

LA NICHE ECOLOGIQUE, MYTHE OU REALITE ?

par Jacques BLONDEL * et François BOURLIÈRE **

SOMMAIRE

I. RAPPEL DE GENERALITES	345
II. LA NICHE ECOLOGIQUE DANS LA COMMUNAUTE	349
1. Biotope, habitat, niche	349
2. L'hypervolume d'Hutchinson	349
3. Les paramètres de la niche	351
III. LES NICHES ECOLOGIQUES DANS L'ESPACE	358
IV. REGULATION DES NICHES	361
V. LA NICHE DANS LE TEMPS	364
CONCLUSION	369
SUMMARY	370
BIBLIOGRAPHIE	371

I. — RAPPEL DE GENERALITES

Sous-jacent à l'ensemble de la théorie écologique, le terme « niche » est probablement l'un des vocables les plus souvent utilisés dans notre discipline. Employé trop souvent à tort et à travers dans les multiples sens que lui confère la densité de son contenu, il apparaît à beaucoup comme ambigu et vague en dépit des efforts maintes fois déployés pour préciser ses contours, notamment depuis une dizaine d'années au cours desquelles de grands efforts ont été faits pour formuler une théorie cohérente de la niche.

* Laboratoire d'Ecologie et de Phytosociologie, Institut de Botanique, 5, rue Auguste-Broussonet, 34000 Montpellier.

** Faculté de Médecine, 45, rue des Saints-Pères, 75006 Paris.

Mythe ou réalité, la niche est pour l'instant les deux à la fois ; mythe parce qu'elle représente un monde abstrait dont l'extraordinaire complexité défiera toujours l'analyse et la mesure, réalité parce que sa valeur heuristique d'une grande puissance jette une lueur sur les voies d'accès par lesquelles le biologiste peut appréhender, dans une perspective globale, où, quand, comment et pourquoi l'être vivant exerce sa fonction dans l'écosystème et trouve sa place dans la communauté.

Nous n'avons nullement la prétention de « tout dire » ici sur la niche (voir les études de Levins 1968, MacArthur 1968, Vandermeer 1972 et une brève mais claire historique du concept dans Whittaker *et al.* 1973), encore moins de proposer une démarche et un mode de raisonnement qui permettent, une fois pour toutes, de définir et mesurer la niche. Tout au plus souhaitons-nous, par l'approche réaliste de quelques exemples concrets, éclairer un peu le sujet et préciser certaines méthodes qui demeurent fidèles à la pensée de ces pionniers que furent Grinnell, Gause, Elton puis leurs continuateurs : Hutchinson, Odum, Margalef, Levins, Whittaker, MacArthur et bien d'autres. Comme le rappelle Vandermeer (1972), les développements chiffrés sur la niche et les modèles que l'on bâtit actuellement ne sont en fait que la traduction, en langage mathématique moderne, de la pensée des premiers naturalistes, la théorie actuelle de la niche n'étant que la formalisation de la démarche intuitive employée autrefois. Il est très symptomatique qu'aucune des définitions plus ou moins formelles qui ont été données au mot niche depuis 60 ans n'ait reçu un assentiment général : cela donne une idée de la difficulté du sujet. C'est qu'il est utopique de vouloir assigner au mot une définition simple qui contienne toute sa signification et qui rallie tous les suffrages. MacArthur (1968) faisait remarquer que les milieux, et plus particulièrement les milieux terrestres, ont une structure géométrique tellement complexe, qu'il n'est pas étonnant qu'un terme tel que « niche » soit ambigu ou inapproprié. Certains, tels Dice (1952) ou Weatherley (1963) par exemple, ont proposé de ne l'appliquer que dans un sens précis mais restrictif : subdivision de l'habitat, position trophique de l'animal dans l'écosystème, tout comme Clarke (1954) proposait de faire la distinction entre « niche spatiale » et « niche fonctionnelle ». Mais c'est pulvériser l'insécable et dépouiller le mot de ce qui fait son essence et sa richesse.

Car le concept de niche, pressenti par Darwin et Wallace, ébauché par Johnson dès 1910 (Gaffney 1975), formulé par Grinnell (1917, 1924) puis développé et popularisé par Elton (1927), procède d'attributs qui sont propres à l'organisme (génétiques et épigénétiques) et d'autres qui lui sont extérieurs mais qui influent sur les premiers : environnement physico-chimique et interactions communautaires (compétition, prédation, parasitisme, mutualisme).

C'est à Hutchinson (1958) enfin que revient le mérite d'avoir relancé la discussion en formalisant avec rigueur les contours du concept, le transformant en outil de travail opérationnel dont se sont emparés, pour le perfectionner et le modéliser, toute une pléiade de biologistes (Slobodkin 1962, MacArthur & Levins 1964, MacArthur 1967, 1968, Levins 1968, Colwell 1969, Roughgarden 1972, 1974, Schoener 1974, etc.). L'innovation essentielle d'Hutchinson fut :

1) d'introduire de façon formelle la notion de multidimensionnalité, ce qui permet de définir des « axes » supposés indépendants que l'on peut isoler pour les besoins de l'analyse (la niche est un hypervolume à n dimensions) ;

2) de distinguer la niche fondamentale (ou potentielle) de la niche réalisée.

Cette distinction, très importante par tout ce qu'elle implique sur les mécanismes de coexistence des espèces et, partant, sur les phénomènes de compétition, suggère que la niche fondamentale n'est pas pleinement utilisée en un point donné de l'espace et du temps. Elle introduit aussi implicitement la notion de régulation des niches dans un milieu caractérisé par une constellation de contraintes d'ordre environnemental (variabilité et prévisibilité écologique) et biotique.

Ce qui fait la difficulté du sujet, c'est que la niche peut être comprise dans trois hyperespaces qu'il est difficile de dissocier :

1) Le niveau intra-communautaire ou « microcosmique » ; c'est la conception eltonienne et gaussienne de la niche, et c'est à ce niveau qu'Hutchinson bâtit son modèle multidimensionnel en établissant comme postulat que la communauté et le biotope qui la supporte sont des entités finies et stables.

2) Le niveau inter-communautaire ou « macrocosmique » ; la niche est alors conçue dans ses relations avec les différentes valeurs que peuvent prendre les m variables des habitats, étant entendu que l'hypervolume a ses caractères propres pour chaque valeur des m variables.

3) Le niveau diachronique qui inclut la variable temps (écologique et évolutif).

Whittaker *et al.* (1973) ont proposé de sanctionner les différences de perception micro- *versus* macrocosmique en réservant le mot niche au niveau intra-communautaire et le mot *écotope* au double espace : n variables de la communauté plus m variables des habitats, ce complexe de $n + m$ variables représentant la totalité des circonstances auxquelles une espèce est adaptée (Whittaker 1969).

Certains auteurs, découragés d'avance par toutes ces difficultés d'ordre conceptuel et par le nombre de phénomènes biolo-

giques à appréhender, ont proposé d'abandonner purement et simplement la notion de niche, mais ce serait tout aussi dommage que d'abandonner la notion d'espèce sous prétexte que l'espèce est, elle aussi, une réalité insaisissable. De toute façon, il n'est que de consulter la littérature récente pour être convaincu que la notion de niche n'a pas perdu de sa vitalité. Mais un concept est une théorie et une théorie n'a pas besoin, en elle-même, d'être confirmée ou infirmée pour être féconde. Elle aura rempli son rôle si elle permet de soulever des problèmes et de proposer des thèmes de réflexion permettant concrètement, notamment par la démarche comparative, de répondre à toute une série de questions, par exemple :

- Comment et pourquoi les espèces se partagent-elles l'espace écologique ?
- Quels sont les facteurs du milieu qui déterminent le niveau de spécialisation d'une espèce ?
- Quelles sont les limites de ressemblance que plusieurs espèces affines et sympatriques peuvent présenter ?
- Quels sont les facteurs déterminant la diversité spécifique des communautés ?
- Par quels mécanismes les espèces ont-elles une influence sur les niches d'autres espèces ?

On le voit, les problèmes de concurrence interspécifique sont placés d'emblée au centre du débat et certains théoriciens de la niche comme Levins (1968) et MacArthur (1968) vont même jusqu'à affirmer, parfois avec un enthousiasme excessif, que la compétition est le moteur de l'agencement spatio-temporel des espèces d'une communauté, la niche ne pouvant être appréhendée que par l'étude de la compétition et par elle seule.

La théorie de la niche peut être abordée sous deux angles différents, soit de façon *empirique* en demandant à la nature de répondre à des questions précises que le biologiste lui pose quand il cherche, par la mesure sur le terrain, à tester des hypothèses contenues dans la théorie, soit de façon *théorique* en proposant, au moyen de modèles stratégiques, une représentation abstraite (mathématique) d'un monde réel plausible (voir l'article de F. Vuilleumier). Bien que les deux démarches devraient être complémentaires par un mouvement d'aller et retour, il faut malheureusement reconnaître qu'il n'existe guère actuellement de dialogue entre empiristes et théoriciens.

Nous n'aborderons ici que l'aspect empirique de la question, en nous situant successivement à deux niveaux : celui de la définition et de la mesure de quelques dimensions de la niche d'espèces appartenant à une même guildes puis celui, très différent dans son approche et beaucoup plus synthétique et très fécond

en biogéographie dynamique, du nombre, de la distribution, du renouvellement et de la régulation des niches dans un « univers écologique » diversifié.

