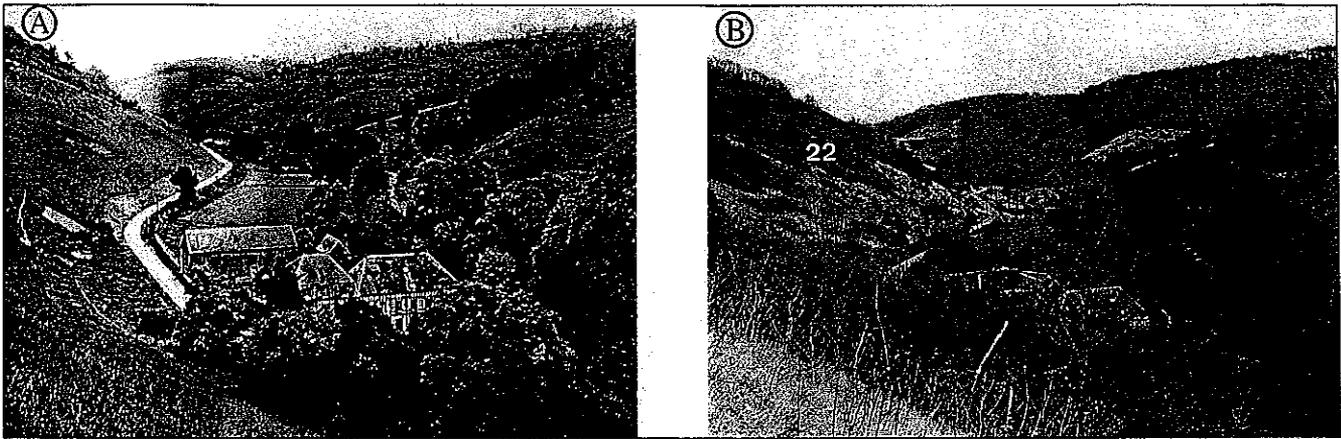


Figure 2. Colonisation arborée de la parcelle 22 entre 1900 (A) et 1994 (B).

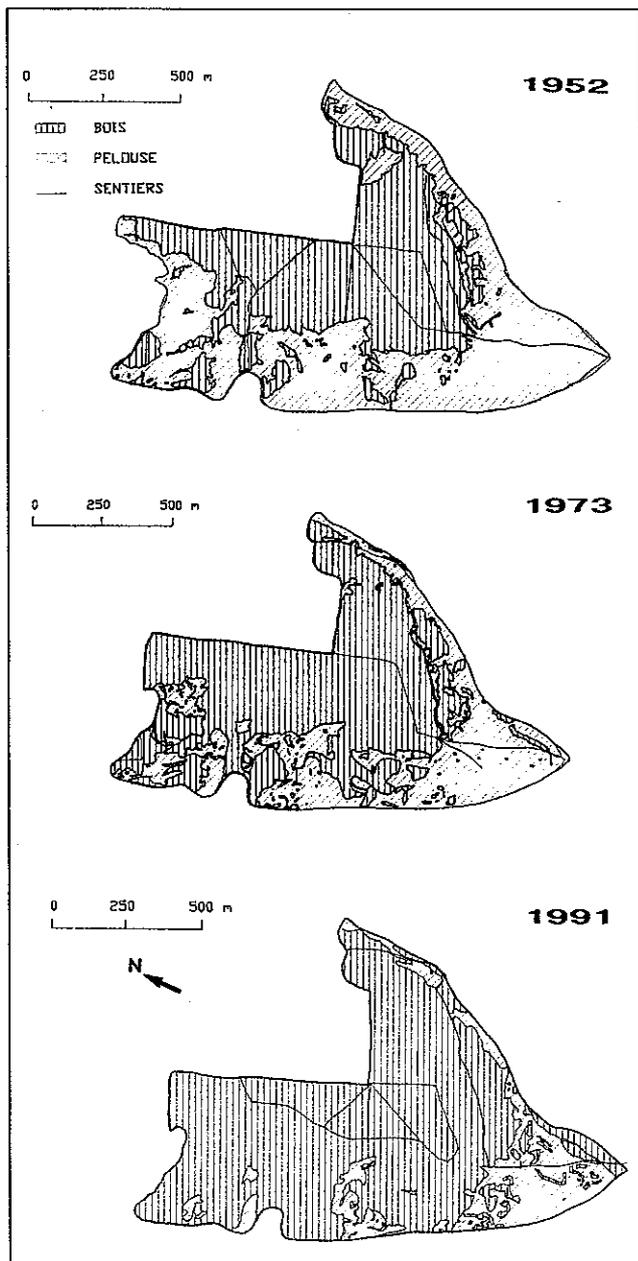


Figure 3. Cartes digitalisées de l'extension des boisements entre 1952 et 1991 sur le site des Roches de Saint-Adrien (Photos aériennes IGN 1952, 1973, 1991).