II. — LA NICHE ECOLOGIQUE DANS LA COMMUNAUTE

1. BIOTOPE, HABITAT, NICHE

Pour éviter des difficultés d'ordre sémantique, définissons au préalable ces trois concepts qui sont l'objet de confusion car employés dans des sens différents. Le *biotope* est « une certaine étendue topographique homogène dans ses conditions physiques et ses caractères biotiques » (traduction libre d'après Kendeigh 1961). La définition n'est bien entendu valable qu'à l'échelle du phénomène étudié, par exemple les oiseaux forestiers, les poissons d'une rivière ou la microfaune d'un sol. Le biotope est donc une entité observable et l'on peut, pour un groupe taxinomique donné, en faire une typologie *a priori*. Quant à l'*habitat*, il se définit, *par rapport à l'espèce*, comme l'ensemble des éléments du biotope qui lui sont nécessaires pour la satisfaction de ses besoins et, par extension, comme l'ensemble des biotopes où l'espèce se trouve. L'*habitat* est donc à l'espèce ce que le biotope est au peuplement. La *niche*, attribut de la population, sera le point de rencontre entre les aptitudes de l'individu telles qu'elles sont déterminées par son phénotype et les différents caractères de l'*habitat*. Ferry (*in litt.*) a très bien exprimé cette réalité en suggérant l'image suivante : le dyptique habitat-niche est un peu comme la combinaison d'une serrure et de sa clé. La serrure, c'est l'*habitat* qui comprend une série de facteurs biotiques et abiotiques sur lesquels la population n'a pas de prise et qu'elle doit accepter tels qu'ils se présentent ; la niche, c'est-à-dire les potentialités de la population, c'est la clé qui sera plus ou moins bien adaptée à ouvrir la serrure. Tout comme certaines serrures très simples s'ouvrent avec n'importe quelle clé, certaines populations dont le génôme est très flexible, s'accommodent d'*habitats* très variés : ce sont des généralistes. A l'inverse, de même que des serrures de haute sécurité ne s'ouvrent qu'avec une clé très sophistiquée adaptée à elles seules, certaines populations sont étroitement adaptées à un seul *habitat* : ce sont les hyperspécialistes comme il en existe tant dans les forêts tropicales humides.

2. L'HYPERVOLUME D'HUTCHINSON

Soit un biotope donné à un instant t du temps. Nous appellerons conventionnellement *espace écologique* la totalité des ressources (identifiables ou non) susceptibles d'être utilisées par l'ensemble des espèces de la communauté. Parmi ces N ressources (= variables) une espèce A peut en utiliser un nombre n_A à l'inté-

rieur de limites $x' - x''$ pour la variable x , $y' - y''$ pour la variable y , $z' - z''$ pour la variable z , etc. (Fig. 1). L'ensemble de ces segments de variables sont nécessaires et suffisants pour que l'espèce A puisse se perpétuer dans le biotope. Bien entendu, la valeur adaptative (*darwinian fitness*) n'est pas uniforme le long des segments $x' - x''$, $y' - y''$, $z' - z''$; admettons par commodité et en première approximation qu'elle a la forme d'une courbe de Gauss. Pour les besoins de la représentation, imaginons que les variables puissent être représentées dans l'espace comme un ensemble de n_A coordonnées partant d'un même point d'origine, et que leurs parties utiles puissent être circonscrites par une sphère passant par les limites inférieures (x' , y' , z') et supérieures (x'' , y'' , z'')

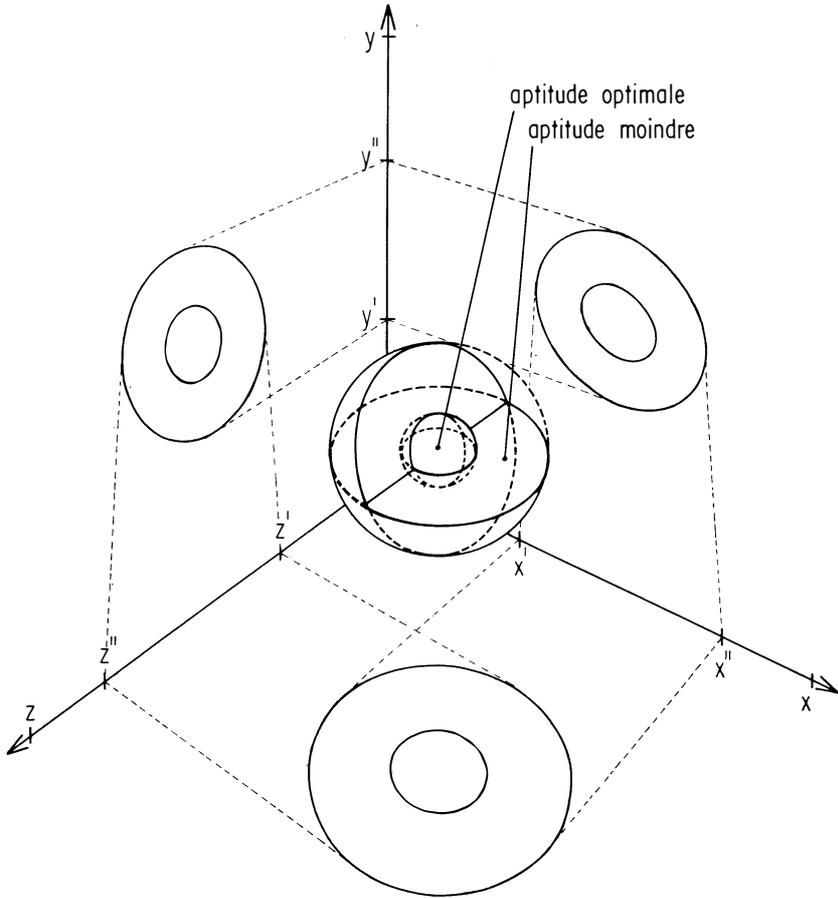


Figure 1. — Modèle illustrant la position d'un hypervolume-niche dans un espace hypothétique à trois dimensions (x , y , z) et projection de la sphère sur les trois plans définis par ces dimensions, cf. texte.

des segments de variables. L'enveloppe ainsi définie est la niche fondamentale d'Hutchinson (1958) de l'espèce *A* qui ne serait pleinement réalisée que si les conditions du milieu étaient optimales, ce qui n'arrive évidemment jamais. Cette niche définit très exactement les propriétés écologiques de l'espèce. Une espèce *B* utiliserait une autre série n_B de variables parmi le stock disponible N , et certaines de ces variables pourraient éventuellement être partagées avec l'espèce *A*. Mais cette niche fondamentale n'est qu'une abstraction car la niche réalisée, nécessairement contenue à l'intérieur des limites de la niche fondamentale, en diffère, d'abord sous l'effet des contraintes physiques et biotiques spécifiques à chaque milieu, ensuite parce que la niche fondamentale est l'expression des possibilités adaptatives du génôme total de l'espèce et non pas de la fraction de ce génôme qui est réellement représentée par chaque population particulière.

Comme le font remarquer Hutchinson (1958) puis Pianka (1974), une telle formulation de la niche suppose que toutes les variables du milieu puissent être ordonnées linéairement et qu'elles soient indépendantes, ce qui constitue une restriction très sévère au modèle. Par ailleurs, pour compléter la définition de la niche, il faudrait tenir compte, à chaque point des segments de variables, de certains paramètres démographiques fondamentaux (fécondité, densité, etc.) qui illustreraient l'efficacité de la niche mais qui ajouteraient encore de nouvelles dimensions à un édifice déjà complexe. En partant du principe selon lequel la niche est une mesure de la valeur adaptative d'un phénotype le long de gradients, Levins (1968 : 10 et suiv.) a introduit la notion de *fitness set* en établissant les courbes de valeurs adaptatives présentées par une gamme de phénotypes pour différents états de variables écologiques. Les modèles qu'il a établis ont une valeur prédictive sur les stratégies réalisées en fonction du « grain » et de la prévisibilité écologique des milieux, donc sur le nombre et le volume des niches (généralistes de type *fine-grained* dont les génotypes ont une valeur adaptative moyenne le long d'un gradient de ressources s'opposant aux spécialistes de type *coarse-grained* dont les génotypes ont une valeur adaptative optimale pour certains types de ressources). Ces modèles ont permis à Cody (1966), MacArthur & Pianka (1966) et Wilson (1968) entre autres, de proposer des stratégies adaptatives s'appliquant respectivement à la grandeur de la ponte chez les oiseaux, aux stratégies de chasse chez les prédateurs et au polymorphisme de caste chez les Fourmis.

3. LES PARAMÈTRES DE LA NICHE

Pour revenir au concret, abordons maintenant un exemple simple, celui de la mesure d'une dimension parmi les n que comprend l'hypervolume-niche, par exemple la consommation de graines par différentes espèces de Fringilles (Newton 1967, 1975).

La figure 2 illustre comment quatre espèces supposées sympatriques se partagent la nourriture, rangée en cinq classes de taille des graines qui, toutes ensemble, représentent, selon nos conventions de langage, l' « espace alimentaire » de ces quatre Fringilles. Cet espace est partagé entre les espèces en proportions variables, chacune exploitant une gamme plus ou moins vaste de graines ; de plus, certaines classes de graines peuvent être exploitées simultanément par plusieurs espèces, d'où les notions que nous allons développer de largeur de niche et de chevauchement de niche, lequel n'implique d'ailleurs pas nécessairement l'existence d'une

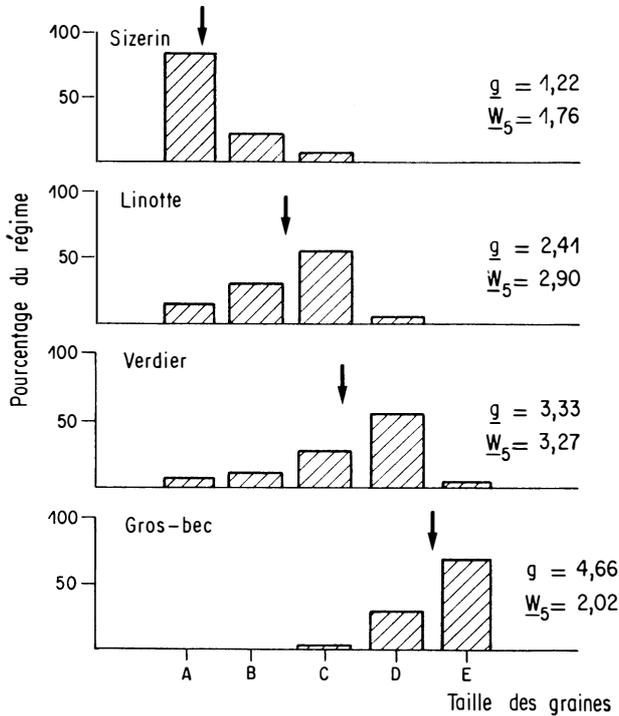


Figure 2. — Amplitude écologique, barycentre g et largeur de niche W_5 présentés par quatre Fringilles (Sizerin *Carduelis flamma*, Linotte *C. cannabina*, Verdier *C. chloris* et Gros-bec *Coccothraustes coccothraustes*) pour la dimension alimentaire de leur niche. En ordonnée, pourcentage du régime ; en abscisse, taille des graines rangées en cinq classes de taille croissante ; les flèches indiquent la position du barycentre (d'après Newton, 1967, 1975).