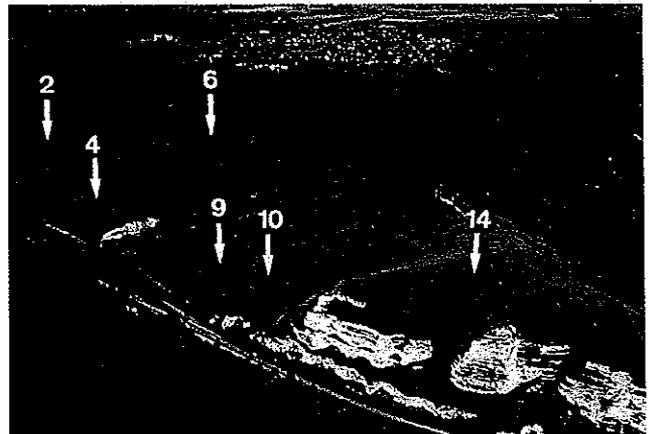


Figure 4. Pelouses résistant à la colonisation arborée. Les chiffres correspondent aux parcelles en pâturage depuis au moins 172 ans.

tuca lemanii (1, 53). A l'opposé se trouve un groupe d'espèces où figurent *Trisetum flavescens* (1, 11), *Arrhenaterum elatius* (3, 73) et *Bromus erectus* (2, 24). L'axe 1 peut être interprété comme un gradient trophique qui entraîne une physionomie contrastée des pelouses calcicoles. Il oppose 2 groupes de relevés: (1) des pelouses rases et ouvertes composées surtout d'espèces stress-tolérantes oligotrophes; et (2) des phytocénoses denses, hautes et fermées, dominées par des espèces plus mésophiles, à stratégie compétitive au sens de Grime [31].

Le 2^e axe représente 10,8% de l'inertie totale. Il est particulièrement corrélé avec *Anthericum ramosum* (1, 40), *Bromus erectus* (3, 17) et *Pulsatilla vulgaris* (0, 52). A l'opposé se trouvent les espèces ligneuses comme *Crataegus monogyna* (0, 77), *Cornus sanguinea* (0, 51) et *Rosa canina* (0, 50). L'axe 2 reflète l'émergence de phanérophtes colonisant les pelouses. Il s'apparente à un gradient de transformation successionnelle. Cette évolution se produit dans les 2 groupes de pelouses et conduit à une convergence physionomique (pelouse arbustive) et floristique (espèces



Figure 5. Superposition du plan d'utilisation cadastrale des sols de 1822 (Fig. 2) sur une photo aérienne de 1994 (Cliché IGN, 1/5000). Les chiffres correspondent aux numéros des parcelles échantillonnées, les () indiquent les anciens labours.