compétition interspécifique. En effet, l'existence d'une compétition ne pourrait être prouvée que si l'on pouvait comparer les chevauchements de niche potentiels aux chevauchements réalisés (Colwell & Futuyma 1971). Dans la pratique, l'exploration des modalités

d'exploitation d'une dimension-niche par une espèce consiste à mesurer, par une série de relevés, une fréquence, une densité ou toute expression quantitative, d'un objet (individu, comportement, nombre de captures, réaction à un stimulus, etc.) le long de cette dimension conventionnellement découpée en classes. On obtient ainsi des *profils écologiques* qui peuvent être de forme très variable et qui contiennent une information qu'il convient de résumer par des paramètres simples. Sans entrer dans le détail de l'analyse des profils écologiques et des différentes méthodes d'ordination, ce qui nous entraînerait beaucoup trop loin (cf. par exemple Godron 1971 et Daget 1976), citons quatre paramètres qui se sont avérés très utiles pour établir le diagnostic des niches.

L'amplitude écologique

Elle exprime simplement l'extension du segment utilisé de la dimension, c'est-à-dire la distance entre ses bornes, généralement exprimée en nombre de classes.

Le barycentre du profil (Daget 1976)

C'est le centre de gravité de la répartition de l'objet mesuré, symbolisé par la lettre g .

$$g = 1p_1 + 2p_2 + \dots np_n / \Sigma p$$

où p_1, p_2, p_n sont les quantités de l'objet représentées dans les classes 1, 2 ... n de la variable. Ce paramètre, qui n'est utilisable que pour les dimensions scalaires (différents gradients), situe très exactement le *preferendum* écologique d'une espèce vis-à-vis d'une ressource et permet de réaliser des ordinations d'espèces (cf. fig. 2).

La largeur de la niche

Mais l'amplitude écologique et le barycentre ne suffisent pas pour caractériser un profil, car ces paramètres ne renseignent en rien sur le mode de répartition de l'objet dans les différentes classes, c'est-à-dire sur la quantité d'information apportée par le profil. C'est ici qu'intervient la notion de largeur de niche. Simpson (1949), Horn (1966), Colwell (1969) et Pielou (1969, 1972) ont développé plusieurs formules pour mesurer la largeur de la niche. Contentons-nous de signaler l'une des plus employées actuellement :

$W = e^{H'}$ où H' est la fonction de Shannon, $-\Sigma p_i \log_e p_i$, où p_i est la proportion de la ressource représentée dans la classe i de la dimension étudiée et e la base des logarithmes naturels.

La nature mathématique de cette fonction est telle que la valeur obtenue W est bornée par 1 quand toutes les ressources utilisées sont concentrées dans une seule classe de la variable ($i = 1$) et le nombre total de classes dans le cas où les ressources

utilisées sont équidistribuées dans toutes les classes ($W_5 = 5$ si on a défini 5 classes comme c'est le cas de notre exemple, $W_{10} = 10$ si on en a défini 10, etc.). Dans l'exemple de la figure 2, $W_5 = 1,76$ pour le Sizerin *Carduelis flammea*, 2,41 pour la Linotte *Carduelis cannabina*, 3,27 pour le Verdier *Carduelis chloris* et 2,02 pour le Gros-bec *Coccothraustes coccothraustes*.

La largeur de la niche, qui correspond aux notions de *spécialiste* (niche étroite) et de *généraliste* (niche large), est un paramètre très important car il conditionne pour une bonne part les possibilités de coexistence d'espèces affines, compte tenu des caractères éco-climatiques des biotopes et de leur isolement spatial. MacArthur & Levins (1967) ont montré que le nombre d'espèces qui peuvent coexister sur une dimension-niche est égal à la longueur de cette dimension divisée par la largeur moyenne de la niche des espèces. Leur modèle montre que le niveau d'assemblage des espèces (diversité intra-biotope $H'\alpha$) augmente quand le nombre de dimensions-niche augmente et/ou quand la largeur moyenne de la niche des espèces diminue. Il montre aussi que les niches sont en moyenne plus larges (possibilités de coexistence réduites) dans les milieux imprévisibles et peu productifs (toundra, déserts) que dans les milieux prévisibles et productifs (forêts équatoriales humides). Ces points peuvent être testés par l'étude des niches le long des successions écologiques (Blondel 1976 et *sous presse*). Ce paramètre permet aussi de vérifier l'hypothèse de compression des niches dans les communautés tropicales très riches, ou au contraire d'élargissement des niches dans les communautés appauvries, par exemple sous l'effet de l'insularité. Nous l'avons fait de façon indirecte en mesurant l'amplitude d'habitat de différentes espèces le long de deux gradients homologues de biotopes en Provence et en Corse. En effet, si une population est capable d'exploiter davantage d'habitats qu'une autre, c'est que sa « clé », c'est-à-dire sa niche, est plus souple que celle de l'autre (Tableau I).

TABLEAU I

Largeur de la niche W_7 de cinq espèces d'oiseaux le long de gradients de biotopes homologues en Provence et en Corse.

Espèces	Provence	Corse
<i>Anthus campestris</i>	2,77	3,28
<i>Lullula arborea</i>	1,49	3,52
<i>Turdus merula</i>	3,57	6,09
<i>Erithacus rubecula</i>	2,79	4,88
<i>Parus caeruleus</i>	1,00	2,92

Chevauchement de niche

Contrairement aux trois précédents, ce paramètre ne concerne pas la caractérisation d'une dimension-niche. Il ne s'applique évidemment qu'aux rapports qui s'établissent entre deux ou plusieurs espèces dans l'exploitation d'une même ressource. La probabilité que, dans une communauté donnée, toutes les niches soient entièrement distinctes est nulle et ne correspond pas au modèle d'Hutchinson. Il y a chevauchement dès qu'une même ressource est simultanément utilisée par deux espèces. Chaque hypervolume englobe donc une partie d'autre(s) hypervolume(s). Rappelons que chevauchement de niche ne signifie pas forcément compétition mais seulement « probabilité de rencontre » (cf. Colwell & Futuyma 1971) : si la ressource est abondante, c'est-à-dire si ses limites de tolérance ne sont pas les premières à être atteintes par les espèces en présence, l'offre excédant la demande, il n'y a pas de compétition, même si le chevauchement est très élevé. C'est fréquemment le cas pour de nombreuses variables d'habitat, sites de nidification, nourriture en cas de surabondance. Par contre, il y a compétition dès que la demande excède l'offre et beaucoup de travaux ont été consacrés ces dernières années pour mesurer le taux maximum de chevauchement de niche compatible avec la coexistence (Levins 1968, Vandermeer 1972, Maynard Smith 1974). La niche virtuelle qu'une population réaliserait en l'absence de compétiteurs ne pourrait être mesurée qu'en éliminant les concurrents supposés ou en profitant de situations où les ressources sont surabondantes (mais comment savoir si *toutes* les dimensions-niche sont surabondantes ?). L'existence d'une compétition pourrait être démontrée et son intensité mesurée si on observait une différence dans les largeurs et chevauchements de niche après éviction des compétiteurs supposés. Bien entendu, les paramètres de largeur et de chevauchement de niche sont très étroitement liés puisque les probabilités de chevauchement sont d'autant plus grandes que les niches sont plus larges et que les dimensions de cette dernière sont moins nombreuses : la très forte spécialisation (niches étroites) des espèces forestières sous les climats équatoriaux humides hautement prévisibles réduit les risques de chevauchement et permet une forte accumulation des niches dans le biotope.

Plusieurs indices de chevauchement de niche ont été proposés ; citons :

— *l'indice de Cody* (1974) : $\alpha = p_{12} / (p_{11} + p_{12})(p_{22} + p_{12})^{0,5}$

où : p_{12} est la proportion de la ressource exploitée simultanément par les espèces 1 et 2,

p_{11} est la proportion de la ressource exploitée uniquement par l'espèce 1,

p_{22} est la proportion de la ressource exploitée uniquement par l'espèce 2.

— l'indice de MacArthur & Levins (1967) :

$$\alpha_{jk} = \alpha_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \cdot \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

où p_{ij} et p_{ik} sont les proportions de la ressource i utilisées par les espèces j et k .

— l'indice de Morisita (in Horn 1966) :

$$c\lambda = \frac{\sum_{i=1}^n x_i y_i}{(\lambda_x + \lambda_y) XY}$$

où : x_i et y_i sont les quantités de la ressource i exploitées respectivement par les espèces x et y ,

X et Y sont les quantités totales de ressources exploitées par les espèces x et y ,

λ_x et λ_y sont les indices de diversité de Simpson.

Les coefficients de chevauchement de niche obtenus sur notre exemple par ces trois indices figurent sur le Tableau II.

TABLEAU II

Matrices de chevauchement de niche pour la dimension alimentaire de quatre Fringilles (indices calculés à partir des données de la fig. 2).