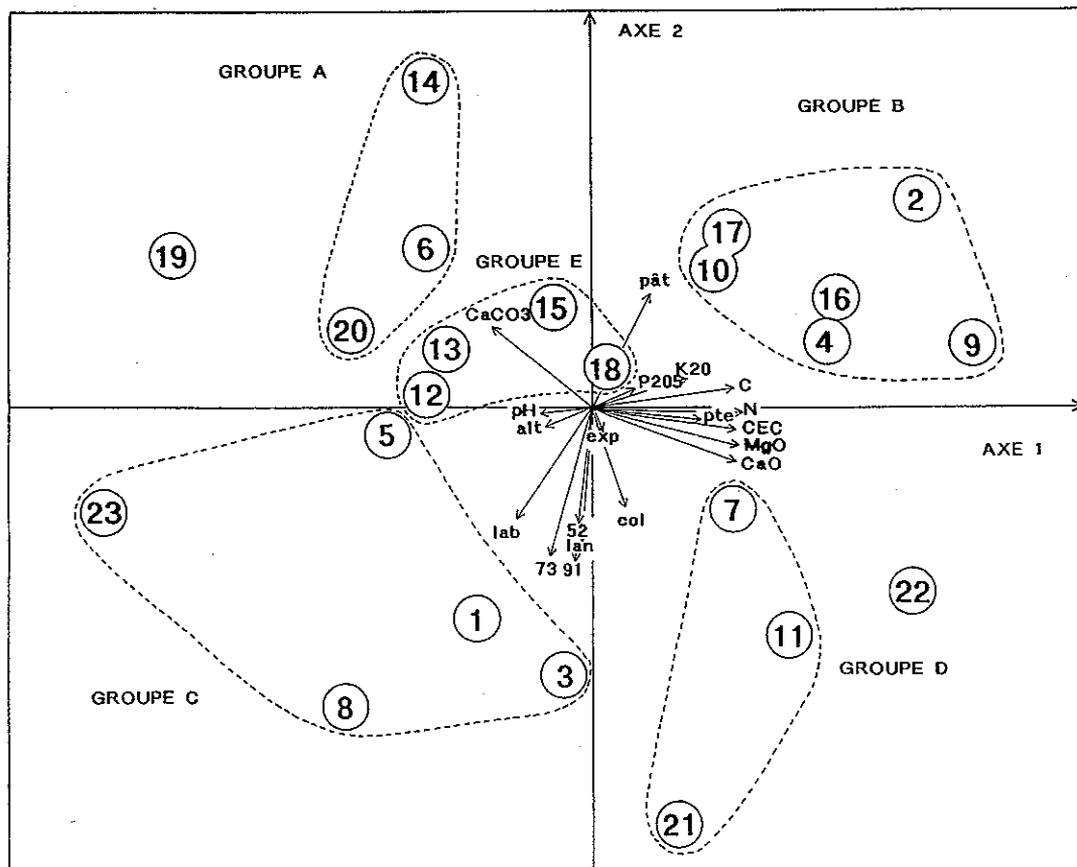


Figure 6. Analyse en composantes principales des 19 variables et 23 parcelles. Voir le Tableau IV pour le codage des variables et le texte pour la signification des regroupements.

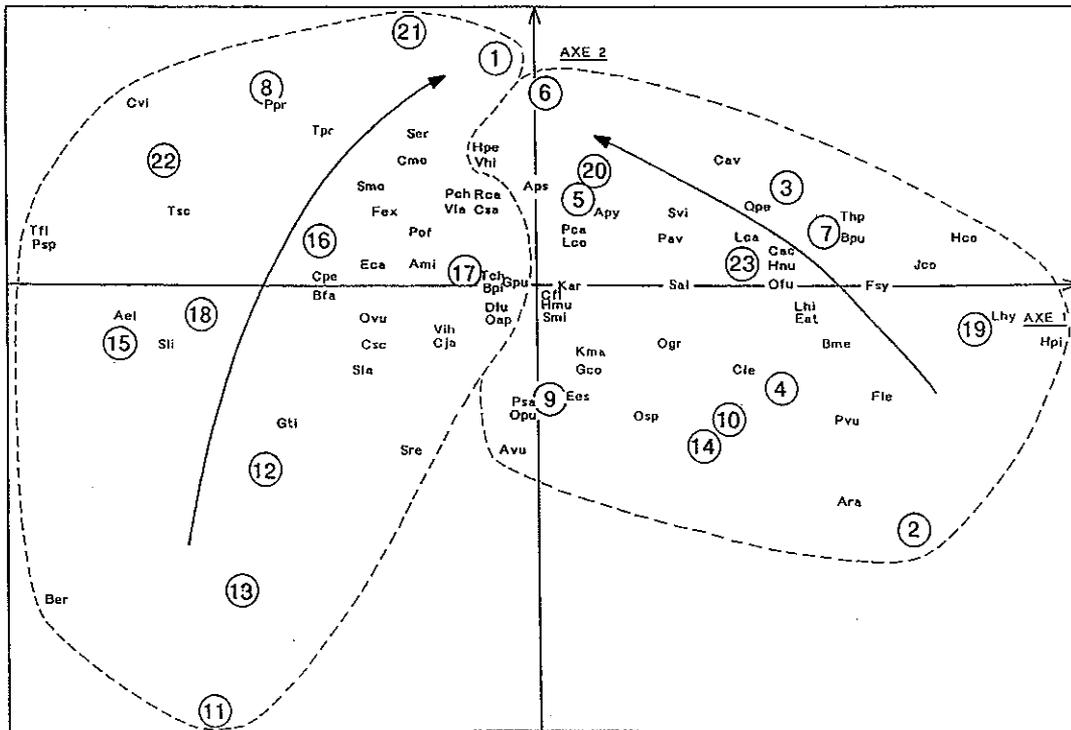


Figure 7. Analyse factorielle des correspondances des 23 relevés phytosociologiques et 75 espèces végétales présentes dans les pelouses des Roches de Saint-Adrien en 1994. Voir le Tableau III pour le codage des espèces et le texte pour la signification des regroupements et des flèches.

d'ourlets) sous l'effet de l'envahissement progressif par les ligneux (Fig. 7). L'axe 2 de l'AFC doit être distingué de l'axe 2 de l'ACP qui oppose des parcelles plus ou moins boisées, indépendamment de la structure interne des pelouses. Contrairement aux résultats de l'ACP, l'AFC et la CAH menées sur les espèces et les relevés ne permettent pas d'individualiser des groupes fins en correspondance avec une utilisation ancienne différenciée. On peut néanmoins remarquer que la majorité des pelouses rases et ouvertes sont des pâtures anciennes (8 sur 12) ou, dans le cas contraire, marquées par des perturbations actuelles (pâturage par les lapins des parcelles 19 et 23). La situation est inverse dans les pelouses hautes et fermées qui correspondent à d'anciens labours (8 sur 11).

Discussion

Dans cette étude, les principaux facteurs agro-écologiques responsables des mécanismes de succession s'expriment différemment aux échelles du parcellaire et des communautés herbacées.

Une 1^{re} analyse confirme les données documentaires et démontre l'existence d'un véritable « effet labour » qui se traduit par une colonisation ligneuse plus importante et plus rapide des parcelles anciennement labourées et cela indépendamment de leur niveau actuel de fertilité ou de leur utilisation *a posteriori* en pâturage. A cette échelle, la vitesse de colonisation peut donc être reliée aux pratiques agricoles anciennes.

Il doit être fait appel à d'autres facteurs pour expliquer l'existence de phases de résistance au boisement des stades herbacés. La persistance des pelouses face à l'implantation des ligneux pionniers est nettement due, pour certaines parcelles (groupe E), à la prédominance dans les phytocénoses herbacées d'espèces sociales et compétitives.

Leur recouvrement et la litière, qui se développent dans les 1^{res} années suivant l'abandon [32], freinent l'installation des plantules de ligneux [33]. Les pelouses hautes et denses à graminées sociales correspondent majoritairement à ce type de phytocénose dont la dynamique successionale apparaît fortement ralentie [34].

Les pelouses ouvertes (groupe A), marquées par une histoire pastorale ancienne et continue, ont une physionomie et une composition floristique proches des phytocénoses actuellement pâturées par les lapins (parcelles 19 et 23). Si le pâturage permet l'existence d'une forte diversité au sein des tapis herbacés [8], il est intéressant de constater que ces effets se ressentent encore sur les phytocénoses postpastorales, même après 50 ans d'abandon. Le pâturage est donc également à l'origine d'une déviation de la succession [35] qui initie des phases successionales possédant une inertie remarquable face aux changements évolutifs [36].

L'implantation des ligneux dans de telles pelouses semble, en revanche, directement liée à l'éloignement de la lisière forestière comme le montrent les structures de colonisation. La persistance de formations herbacées est ainsi naturellement facilitée par l'absence de sources de graines d'espèces ligneuses au moment de l'abandon de l'exploitation [37]. Néanmoins, la colonisation ligneuse reste un processus général sur les pelouses, quelle que soit leur physionomie. Les labours constituent une perturbation majeure à l'origine d'une perte de stabilité des groupements herbacés postcultureux. Les conséquences en sont une accélération du boisement en présence de semenciers ligneux et une rapide extension des pelouses fermées, généralement pauci-spécifiques. La pratique du labour a cependant permis la persistance de certaines espèces inféodées initialement aux éboulis calcaires instables (*Ajuga chamaepitys*, *Iberis amara*). Cette pratique a donc créé des biotopes refuges pour des espèces de milieux perturbés, comme il a été observé pour certains lépidoptères [38].