Indice de Cody :	<i>C. flammea</i>	<i>C. cannabina</i>	<i>C. chloris</i>
<i>C. cannabina</i>	0,99		
<i>C. chloris</i>	0,85	0,99	
<i>C. coccothraustes</i>	0,04	0,60	0,96
Indice de MacArthur & Levins :	<i>C. flammea</i>	<i>C. cannabina</i>	<i>C. chloris</i>
<i>C. cannabina</i>	0,29		
<i>C. chloris</i>	0,19	0,39	
<i>C. coccothraustes</i>	0,04	0,07	0,17
Indice de Morisita :	<i>C. flammea</i>	<i>C. cannabina</i>	<i>C. chloris</i>
<i>C. cannabina</i>	0,35		
<i>C. chloris</i>	0,16	0,51	
<i>C. coccothraustes</i>	0,00	0,04	0,39

On remarquera que ces coefficients donnent des résultats assez différents ; cela tient à ce qu'ils sont calculés, soit sur des quantités absolues (indice de Morisita), soit sur des pourcentages

simultanément ou séparément utilisés, mais toutes classes confondues (indice de Cody), d'où les valeurs bien plus élevées de ce dernier par rapport aux deux autres. Mais ce qui importe, c'est que les différents indices varient dans le même sens, ce qui est le cas, à quelques nuances près.

On trouvera dans certains articles de ce fascicule, notamment celui de Cl. Henry, d'autres exemples détaillés sur la mesure de dimensions-niche et sur les différences entre niches d'espèces affines sympatriques.

Bien que les différentes expressions de la niche que nous venons d'étudier soient partielles et grossières — mais il ne peut en être autrement — elles confèrent à la notion de niche une portée pratique directement utilisable par le biologiste et permet de faire des prédictions et hypothèses illustrées par le modèle de la Fig. 3 :

- Plus les niches sont étroites, plus elles pourront être nombreuses sur une même dimension qui pourra accueillir davantage de spécialistes (N° 3 sur la fig. 3) que de généralistes (N° 4) ;

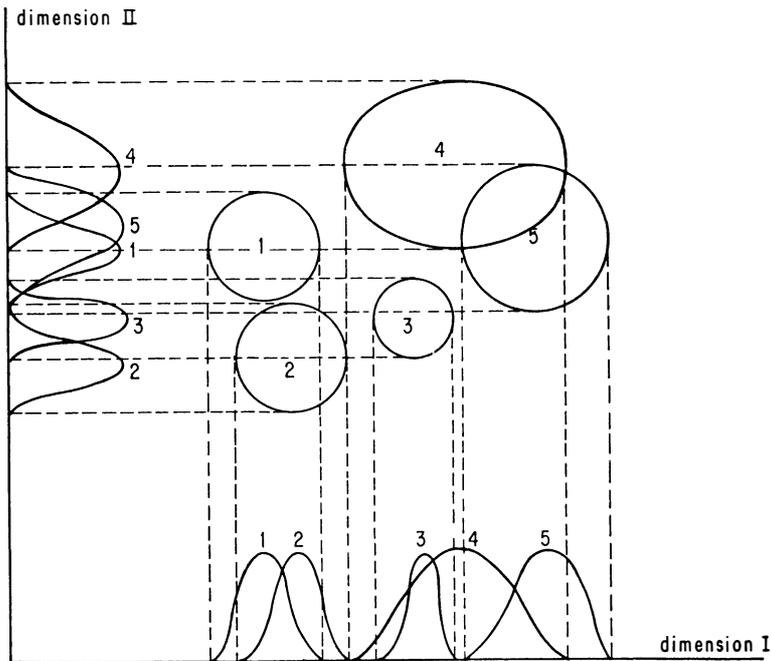


Figure 3. — Représentation des niches hypothétiques de cinq espèces et de leur degré de chevauchement pour deux dimensions supposées indépendantes. On remarquera que des espèces dont le degré de chevauchement est élevé sur une dimension peuvent être totalement isolées par une deuxième (d'après Pianka, 1974).

— les possibilités de coexistence augmentent quand le nombre de dimensions-niche augmente. Cela nous rappelle le modèle lognormal de Preston (1962) qui prévoit que le nombre d'espèces dans un biotope est fonction du nombre de variables indépendantes. On voit aussi sur cette figure que les possibilités de coexistence sont d'autant plus élevées que les niches en présence comprennent davantage de dimensions car un grand nombre de dimensions augmente les chances que l'une d'elles isole l'ensemble des autres. C'est ainsi que les espèces 1 et 2, largement chevauchantes sur la dimension I sont isolées par la dimension II. Quant à l'espèce 3, qui est un spécialiste à niche étroite, sa niche est entièrement incluse dans celle de l'espèce 4 sur la dimension I et chevauche celle des espèces 1 et 2 sur la dimension II ; il n'empêche que, dans l'espace créé par ces deux dimensions, elle est totalement isolée des trois autres espèces.

Ce modèle simple permet de saisir tout à la fois la puissance heuristique du concept de niche et sa difficulté : pour juger de l'importance des chevauchements de niche en tant que facteur limitant les possibilités de coexistence de 2 ou plusieurs espèces, il faudrait connaître la position de la niche sur l'ensemble de ses dimensions ; seuls les modèles mathématiques parviennent à de telles performances !

III. — LES NICHES ECOLOGIQUES DANS L'ESPACE

Nous avons jusqu'ici exploré les caractères de cette entité fonctionnelle qu'est *une niche* parmi toutes celles qui constituent la communauté. Mais une autre approche, très en vogue actuellement, peut consister à établir un inventaire *des niches* rassemblées dans un biotope ou à suivre le devenir de ces niches quand le biotope se transforme peu à peu. Alors que la première approche est analytique ou « réductionniste », la seconde est synthétique et se situe à un autre niveau de la prospection scientifique ; elle permet en particulier d'aborder le problème de la variation des niches et de leur régulation dans une mosaïque de biotopes, par exemple quand ces derniers passent graduellement de l'un à l'autre le long d'une succession écologique. Bien entendu, cette conception de la niche intègre la notion hutchinsonienne sans qu'il soit nécessaire de l'expliciter. Il ne nous semble pas que, dans ce cas, ce soit un abus de langage de parler d'« étude de la niche » car la problématique proposée est incluse dans la théorie de la niche, même si elle n'en concerne qu'une fraction. Il existe actuellement tout un courant de pensée qui s'intéresse moins aux problèmes d'exclusion et de compétition entre espèces qu'aux modalités de coexistence, dans les conditions naturelles, d'*assortiments d'es-*

pèces appréhendés par le biais de leurs variations dans le temps et dans l'espace.

Dans un biotope donné, l'inventaire du nombre de niches réalisées peut simplement consister à dresser la liste des espèces en se fondant sur l'axiome de Grinnell de la stricte spécificité de la niche. Il va de soi que la prise en considération du nombre d'individus ressortissant à chaque espèce rendra mieux compte du volume occupé par chaque niche dans l'espace écologique, ce volume étant d'autant plus important que l'espèce est plus abondante. De nombreux indices, dits de diversité, par exemple l'indice probabiliste de Simpson ($H = \sum p_i^2$) ou l'indice informatif de Shannon ($H' = -\sum p_i \log p_i$) rendent compte des modalités de ce partage car ils expriment la diversité des fonctions, donc des niches réalisées dans le biotope. Appelons H' cette diversité « intra-biotope ». Si maintenant nous ordonnons une série de biotopes le long d'un gradient (humidité, altitude, stades d'une succession écologique), nous pouvons, par cette métrique synthétique qu'est la diversité alpha, évaluer la variation du nombre de niches au fur et à mesure qu'on progresse le long du gradient. Lorsqu'on passe d'un biotope au suivant, les différences d'habitat rencontrées par les espèces se traduisent par un nouveau mode de différenciation des niches et les différences entre les niveaux d'assemblage des deux peuplements, H'_{α_1} et H'_{α_2} peuvent se mesurer par un indice de similitude $H'_{\beta} = H'_{\alpha_1 \&} - 0,5 (H'_{\alpha_1} + H'_{\alpha_2})$.

A l'échelle des peuplements étudiés, cet indice de similitude de type bêta est la meilleure mesure du degré de finesse dont un ensemble d'espèces fait preuve pour choisir son biotope ; ce point est fondamental pour la compréhension des mécanismes de coexistence dans les systèmes plurispécifiques complexes.

Nous pouvons enfin faire un inventaire du nombre total de niches réalisées d'une extrémité à l'autre du gradient. L'opération consiste à cumuler progressivement les nouvelles niches que l'on rencontre au fur et à mesure que la variation du biotope introduit de nouvelles conditions d'habitat. On obtient alors un nouveau type de diversité, la diversité gamma H'_{γ} . A l'échelle d'une région ou d'un gradient quelconque, la courbe de diversité gamma plafonnera quand toutes les niches auront été inventoriées. Cette diversité peut alors être considérée comme le stock de niches disponibles dans lequel chaque peuplement « puisera » les espèces nécessaires à son élaboration. Illustrons cela par un exemple concret, celui de la variation de ces trois diversités le long d'un gradient de structure de la végétation en Provence (Fig. 4). Les biotopes ont été ordonnés de 1 à 7 dans le sens d'une complexité de structure croissante, le premier étant une pelouse (plaine de la Crau) et le dernier une vieille futaie de Chênes verts. Il serait trop long de discuter cet exemple en détail (cf. Blondel 1976 et *sous presse*) et ce serait hors sujet. Contentons-nous de souligner les points suivants :