La gestion conservatoire des pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe consiste actuellement à maintenir un équilibre dynamique entre les différents stades d'évolution de la série végétale secondaire [39, 40]. Nos résultats confirment les conclusions de Dolman et Sutherland [41] et indiquent que cette gestion doit également tenir compte des pratiques anciennes. Ainsi, les vieilles pelouses pâturées riches en espèces doivent être considérées comme des sources potentielles et durables de semences dans des milieux à courte « mémoire séminale » [42]. La restauration de la diversité des pelouses postculturales sera plus difficile à obtenir, leur stabilité étant d'autant plus menacée en présence de graines d'espèces arbustives. Tout comme pour des pelouses sur sables calcarifères [43], des labours et des cultures pourraient être expérimentés sur ces dernières parcelles afin de retrouver certaines populations d'adventices ou de messicoles, dont les semences sont capables de se maintenir longtemps dans les sols [44].

Conclusion

L'étude des successions végétales, dans des référentiels de temps et d'espaces variés, ouvre de nouvelles perspectives d'analyses des facteurs agro-écologiques susceptibles d'initier des mécanismes à inertie importante. Notre travail montre ainsi que les utilisations humaines passées (labour, pâturage) ont une influence non négligeable sur la colonisation arborée de différentes parcelles de pelouse calcicole. Mais d'autres variables, comme le pâturage des lapins, le recouvrement des graminées sociales ou l'éloignement des lisières forestières, peuvent expliquer la persistance de pelouses à l'état herbacée, même après 50 ans d'abandon du pâturage. Les actions passées de l'homme doivent donc être incluses dans les tentatives de modélisation des successions végétales actuelles. De même, les expériences de gestion conservatoire de la biodiversité des écosystèmes sont à concevoir dans une perspective sur le long terme, où les effets des pratiques actuelles structurent les écosystèmes futurs. ▼

Remerciements : cette étude a été financée par un prix de la Fondation de France (Prix Salavin-Fournier) et un contrat avec le ministère de l'Environnement (contrat DGAD-SRAE n° 94220). Nous remercions également le Conservatoire des sites naturels de Haute-Normandie et la Société AXA-Assurances pour nous avoir permis de travailler sur la réserve naturelle des Roches de Saint-Adrien, Sandra Keijzer (Deventer) et l'Observatoire régional de l'environnement (Rouen) pour la réalisation des cartes digitalisées, ainsi que les 2 relecteurs qui ont permis d'améliorer par leurs suggestions une 1^{re} version du texte.

ABRIDGED VERSION

Despite an important body of literature on the study of secondary plant successions, very few work focusing on former long-term lapsed land uses (more than 150 years) have been carried out.

In a chalk grassland (23 plots) situated in a nature reserve in the Seine valley, we have used several means (land register, aerial photographs, monographs) to monitor the changes which have occurred since 1822 in the land use and plant composition. Multivariate analysis performed on current data, collected for soils (chemical analysis) and grassland plant communities (phytosociological relevés) were carried out with a view to correlating the past and present land uses of the plots. Several results can be identified thanks to this comparison: (1) the plots were managed in different ways over this 170-year time period (ploughed, grazed) but they all have been abandoned since the 1950s; (2) a clear difference emerges between post-cultural (ploughed at least once) and post-pastoral plots (only grazed), the latter being less invaded by scrub than the former; (3) 2 contrasting types of chalk grassland plant communities can be described in the plots: short swards dominated by *Hieracium pilosella*, *Festuca lemanii*, mostly occurring in

post-pastoral plots, and tall grasslands overtopped by spreading competitive tussock grasses such as *Bromus erectus*, occurring mainly in post-cultural plots.

At the scale of the plot, the enduring effect of past ploughing increases the succession process, i.e. spontaneous reforestation. In the grassland plant communities, this history, which indicates a major perturbation of the soil, seems to increase the dominance of social grasses and leads to a tall grassland physiognomy. Moreover, such closed types of phytocenoses represent relatively stable stages in the succession dynamics as they inhibit scrub encroachment. Nevertheless, the main process involved in succession changes is a global extension of wooded species in the chalk grasslands, whatever the history of the plots or the physiognomy of the grasslands may be. Distance to the seminal reservoir, i.e. the forested plots, plays here an important role.