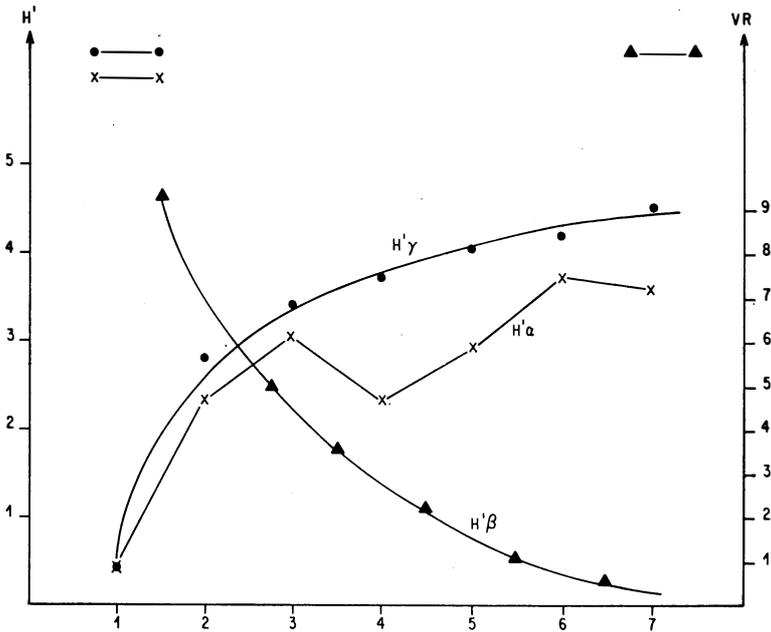


Figure 4. — Variation des diversités informatiques alpha, bêta et gamma des peuplements d'oiseaux le long d'un gradient de structure de la végétation en Provence. La courbe des diversités alpha rend compte de la variation du nombre de niches réalisées dans chaque peuplement ; celle de l'indice de similitude bêta illustre le taux de renouvellement inter-biotope des peuplements, et la courbe des diversités gamma représente l'accumulation des niches au fur et à mesure qu'on ajoute de nouveaux biotopes à l'« univers écologique » ; VR = vitesse de renouvellement des peuplements (Blondel, *sous presse*).

- l'augmentation très régulière des diversités gamma au fur et à mesure qu'on aggrandit l'« univers » inventorié, c'est-à-dire qu'on rencontre de nouvelles conditions d'habitat qui permettent la réalisation de nouvelles niches. Le dernier point de la courbe des $H'\gamma$ correspond à peu près au stock de niches dont dispose l'univers écologique pour élaborer chacun de ses peuplements ; la pente encore légèrement positive de la courbe indique toutefois que, dans cet exemple précis, l'inventaire des niches n'a pas été exhaustif ;
- la tendance à l'augmentation des valeurs prises par la diversité alpha le long du gradient : la diversité des niches est fonction du degré de complexité de structure de la végétation et le biotope 7 absorbe à lui seul une très grande partie du stock total de niches.

— la courbe des indices de similitude H'_{β} , qui varie en raison inverse de celle des diversités gamma, rend compte du taux de renouvellement des niches lorsqu'on passe d'un biotope au suivant, c'est-à-dire de leur redistribution en fonction des différences de structure des biotopes. Très importante dans les premiers stades, l'ampleur de cette redistribution s'atténue progressivement au fur et à mesure qu'on progresse le long du gradient. Autrement dit, il y a une décélération des processus successionnels que l'on peut mesurer par un paramètre de *vitesse de renouvellement* des peuplements si l'on connaît l'intervalle de temps I séparant deux stades successifs ($VR = 100 H'_{\beta} / I$, Blondel 1976). Simplifiés (faible H'_{α}) et labiles (forte H'_{β}) dans les premiers stades, les assemblages de niches deviennent complexes (forte H'_{α}) et durables (faible H'_{β}) dans les derniers par ralentissement progressif des processus d'extinction-recolonisation.

Tout un courant de recherches s'appuie actuellement sur un outil méthodologique de ce genre pour explorer les conditions de coexistence d'assortiments d'espèces en fonction de variables écologiques majeures telles que la prévisibilité éoclimatique des milieux. Il faut reconnaître qu'il n'y a pas d'autre moyen pour étudier les systèmes écologiques complexes qui ne sont jamais réductibles aux systèmes expérimentaux de laboratoire.

IV. — REGULATION DES NICHES

Combien de niches existe-t-il dans tel milieu ? Pourquoi y a-t-il plus de niches dans une forêt que dans une pelouse ? Pourquoi, à une échelle régionale, y a-t-il davantage de niches dans les milieux tempérés que dans la toundra et bien davantage encore dans les milieux tropicaux humides ? Autant de questions que l'on entend souvent ainsi que leur corollaire : existe-t-il des « niches vacantes » qui pourraient être occupées si un candidat se présentait ? La réponse à de telles questions a été l'objet de nombreuses controverses ; elle n'est pas simple car le problème de la régulation des niches est indissociable de la notion désormais capitale de « stratégie adaptative » qui doit être envisagée dans une perspective évolutive dont nous parlerons brièvement dans le paragraphe suivant.

Contentons-nous ici d'observer que s'il existait des niches vacantes, l'espace écologique ne serait pas pleinement utilisé ; il s'agit là d'un faux problème car il signifierait l'existence de discontinuités entre des hypervolumes indéformables, ce qui est contraire à la notion de réseau de relations et de coadaptations

entre populations (Whittaker *et al.* 1973). Pour un peuplement donné, ou « nomocénose » de Daget *et al.* (1972), une même quantité initiale d'énergie (ou de ressources) peut être utilisée par un nombre variable d'espèces, ce nombre étant fonction du degré de spécialisation de chacune. Aucune niche n' « attendait » le Cerf en Nouvelle-Zélande ; quand cette espèce (et bien d'autres) y fut introduite, elle se fraya une place dans les communautés en utilisant des ressources qui, jusque-là, l'étaient par d'autres espèces (saprophytes à défaut d'animaux). Il ne fit que modifier la structure des communautés en redistribuant le nombre et la forme des hypervolumes-niche déjà en place. La prolifération de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* en Camargue (Isenmann 1977) est un exemple typique d'une espèce qui a accru sa niche, non pas en s'emparant de celle d'autres espèces, mais grâce à l'accroissement de cette partie de l'espace écologique qu'elle était prédisposée à exploiter : les ordures ménagères.

Trois exemples nous permettront de tester cette hypothèse d'une saturation de l'espace écologique :

1) Pour des nomocénoses aussi typées que celles des oiseaux, la réponse des peuplements à une même variable des habitats est remarquablement identique, quels que soient les milieux et la composition taxinomique des faunes concernées. Ainsi, la variation de la diversité intra-biotope (H'_{α}) des peuplements d'oiseaux en fonction de la structure des habitats est du même ordre de grandeur en Australie et en Amérique du Nord (Recher 1969, 1971), ce qui suggère que les modalités du partage de l'espace écologique par les espèces sont moins liées aux potentialités d'approvisionnement en espèces des peuplements (les diversités régionales de type gamma sont très différentes d'une région à l'autre), qu'aux variables écologiques régissant le nombre de niches habilitées à coexister (limites à la ressemblance d'espèces sympatriques, compétition). Dans le même ordre d'idées, Blondel (*sous presse*) montre que l'augmentation du nombre de niches (exprimée par la diversité gamma) le long de gradients de structure des habitats est similaire dans quatre régions à climat méditerranéen d'Europe, d'Afrique australe, d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud (Fig. 5). Ces convergences écologiques à l'échelle du peuplement sont peut-être la meilleure démonstration actuellement disponible pour réfuter la thèse des « niches vacantes ».

Bien d'autres exemples pourraient être cités, notamment les convergences de configuration écomorphologique et de structure des peuplements chez des groupes taxinomiques différents : oiseaux (Cody 1973, Karr & James 1975), mammifères (Bourlière 1973, Brown 1975), parallélisme dans les modalités de subdivision des habitats par les peuplements d'oiseaux (Harrison 1962) etc.

2) Une preuve de l'adéquation des hypervolumes-niche à l'espace écologique nous est fournie par la comparaison de faunes

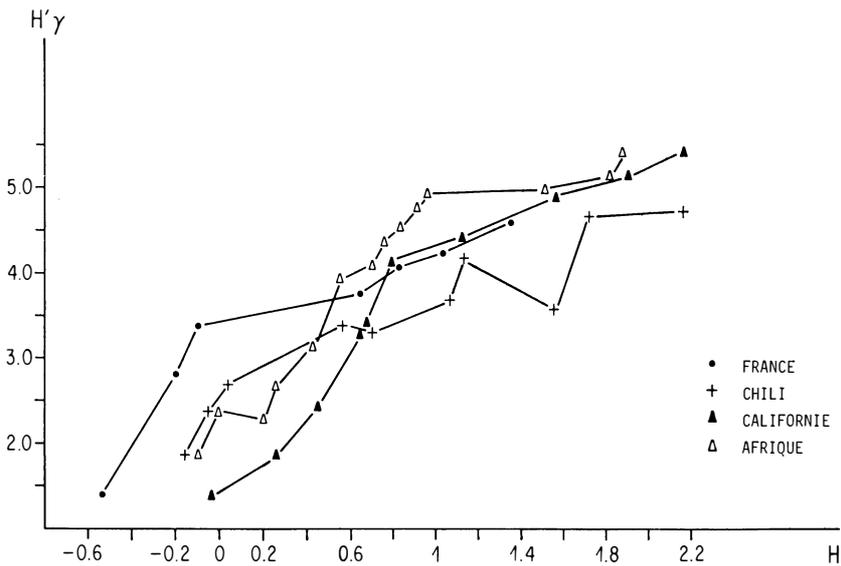


Figure 5. — Convergence dans l'évolution des diversités gamma le long de gradients de biotopes méditerranéens situés dans quatre continents différents ; H = indice de complexité de structure de la végétation (d'après Blondel, *sous presse*).

continentales et insulaires situées dans des biotopes homologues. En comparant l'avifaune de deux vieilles forêts de Chênes verts, l'une en Provence et l'autre en Corse, Blondel (*sous presse*) a observé que malgré une réduction sensible du nombre d'espèces en Corse (18 contre 23 sur le continent), la diversité de type alpha (expression du nombre de niches réalisées), la densité et la biomasse sont du même ordre de grandeur dans les deux situations : les portions de l'espace écologique « laissées libres » par les espèces exclues de la communauté insulaire ont été comblées par les espèces présentes qui ont dilaté leur propre niche. Cet élargissement des niches sous l'effet d'une moindre pression interspécifique et d'un accroissement des pressions intraspécifiques est un caractère d'insularité régulier qui fut démontré par de nombreux auteurs (Lack 1969, 1976, Crowell 1962, MacArthur *et al.* 1972, Brown 1975, Ferry *et al.* 1976, Blondel *sous presse*). MacArthur a montré que la meilleure expression de la sélection des habitats était l'indice de similitude $H'\beta$ qui rend compte du degré de ségrégation des niches. Calculé à l'échelle inter-peuplements d'une série de biotopes appartenant à un même univers écologique, le niveau de ségrégation des niches devrait être plus faible en Corse que sur le continent. C'est effectivement le cas, la moyenne des indices bêta étant, pour un univers de 7 biotopes, de 0,18 en Corse

contre 0,46 sur le continent ($P < 0,001$), tandis que la largeur moyenne des niches réalisées par l'ensemble des peuplements est de 3,24 en Corse contre 1,92 seulement sur le continent ($P < 0,001$).

3) Les expériences de défaunation des communautés insulaires réalisées par Simberloff & Wilson (1969, 1970) apportent également la preuve que l'organisation des communautés (composition, structure, hiérarchie des niches) se fait selon des normes rigoureuses qui laissent peu de place à l'improvisation, ce qui suggère très fortement une pleine saturation de l'espace écologique : après avoir exterminé par fumigation tous les arthropodes de quelques tout petits îlots au large des côtes de Floride, Simberloff & Wilson ont observé que le nombre total d'espèces qui recolonisèrent ces îlots reprit au bout de deux ans sa valeur initiale bien que les nouvelles espèces aient été, dans bien des cas, différentes des anciennes. De plus, l'analyse des relations trophiques des nouvelles communautés a révélé qu'en dépit d'une composition taxinomique différente, la nouvelle structure trophique était voisine de celle qui existait avant l'expérience de défaunation. La preuve fut ainsi apportée que, dans un biotope donné, le nombre et l'organisation des niches sont réglés de telle sorte que l'espace écologique soit saturé.

Tous ces faits tendent à prouver que l'organisation des communautés — nombre et hiérarchie des niches — obéit à des lois très générales ; mais ils ne nous disent rien des mécanismes de régulation proprement dits, c'est-à-dire des facteurs qui déterminent le nombre de niches habilitées à coexister et qui les ajustent les unes aux autres. Ces questions fondamentales relèvent du domaine de la biologie et de la génétique évolutives. Elles posent d'une façon très générale le problème de l'adaptation conçue, non pas seulement comme une adéquation actuelle plus ou moins réussie de l'organisme à son milieu, mais comme le résultat d'un processus évolutif qui modifie la valeur adaptative (*darwinian fitness*) de la population. Elles nécessitent donc la prise en considération du temps. Cet aspect de la question est beaucoup trop vaste pour que nous puissions faire mieux que l'effleurer dans le dessein de proposer quelques thèmes de réflexion.

V. — LA NICHE DANS LE TEMPS

Une distinction fondamentale est à faire entre la variabilité spatio-temporelle des niches à l'échelle « écologique » de la journée, de la saison ou de l'année (rythmes circadiens et nyctéméraux, micromigrations verticales, macromigrations saisonnières, etc.) et la variabilité évolutive des niches qui est la conséquence d'une réponse génétique de la population aux sollicitations du milieu.

Conçue dans un seul hyperespace, celui de ses dimensions à un instant t du temps et en un point donné de l'espace, la niche d'Hutchinson évolue dans un deuxième hyperespace quand on adjoint les m variables d'habitat, et dans un troisième quand on ajoute la dimension temporelle. Il est facile d'imaginer, à défaut de pouvoir les mesurer, les modifications phénologiques de la niche. C'est un problème de gymnastique intellectuelle qui peut faire le régal des modélisateurs, mais c'est une toute autre affaire d'aborder le problème du temps sous l'angle évolutif. Comment les niches se façonnent-elles et se modifient dans les milieux changeants ? Quelles sont les limites de ressemblance que des espèces affines et sympatriques peuvent présenter dans un peuplement donné ? Ces limites varient-elles avec la stabilité éco-climatique des milieux ? Autant de questions clairement posées par MacArthur & Levins (1967) et Levins (1968). A y regarder de près, elles impliquent que la compétition actuelle ou passée est le principal moteur de l'organisation spatio-temporelle des communautés car elle a suscité l'acquisition de différents mécanismes destinés à assurer l'isolement écologique des espèces : exclusion spatiale, compression des niches (MacArthur & Wilson 1967), dérive de niche, convergences ou divergences de caractères, etc. Ce rôle fondamental de la compétition explique l'intérêt — parfois trop exclusif — que les modélisateurs lui portent (MacArthur 1968, Levins 1968, Vandermeer 1972, May 1973, Roughgarden 1972, 1974). Il ne peut être question ici d'entrer dans cet immense domaine de recherche ; aussi nous limiterons-nous à quelques remarques d'ordre très général.

En partant du postulat selon lequel chaque organisme dispose d'une quantité limitée de temps, de matière et d'énergie pour se perpétuer, c'est-à-dire couvrir ses dépenses de maintenance, de reproduction et de défense (contre prédateurs, parasites et compétiteurs), il est clair que l'allocation de ces ressources en différents budgets nécessite, pour employer un mot finaliste, des « choix » dont la compréhension est capitale pour savoir comment l'organisme se conforme au mieux à son milieu. Tout le problème est de savoir pourquoi et comment telle population fait tel « choix » plutôt que tel autre. On sait bien par exemple que les stratégies r investissent plus d'énergie dans la reproduction que les stratégies K et qu'un oiseau ne pourra pas éviter avec le même succès les prédateurs si sa nourriture est rare ou abondante. Un surplus de temps et d'énergie nécessaire à l'obtention d'une nourriture rare se paye nécessairement par une plus grande vulnérabilité aux prédateurs. Il y a donc compromis entre des options conflictuelles et c'est là qu'interviennent les « choix » (entendez : pressions de sélection qui optimisent l'aptitude darwinienne pour l'allocation de l'énergie dans telle ou telle activité).

D'où l'intérêt considérable de la notion de *stratégie adaptative* qui est précisément le résultat de cette dialectique environnement-

génomique ; elle détermine les modalités de la distribution de l'énergie dans l'exploitation des différentes dimensions de la niche. Dans chaque situation particulière, la réalisation d'une stratégie est étroitement fonction des particularités écologiques des milieux (productivité, prévisibilité, contraste climatique) et des propriétés génétiques et écomorphologiques des espèces. On a beaucoup écrit sur ce thème au cours des dernières années, notamment sur les *stratégies démographiques* (cf. MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970, 1972, 1974, Blondel 1975). Il y a près d'un demi-siècle, dans son fameux théorème sur la sélection naturelle, Fisher (1930) a souligné de façon prophétique qu'il ne suffisait pas de savoir par quel mécanisme physiologique se faisait la répartition de l'énergie entre organes reproducteurs et le reste de l'organisme (facteurs immédiats), mais qu'il fallait aussi considérer les circonstances de la biologie des espèces et de leur environnement pour interpréter les quantités d'énergie allouées pour la reproduction (facteurs ultimes). Le long du continuum $r - K$, les stratégies réalisées sont le résultat d'un compromis entre l'espérance de reproduction future et le risque d'un décès prématuré. Mieux vaut-il « lancer sur le marché » beaucoup de descendants dont quelques-uns seulement seront aptes à se reproduire ou économiser ses forces en produisant moins de jeunes mieux adaptés au milieu ? A coup sûr — et les modèles de dynamique des populations le montrent — il y a corrélation entre l'énergie investie pour produire un jeune et l'aptitude de ce dernier à survivre et se reproduire à son tour. Tout le problème se ramène à une question de probabilité de survie : un organisme ayant une forte espérance de vie, donc une bonne probabilité de reproduction future, n'aura pas intérêt à « mettre tous ses œufs dans le même panier » en risquant sa contribution future par une reproduction prématurée et aléatoire.

La niche écologique optimale peut ainsi être considérée comme le meilleur compromis entre énergie investie pour la survie de l'organisme et l'énergie investie pour son propre remplacement.

Mais les stratégies démographiques ne sont évidemment que la partie d'un tout, puisqu'elles sont intimement associées à d'autres stratégies adaptatives. Parmi celles-ci, il faut rappeler l'importance des *stratégies alimentaires* à propos desquelles Schoener (1969, 1971, 1974) et Pianka (1974) nous ont beaucoup appris ; des *stratégies reproductrices* (Weir & Rowlands 1973, Emlen & Oring 1977) et des *stratégies sociales* (Wilson 1975). Toutes ces méthodes d'optimisation de l'utilisation des ressources du milieu et du groupe social ont un point commun : le rôle fondamental que jouent les comportements pour réduire le coût de « maintenance », donc pour économiser l'énergie au profit d'un investissement maximal dans la reproduction et les soins de la progéniture. Le comportement est, en effet, le mécanisme anti-gaspillage par excellence chez les animaux activement mobiles, celui qui minimise

les dépenses superflues, en orientant la recherche de la nourriture, en ritualisant le choix du conjoint, en réduisant la compétition intraspécifique par des « codes de bonne conduite », comme le comportement territorial et enfin, en facilitant la survie de l'individu et de sa descendance par toutes sortes de moyens (Bourlière 1977 et *sous presse*). La socio-écologie moderne commence maintenant à quantifier ces avantages par la méthode de la « cost-benefit analysis » (cf. par exemple Gill & Wolf 1975, Pulliam 1976, Clutton-Brock & Harvey 1976, 1977) qui permet d'établir le bilan énergétique de chaque grand type de comportement dans les conditions de vie habituelles de l'espèce. Une approche de ce genre devrait permettre d'aborder de façon objective le problème des relations interspécifiques des membres d'une même biocénose. On a probablement considéré trop exclusivement jusqu'ici que la compétition pour les ressources disponibles était le facteur principal de la structuration des communautés. Les avantages du mutualisme, des coadaptations et, peut-être même, de la coopération ont été probablement sous-estimés (Gilbert & Raven 1975). On ne peut que reporter le lecteur à la très belle synthèse de Wilson (1975) sur l'évolution des systèmes sociaux et leur signification adaptative ainsi que sur les travaux de Crook (1967, 1970) et de ses continuateurs (Clutton-Brock et Harvey, 1976, 1977) sur l'influence du milieu, notamment la distribution spatio-temporelle des ressources, sur les structures sociales.