In conclusion, the study of the effect of past land uses on long-term lapses underlines their importance as driving factors in the contrasted evolution along succession gradients which occur in our chalk grassland. They can then usefully be correlated with other features, such as competitive or dispersal plant strategies, in order to build predictive models on the potential dynamics induced by actual management. ▲

RÉFÉRENCES

1. Clements F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Inst. Publ.
2. Lepart J., Escarré J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14: 133-78.
3. Pickett S.T.A., Collins S.L., Armesto J.J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-71.
4. Glenn-Lewin D.C., Peet R.K., Veblen T.T. 1992. *Plant succession. Theory and prediction*. Cambridge: Chapman and Hall.
5. McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*. 110: 115-47.
6. Palmer M.W. 1994. Variation in species richness: towards an unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 511-30.
7. Tilman D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *Amer. Natur.* 125: 827-52.

8. Van der Maarel E., Sykes M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.* 4: 179-88.
9. Hillier S.H., Walton D.W.H., Wells D.A. 1990. *Calcareous grassland: ecology and management*. Bluntisham: Bluntisham Books, Huntingdon.
10. Willems J.H. 1982. Phytosociological and geographical survey of *Mesobromion* communities in Western Europe. *Vegetatio*. 37: 141-50.
11. Royer J.M. 1985. Liens entre chorologie et différenciation de quelques associations du *Mesobrometum erecti* en Europe occidentale et centrale. *Vegetatio*. 59: 85-96.
12. Bobbink R., Willems J.H. 1991. Impact of different cutting regimes on the performance of *Brachypodium pinnatum* in dutch chalk grassland. *Biol. Cons.* 56: 1-21.
13. Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-45.
14. Crompton G., Sheail J. 1975. The historical ecology of Lakenheath Warren in Suffolk, England: a case study. *Biol. Cons.* 8: 299-313.
15. Sheail J. 1979. Documentary evidence of the changes in the use, management and appreciation of the grass-heaths of Breckland. *J. Biogeo.* 6: 277-92.
16. Sheail J. 1980. *Historical ecology: the documentary evidence*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology.
17. Lizet B., de Ravignan F. 1987. *Comprendre un paysage: guide pratique de recherche*. Paris: INRA.
18. Dutoit T., Cappelaere M., Alard D. 1994. Pratiques agro-pastorales anciennes et évolution des paysages: l'exemple des pelouses calcicoles de Haute-Normandie. *Actes Museum Rouen* 2: 10-39.
19. Liger J. 1952. Études sur la végétation des falaises calcaires de la Basse-Seine. *Bull. Soc. Sci. Nat. Mus. Rouen* 85: 17-53.
20. de Foucault B., Frileux P.N. 1988. Étude phytosociologique des corniches et côtes calcaires de la basse vallée de Seine. *Doc. Phyto.* 11: 159-83.
21. Wells T.C.E., Sheail J., Ball D.F., Ward L.K. 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: relationships between vegetation, soils and land-use history. *J. Ecol.* 64: 589-626.
22. Guinochet M. 1973. *Phytosociologie*. Paris: Masson.
23. Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1964-1980. *Flora Europaea*. Vols 1-5. Cambridge: Cambridge University Press.
24. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common british species*. London: Unwin Hyman.
25. Smith C.J. 1980. *Ecology of the English chalk*. London: Academic press.
26. Bush M.B., Flenley J.R. 1987. The age of the british chalk grassland. *Nature* 329: 434-6.
27. Delisle L. 1851. *Études sur la condition agricole et l'état de l'agriculture au Moyen Age en Normandie*. Brionne: Gérard Montfort.
28. Levainville J. 1913. *Rouen: étude d'une agglomération urbaine*. Paris: Armand Colin.
29. Allorge P. 1922. *Les associations végétales du Vexin français*. Thèse de doctorat d'État. Paris.
30. Boulet V. 1989. Organisations et dynamiques structurales des anciens parcours pastoraux en milieux calcicoles atlantiques. *Coll. Phyto.* 12: 313-29.
31. Grime J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
32. Alard D., Bance J.F., Frileux P.N. 1994. Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: consequences for wildlife and biodiversity conservation in central Normandy (France). *J. Env. Manag.* 42: 91-109.
33. Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons.
34. Willems J.H., Peet R.K., Bik L. 1993. Changes in chalk grassland structure and species richness resulting from selective nutrients additions. *J. Veg. Sci.* 4: 203-12.
35. Gibson C.W.D., Brown V.K. 1991. Grazing and vegetation change: deflected or modified succession. *J. Appl. Ecol.* 29: 120-31.
36. Taton T., Magnin F., Bonin G., Vaudour J. 1994. Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I. Vegetation and soil. *Acta. Oecol.* 15: 431-47.
37. Escarre J. 1979. *Étude de successions post-culturelles dans les hautes garrigues du Montpelliérais*. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier.
38. Morris M.G., Thomas J.A., Ward L.K., Snazell R.G., Pywell M.J. 1994. Re-creation of early successional stages for threatened butterflies on ecological engineering approach. *J. Env. Manag.* 42: 119-35.
39. Arlot C., Hesse J. 1981. Éléments pour une gestion d'un milieu calcicole de plaine: l'exemple de la réserve naturelle de la Grand-Pierre et de Vitain (Loir-et-Cher). *Bull. Ecol.* 12: 249-94.
40. Maubert P., Dutoit T. 1995. *Connaître et gérer les pelouses calcicoles*. Montpellier: ministère de l'Environnement, cahier ATEN/CDPNE.
41. Dolman P.W., Sutherland W.J. 1991. Historical clues to conservation. *New Scientist* 751: 40-3.
42. Dutoit T., Alard D. 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiv. & Conserv.* [in press].
43. Dolman P.W., Sutherland W.J. 1994. The use of soil disturbance in the management of Breckland grass heaths for nature conservation. *J. Env. Manag.* 41: 123-40.
44. Moore P.D. 1983. Seeds of thought for plant conservationists. *Nature* 303: 572.