Bien entendu, la réalisation de telle ou telle stratégie de survie est incompréhensible si elle n'est pas replacée dans le contexte du milieu dans son ensemble. Au-delà des problèmes de compétition — que les modélisateurs modernes mettent au centre du débat sur la niche — le façonnement des niches, c'est-à-dire la réalisation de stratégies complémentaires, est dictée par la structure spatio-temporelle de l'environnement que l'on peut commodément résumer par le tryptique « productivité-variabilité-prévisibilité ». Prenons l'exemple de la forte accélération des diversités régionales des avifaunes, c'est-à-dire du nombre de niches, sous les tropiques humides. Klopfer (1969) a avancé plusieurs arguments montrant que cette accélération ne peut être expliquée par la seule complexité de structure des biotopes, non plus que par la prétendue clémence éoclimatique des régions tropicales pendant le quaternaire. Elle doit être recherchée dans les conditions éoclimatiques *actuelles* : les grandes forêts tropicales et équatoriales humides (tout comme le milieu océanique) sont des milieux stables et hautement prévisibles dans lesquels chaque ressource est quasi permanente en quantité et en qualité. En vertu du principe selon lequel chaque espèce tend à adopter la technique la plus efficace et la moins coûteuse pour extraire du milieu l'énergie dont elle a besoin, elle aura tendance à se cantonner sur une petite partie seulement de chaque dimension-niche, d'où une spécialisation et une stéréotypie comportementale (Klopfer 1969)

souvent extrêmes qui laissent le champ libre à d'autres espèces par contraction des niches. Dans les milieux hautement prévisibles, il y a sélection pour des niches étroites mais efficaces avec sélection rigoureuse des habitats. La prévisibilité écologique ainsi que la finesse et le grand nombre de coadaptations (Gilbert & Raven 1975) sont probablement la principale raison de la multiplicité des niches en milieu tropical ; il n'est pas nécessaire d'invoquer systématiquement la compétition pour l'expliquer. Par ailleurs, cette hyperspécialisation doit augmenter le niveau maximal de ressemblance que peuvent tolérer deux espèces sympatriques car une communauté de spécialistes, chacun étant très efficace dans son domaine, doit présenter moins de risques de compétition qu'une communauté de généralistes dont les niches se chevauchent largement. L'envers de la médaille, c'est qu'un excès de spécialisation et de stéréotypie accroît la vulnérabilité des espèces à d'éventuels changements du milieu. Les exemples ne manquent pas d'espèces très spécialisées et étroitement coadaptées qui se font éliminer par des modifications du milieu ou par l'arrivée de nouveaux compétiteurs, notamment dans les îles (cf. par exemple Willis 1973, Rosenzweig 1975).

Inversement, il est plus difficile de s'adapter à un milieu imprévisible et/ou contrasté (périodicité saisonnière) car la partie utilisable de chaque variable du milieu change dans le temps et dans l'espace. Dans ces conditions, l'organisme est obligé d'être opportuniste et de changer de ressource pour s'accommoder de conditions capricieuses et incertaines. Dans de tels milieux, il y a sélection pour l'élargissement des niches, chaque espèce devant avoir plusieurs cordes à son arc. Les modèles de MacArthur & Levins (1967) prévoient en effet que la largeur de la niche augmente quand l'environnement est imprévisible, d'où un relâchement du niveau d'assemblage des espèces (faible H'_{α}) et, qu'au contraire, elle diminue quand l'environnement est prévisible et productif, d'où un resserrement de ce niveau d'assemblage.

En définitive, à l'échelle évolutive, la régulation des niches est fonction de trois séries de données :

- des données d'ordre historique qui fixent le stock initial d'espèces disponibles à une échelle régionale (diversité gamma) ;
- de données physiques, essentiellement climatiques, qui déterminent le niveau de prévisibilité des écosystèmes et l'amplitude des contrastes écoclimatiques (le long de gradients latitudinaux par exemple). Ces données fixent en quelque sorte les marges de manœuvre dont dispose chaque espèce pour réaliser la stratégie adaptative la mieux appropriée à son cas particulier ;
- de données génétiques qui conditionnent l'aptitude des espèces à réaliser, et éventuellement modifier, ces stratégies dans chaque situation particulière.

CONCLUSION

Que conclure de tout cela ? Il n'est que de parcourir la littérature pour s'apercevoir que le mot « niche » est utilisé à tous les niveaux de l'édifice biologique, du gène aux systèmes sociaux plurispécifiques les plus sophistiqués. Ce constat n'est pas une critique, mais la reconnaissance qu'il peut être appliqué, sans abus de langage, chaque fois qu'il est question de discerner la fonction et le devenir d'une « unité biologique élémentaire » dans un réseau de relations ou système.

Habituellement réservée à l'écologie traditionnelle, celle des populations et des communautés, donc au niveau spécifique et supra-spécifique, la théorie de la niche a pour objet de préciser, par la méthode empirique ou par les techniques de modélisation, la fonction et le devenir d'un organisme, d'une population ou d'une communauté. Dans la plénitude de son sens, la niche intègre nécessairement l'espace et le temps, ce qui fait qu'elle ne peut être « observée » mais seulement « postulée ». C'est dire qu'à l'approche factuelle qui consiste, par l'observation, la mesure et l'expérimentation, à préciser la nature des fonctions et des relations, se surimpose nécessairement une analyse évolutive et téléonomique ayant pour but d'expliquer le comment et le pourquoi.

Il n'est pas besoin d'être évolutionniste pour définir certaines dimensions importantes de la niche de la Fauvette mélanocéphale et de la Fauvette passerinette afin d'en mesurer les paramètres qui permettront d'expliquer les mécanismes actuels d'isolement des deux espèces. En ce sens, la niche est une réalité même si, dans sa totalité, l'hypervolume est irréductible à la mesure. Par contre, on ne peut faire abstraction de la biologie évolutive pour comprendre et expliquer, par exemple, les processus de convergence qui aboutissent aux mêmes scénarios de configuration écomorphologique des espèces et de distribution des niches dans l'espace écologique par les communautés d'oiseaux de France méditerranéenne, de Californie, du Chili et d'Afrique du Sud ou par les lézards des déserts australiens, africains et nord-américains. Toute une école, extrêmement active, s'attache, depuis une dizaine d'années, à jeter les bases d'une théorie de l'évolution et de la régulation des niches qui met en exergue le rôle fondamental des pressions de sélection parallèle qui s'appliquent à des groupes systématiques sans aucune parenté et conduisent à des structures absolument semblables (voir par exemple le livre collectif édité par Cody & Diamond 1975). Sans faire expressément appel aux techniques de la génétique écologique — qui se situe à un autre niveau d'expérimentation — ces travaux impliquent nécessairement la prise en compte de l'évolution des systèmes géniques et de la diversification spatio-temporelle des génômes. Williams (1972) a souligné que les processus de sélection et d'adaptation s'exercent à trois niveaux complémentaires : le

*génom*e, c'est-à-dire le capital de gènes et de combinaisons possibles au sein duquel les coefficients de sélection des allèles ne sont pas des processus indépendants et discontinus, mais intégrés à l'ensemble du complexe génétique. La sélection des allèles, qui constitue l'élément le plus « intime » du processus évolutif, se concrétise dans le *phénotype*, expression d'une combinaison particulière et unique de gènes à qui incombera la tâche de traduire, en termes d'aptitude darwinienne, le niveau d'adéquation du génôme au *milieu écologique*. Du verdict de ce dernier, dépendront les chances de perpétuation des gènes : « The success of somatic machinery and selected niches are tools and tactics for the strategy of genes... the phenomenon of fitness can be seen at all epigenetic levels, from genic interactions to the ecological niche » (Williams 1972 : 70-71). L'information contenue dans le génôme est donc le résultat sans cesse remis en cause d'un dialogue entre le milieu et les systèmes géniques. Le résultat de cette interaction est l'acquisition des différentes stratégies que nous avons très succinctement évoquées. Fisher (1930) a admirablement cerné cette réalité quand il compare la position d'une niche réalisée *B* à son modèle idéal *A*. La variation de la distance entre *A* et *B*, qui est une mesure de conformité de *B* à son environnement, peut être due à un glissement de *A* (modification de l'environnement) et/ou de *B* (mutation par exemple). Fisher a montré que même s'il existe une sélection novatrice tendant à rapprocher *B* de *A* par processus anagénétiques, elle n'a qu'une chance sur deux d'être favorable à l'espèce et qu'en tout état de cause, il n'y a aucune chance pour que *B* se confonde avec *A*. En d'autres termes, la niche qui reflète les propriétés d'un génôme particulier dans des situations particulières d'habitat peut être imaginée comme un mobile constamment en quête d'un état d'équilibre inaccessible. C'est peut-être pourquoi elle restera toujours un mythe.

SUMMARY

The niche concept in ecology can be approached either empirically or theoretically. The emphasis is laid in this paper on the empirical approach, and the authors make use of their personal field experience to illustrate the points discussed.

The usefulness of the Hutchinsonian concept of a multidimensional niche is first emphasized, together with that of the distinction between the fundamental and the realized niche. Examples are given which will help to define and quantify a niche dimension in field conditions. Taking the spectrum of seed size eaten by four sympatric species of finches as an example, a number of concepts are discussed, such as the ecological

profile of a species, the barycenter of its niche, niche breadth and niche overlap.

Niche packing and the number of niches in a given ecological universe are then discussed, together with the concepts of alpha-, beta- and gamma-diversity.

Niche regulation is also discussed at some length. The notion of a "vacant niche" is shown to be a non-problem, and this is illustrated by some examples. It is pointed out that the mechanisms of niche regulation cannot be understood without reference to the concept of adaptive strategy, whether it be at the individual or demographic level. It is hard to understand how a species has developed its ecological niche without considering the nature of the selection pressures operating in more or less changing environments.

To sum up, it is suggested that although it will always remain difficult (if not impossible) to identify and quantify all the n-dimensions of the niche of a given species, the concept remains most useful to stimulate working hypotheses, some of which at least can be tested in field conditions.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement C. Ferry, Ph. Daget et F. Vuilleumier qui ont enrichi la première version du manuscrit de leurs suggestions et critiques ainsi que les dessinateurs du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis-Emberger qui ont réalisé les figures.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux. In Lamotte, M. & Bourlière, F., Ed. — *Problèmes d'Ecologie : la démographie des populations de Vertébrés*. Masson, Paris : 147-232.
- BLONDEL, J. (1976). — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. France*, 101 : 695-718.
- BLONDEL, J. (sous presse). — Structure and dynamics of bird communities in mediterranean habitats. In di Castri, Ed. : *Maquis and chaparral ; Eco-systems of the world*. Elsevier, Amsterdam.
- BOURLIÈRE, F. (1973). — The comparative ecology of rain forest mammals in Africa and Tropical America : some introductory remarks. In Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D. Eds. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington : 279-292.
- BOURLIÈRE, F. (1977). — Significant parameters of environmental quality for non-human primates. Paper presented at the Symposium on *Ecological influence on social organization : evolution and adaptation*, New York, Wenner Gren Foundation : 1-32.
- BROWN, J.J. (1975). — Geographical ecology of desert rodents. In Cody, M.L. & Diamond, J.M., Eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press : 315-341.

- CLARKE, G.L. (1954). — *Elements of ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. (1976). — Evolutionary rules and primate societies. In : *Growing points in ethology* (P.P.G. Bateson & R.A. Hinde, Ed.) Cambridge Univ. Press : 195-237.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. (1977). — Primate ecology and social organization. *J. Zool., London*, 183 : 1-9.
- CODY, M.L. (1966). — A general theory of clutch-size. *Evolution*, 20 : 174-184.
- CODY, M.L. (1973). — Parallel evolution and bird niches. In : *Ecological Studies* N° 7 (F. di Castri & H. Mooney, Ed.) Springer-Verlag, Wien : 307-338.
- CODY, M.L. (1974). — *Competition and the structure of bird communities*. Princeton, New Jersey.
- CODY, M.L. & DIAMOND, J.M., Ed. (1975). — *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- COLWELL, R.K. (1967). — *Ecological specialization and species diversity of tropical and temperate arthropods*. Doct. Diss., Univ. of Michigan, Ann. Arbor.
- COLWELL, R.K. & FUTUYMA, D.J. (1971). — On the measurements of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 : 567-576.
- CROOK, J.H. (1967). — Evolutionary change in primate societies. *Science Journal* 3 : 66-72.
- CROOK, J.H., Ed. (1970). — *Social behaviour in Birds and Mammals*. Academic Press, New York & London.
- CROWELL, K. (1962). — Reduced interspecific competition among birds of Bermuda. *Ecology*, 43 : 75-88.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris.
- DAGET, J., LECORDIER, C. & LÉVÊQUE, C. (1972). — Notion de nomocénose, ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3-4 : 448-462.
- DAGET, Ph. (1976). — Ordination des profils écologiques. *Naturalia monspeliensia sér. Bot.*, 26 : 109-128.
- DICE, L.R. (1952). — *Natural communities*. Univ. Michigan, Ann. Arbor.
- ELTON, C. (1927). — *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. (1977). — Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197 : 150-161.
- FERRY, C., BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Plant successional stage and avifaunal structure on an island. *Proc. XVI th. Int. Orn. Cong. Aust. Acad. Sci. Canberra* : 643-653.
- FISHER, R.A. (1930). — *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- GAFFNEY, P.M. (1975). — Roots of the niche concept. *Amer. Natur.*, 109 : 490.
- GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., Ed. (1975). — *Coevolution of animals and plants*. Austin & London, University of Texas Press.
- GILL, F.B. & WOLF, L.L. (1975). — Economies of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology*, 56 : 333-345.
- GODRON, M. (1971). — *Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse Fac. Sci. Montpellier.
- GRINNELL, J. (1917). — The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34 : 427-433.
- GRINNELL, J. (1924). — Geography and evolution. *Ecology*, 5 : 225-229.
- HARRISON, J.L. (1962). — The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 31 : 53-63.
- HORN, H.S. (1966). — Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Amer. Natur.*, 100 : 419-424.

- HUTCHINSON, G.E. (1958). — Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- ISENMANN, P. (1977). — *Recherches sur l'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse (Larus ridibundus) en Europe et étude d'un exemple local : la Camargue*. Thèse Fac. Sci. Montpellier.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C. (1975). — Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. In : *Ecology and evolution of communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond, Ed.), Harvard Univ. Press, Cambridge Massachusetts : 258-291.
- KENDEIGH, S.C. (1961). — *Animal ecology*. Prentice-Hall, New Jersey.
- KLOPPER, P.H. (1969). — *Habitats and territories*. Basic Books, New York & London.
- LACK, D. (1969). — The number of bird species on islands. *Bird Study*, 16 : 193-209.
- LACK, D. (1976). — *Island Biology*. Blackwell, Oxford.
- LEVINS, R. (1968). — *Evolution in changing environments*. Princeton, New Jersey.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. *Evolution* (R.C. Lewontin Ed.) Syracuse Univ. Press, Syracuse : 159-176.
- MACARTHUR, R.H., DIAMOND, J.M. & KARR, J.R. (1972). — Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53 : 330-342.
- MACARTHUR, R.H. & LEVINS, R. (1967). — The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.*, 101 : 377-385.
- MACARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. (1966). — On optimal use of a patchy environment. *Amer. Natur.*, 100 : 585-589.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- MAY, R.M. (1973). — *Stability and complexity in model ecosystems*. Monographs in Population Biology, N° 6, Princeton Univ. Press.
- MAY, R.M. (1975). — Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology*, 56 : 737-741.
- MAYNARD SMITH, J. (1974). — *Models in ecology*. Cambridge Univ. Press, London.
- NEWTON, I. (1967). — The adaptive radiation and feeding ecology of some British Finches. *Ibis*, 109 : 33-98.
- NEWTON, I. (1975). — *Finches*. Collins, London (2nd Ed.).
- PIANKA, E.R. (1966). — Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47 : 1055-1059.
- PIANKA, E.R. (1970). — On *r*- and *K*- selection. *Amer. Natur.*, 104 : 592-597.
- PIANKA, E.R. (1972). — *r* and *K* selection or *b* and *d* selection? *Amer. Natur.*, 106 : 581-588.
- PIANKA, E.R. (1974). — *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- PIANKA, E.R. (1975). — Niche relations of desert lizards. In : *Ecology and evolution of communities*. (M.L. Cody & J.M. Diamond Eds), Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts : 292-314.
- PIELOU, E.C. (1969). — *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- PIELOU, E.C. (1972). — Niche width and niche overlap : a method for measuring them. *Ecology*, 53 : 687-692.
- PRESTON, F.W. (1962). — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43 : 185-215, 410-432.
- PULLIAM, H.R. (1976). — The principles of optimal behavior and the theory of communities. In : *Perspectives in ethology* (P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer Ed.) Plenum Press, New York, vol. 2 : 311-332.
- RECHER, H. (1969). — Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. *Amer. Natur.*, 103 : 75-79.

- RECHER, H. (1971). — Bird species diversity : a review of the relation between species number and environment. *Proc. Ecol. Soc. Australia*, 6 : 135-152.
- ROSENZWEIG, M.L. (1975). — On continental steady-states of species diversity. In : *Ecology and evolution of communities*. (M.L. Cody & J.M. Diamond Ed.) Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts : 121-140.
- ROUGHGARDEN, J. (1972). — Evolution of niche width. *Amer. Natur.*, 106 : 683-718.
- ROUGHGARDEN, J. (1974). — Niche width : biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Amer. Natur.*, 108 : 429-442.
- SCHOENER, T.W. (1969). — Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments : an energy-time approach. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 103-114.
- SCHOENER, T.W. (1971). — Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 369-404.
- SCHOENER, T.W. (1974). — Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 : 27-39.
- SIMBERLOFF, D.S. & WILSON, E.O. (1969). — Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology*, 50 : 278-296.
- SIMBERLOFF, D.S. & WILSON, E.O. (1970). — Experimental zoogeography of islands. A two-years record of colonization. *Ecology*, 51 : 934-937.
- SIMPSON, E.H. (1949). — Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- SLOBODKIN, L.B. (1962). — *Growth and regulation of animal populations*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- VANDERMEER, J.H. (1972). — Niche theory, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 107-132.
- WEATHERLEY, A.H. (1963). — Notions of niche and competition among animals with special reference to freshwater fish. *Nature*, 197 : 14-17.
- WEIR, B.J. & ROWLANDS, L.W. (1973). — Reproductive strategies of mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 139-163.
- WHITTAKER, R.H. (1967). — Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 42 : 207-264.
- WHITTAKER, R.H. (1969). — Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22 : 178-196.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A. & ROOT, R.B. (1973). — Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.*, 107 : 321-338.
- WILLIAMS, G.C. (1972). — *Adaptation and natural selection*. Princeton Univ. Press, New Jersey (4th Ed.).
- WILLIS, E.O. (1973). — The behaviour of ocellated antbirds. *Smith. Contr. Zool.*, 144 : 1-57.
- WILSON, E.O. (1968). — The ergonomics of caste in the social insects. *Amer. Natur.*, 102 : 41-66.
- WILSON, E.O. (1975). — *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard Univ. Press.