Comptes rendus de l'Académie des Sciences Série III, Sciences de la vie/Life sciences

23, quai de Conti, 75006 Paris, France
Tél. : (33.1) 44.41.43.69 - Fax : (33.1) 44.41.43.74

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Afin d'accélérer le traitement de votre manuscrit, nous vous invitons à suivre avec soin les instructions suivantes. Les *Comptes rendus* « Sciences de la vie/Life sciences » de l'Académie des Sciences publient chaque mois des communications ayant trait à tous les domaines de recherche biologique et médicale. Les manuscrits sélectionnés pour publication seront soit des articles de recherche dérivant des travaux originaux, soit éventuellement des articles de synthèse, consacrés aux sujets les plus actuels de la recherche en biologie. Le journal assure une publication très rapide (dans les six semaines suivant l'acceptation du manuscrit) et une diffusion internationale. Les articles doivent être compréhensibles par un lectorat aussi large que possible. Ils doivent être écrits de façon claire et concise en français ou en anglais. Il est demandé de fournir une version abrégée dans l'autre langue que celle utilisée pour la version principale. Dans le cas d'un article en anglais, l'Académie des Sciences pourra, si nécessaire, prendre en charge la traduction en français du résumé et de la version abrégée, avant de les soumettre à l'auteur pour approbation.

Soumission et évaluation des manuscrits

La soumission d'un article de recherche implique que celui-ci rende compte de travaux non publiés et qui ne soient considérés pour publication nulle part ailleurs. Tous les manuscrits (l'original et deux copies) doivent être soumis à un membre de l'Académie, un associé étranger ou un correspondant, qui communiquera l'article au bureau éditorial. A défaut, le manuscrit peut être soumis directement au secrétaire du comité éditorial, qui se chargera de trouver un membre de l'Académie acceptant de présenter l'article. Chaque article est examiné par au moins deux arbitres choisis par le bureau éditorial. L'acceptation ou le rejet du manuscrit dépend de la décision éditoriale concernant sa conformité et des rapports rédigés par les arbitres. Le manuscrit doit être accompagné d'une lettre indiquant la rubrique scientifique à laquelle l'article est destiné (la liste des rubriques du journal est publiée dans chaque numéro).

Préparation des manuscrits

L'article peut occuper jusqu'à huit pages imprimées au total (une page imprimée équivaut à 7700 signes - lettres, symboles ou espaces). Il doit être dactylographié, en double interligne, uniquement au recto, chaque page devant être numérotée. L'original et les deux copies seront tous trois accompagnés par les figures et les tableaux. Seuls les mots destinés à apparaître en italique doivent être soulignés.

• Composition des articles de recherche

Les manuscrits comprendront les sections suivantes : page de titre, résumé, mots clés, version abrégée, introduction, matériels et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements, références, légendes des figures, figures, tableaux. Le résumé (100 à 150 mots) doit être écrit en français et en anglais, ainsi que les mots clés. La version abrégée (une page à une page et demie) doit être rédigée dans la langue opposée, sans renvoi aux figures ni mention des références.

• Page de titre

La page de titre doit indiquer : (1) le titre en français et en anglais, court (maximum 80-85 caractères), spécifique, informatif et comprenant un ou deux mots clés destinés à l'indexation; (2) le titre courant (maximum 50 caractères); (3) le prénom de ou des auteurs suivi de son nom; (4) l'adresse de ou des auteurs comprenant le service, l'insti-

tution, la ville, le code postal et le pays. L'auteur auquel la correspondance sera adressée doit être indiqué, et son adresse doit inclure ses numéros de téléphone et de télécopie.

• Références

Les références doivent être numérotées dans l'ordre d'apparition dans le texte. Elles comprendront dans l'ordre suivant : les noms d'auteurs, l'année, le titre de l'article, le titre du journal abrégé selon les normes internationales indiquées dans la liste mondiale des périodiques scientifiques, le volume, les pages, ainsi que le nom et la ville de l'éditeur dans le cas des livres. Les références doivent par conséquent être présentées de la manière suivante :

1. Graigen W.J., Caskey C.T. 1987. Translational frameshifting: where will it stop? *Cell* 50: 1-2.
2. Neilands J.B. 1974. Iron and its role in microbial physiology. In: Neilands J.B., ed. *Microbial iron metabolism*. New York: Academic Press, 3-34.
3. Miller J.H. 1972. *Experiments in molecular genetics*. Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.

• Figures

Un jeu de photographies ou documents originaux doit être fourni pour la reproduction des figures. Si possible, les figures devraient être soumises dans leur format final, c'est-à-dire 85,5 mm de large. Les figures occupant une double colonne - si elles ne peuvent être évitées - ne devraient pas dépasser une largeur de 175 mm. Aucun document original ne doit dépasser le format A4 (21 x 29,7 cm). L'inclusion de figures en couleurs n'entraîne aucun coût supplémentaire pour l'auteur, mais celles-ci ne seront acceptées que si les arbitres les jugent essentielles.

• Conventions et abréviations

Les abréviations doivent être définies entre parenthèses lors de leur première citation dans le texte. Les unités, symboles et nomenclature doivent respecter les conventions internationales. Les unités de mesure standard et les symboles d'éléments chimiques seront utilisés sans être définis dans le manuscrit.

• Traitement informatique des manuscrits

Afin d'accélérer la publication, il est recommandé aux auteurs de fournir avec le manuscrit la disquette correspondante, au format 5"1/4 ou 3"1/2, éditée de préférence en *Word* et portant les indications suivantes : titre exact du fichier, nom du système d'exploitation (ex. : MS DOS, Apple, Unix), nom du traitement de texte et numéro de version (ex. : Word 5.1). Si le logiciel le permet, les enregistrements seront effectués en format « texte » ou « Ascii ». Les tableaux doivent être enregistrés dans un fichier séparé.

Correction des épreuves

Les épreuves doivent être corrigées avec soin dès réception (les corrections portant uniquement sur les erreurs typographiques) et renvoyées à l'éditeur sous 48 heures par courrier express ou par télécopie.

Tirés à part

Les auteurs recevront gratuitement 25 tirés à part de leur article et pourront obtenir des exemplaires supplémentaires à leurs frais. Le bon de commande est joint aux épreuves et doit être retourné avec ces dernières à l'éditeur si l'auteur désire des tirés à part supplémentaires.

Disponibilité du matériel

La publication d'un article de recherche dans les C. R. Acad. Sci. implique que les auteurs sont prêts à mettre gratuitement à la disposition de leurs collègues chercheurs pour leur usage personnel tous les clones de cellules, ADN, ou anticorps, etc. qui ont été utilisés dans les expériences rapportées et ne sont pas disponibles dans le commerce. Les séquences d'acides nucléiques et de protéines doivent être déposées avant publication dans la banque de données appropriée, et les numéros d'accès communiqués au stade des épreuves afin d'être indiqués dans l'article. ▲