

SUR LES « NICHES ECOLOGIQUES » DE QUELQUES PLANTES DU LANGUEDOC

Michel GODRON *

Selon Gaffney (1975), c'est R.H. Johnson (1910) qui aurait utilisé pour la première fois le mot « niche », dans un texte qui mérite d'être cité : « One expects the different species in a region to occupy different niches in the environment. This at least is a corollary of the current belief that every species is as common as it can be, its numbers being limited only by its food supply, a belief which is the result of the strong Malthusian leanings of Darwin. » Mais il ajoute aussitôt que cette croyance commune ne lui paraît pas exacte : « The major species of coccinellids do not seem to be so distributed... They are characterized for the most part by very wide distribution and extensive overlapping of other species. » Le précurseur est ainsi en opposition avec les actuels champions de la niche, et il a néanmoins su convaincre ses compatriotes de la validité de ses conceptions, puisqu'il est finalement devenu conseiller matrimonial...

Quelques années plus tard, Grinnell (1914, p. 91) avançait une opinion un peu différente : « No two species of birds or mammals will be found to occupy precisely the same ecological niche. » Il donne encore deux définitions ; dans celle de 1924, la niche est « the ultimate unit... occupied by just one species or subspecies » ; en 1928, il précise que c'est « the concept of the ultimate distributional unit, within which each species is held by its structural and instinctive limitations, these being subject only to exceedingly slow modification down through time ».

Pour ces deux auteurs la niche est un « concept spatial » comme le reconnaît très explicitement Vandermeer (1972), l'un des théoriciens modernes de la niche le plus souvent cité. De même Gaffney (1975) écrit, en parlant de Grinnell : « This concept of the niche was one of distribution set by physical and climatic barriers,

* Adresse : Institut de Botanique, 5, rue Auguste-Broussonet, F 34000 Montpellier.

with little emphasis on food supply or interaction with other species.»

Pour les botanistes de l'époque, ces conceptions étaient parfaitement normales et même classiques, puisque A.P. de Candolle avait déjà proposé des idées analogues au siècle précédent. Les botanistes auraient donc pu ajouter le mot « niche » à leur vocabulaire, et ils n'auraient sans doute pas été conduits à parler ensuite de « profils » écologiques pour caractériser la manière dont une espèce est distribuée en fonction des variables physiques et climatiques (cf. Blondel et Bourlière, 1979).

On peut regretter qu'un vulgarisateur influent ait ensuite donné un sens un peu différent à ce terme : en 1927, Elton a considéré que la niche est essentiellement un compendium des habitudes alimentaires d'un animal. Les exemples qu'il donne (serpents ophiophages, oiseaux mangeurs de tiques, animaux consommateurs de coraux) sont significatifs à cet égard.

Le résultat de ce zoo-centrisme est que le terme « niche » est maintenant « employé trop souvent à tort et à travers » et qu'il « apparaît à beaucoup comme ambigu et vague » (Blondel et Bourlière, 1979). La situation risque de rester critique encore pendant plusieurs années, parce que le nombre des publications traitant de la niche écologique est encore en voie d'accroissement exponentiel, d'après le recensement de Colwell et Fuentes (1975) présenté dans la figure 1.

Dans la déviation ainsi ouverte, de nombreux chercheurs qui n'avaient pas le souci de remonter aux définitions originelles se sont engagés ultérieurement. Ainsi, Gause (1934) écrit que la niche d'une espèce indique la « place » qu'elle occupe dans une communauté, c'est-à-dire « what are its habits, food and mode of life ». Là les botanistes ne pouvaient plus suivre et, de fait, ils ont abandonné la niche aux zoologistes.

Heureusement, à partir des travaux de Ramensky (1926, Kostitzin (1935) et Haskell (1940), une formalisation intéressante a été proposée par Hutchinson (1944, 1957, etc.) qui voit la niche comme un « hypervolume » dont les axes de coordonnées sont les variables déterminantes pour l'existence de l'espèce. Cette conception est largement répandue aujourd'hui, et nous la détaillerons un peu, en suivant l'ouvrage qu'il a publié en 1978. Il fait remarquer, par exemple, que dix « tranches » de valeurs combinées sur cinq dimensions suffisent pour déterminer cent mille niches. Or le nombre total d'espèces présentes dans une station est voisin de 5 000 dans les milieux tempérés, et de 20 000 dans les milieux les plus favorables à la coexistence de nombreuses espèces. En conséquence, chaque espèce peut aisément être située dans une niche distincte de toutes les autres. Il distingue les axes physiques, tels que ceux qui sont liés à la température, à la lumière, etc. et les axes biotiques, liés aux ressources qui sont l'objet d'une compé-

tition. Dans les exemples qu'il cite, les axes de coordonnées sont les recouvrements des ligneux hauts, des ligneux bas et des herbacées, la présence de certaines espèces, la hauteur où les oiseaux trouvent leur nourriture et la manière dont ils la prélèvent, la densité de la végétation, etc.

Si l'on accepte d'inclure la longitude et la latitude parmi les « dimensions » qui caractérisent l'hypervolume, les botanistes peuvent travailler utilement avec le concept de niche, et il est alors bon de commencer justement par ces deux dimensions, en précisant qu'il s'agit alors de niches spatiales.

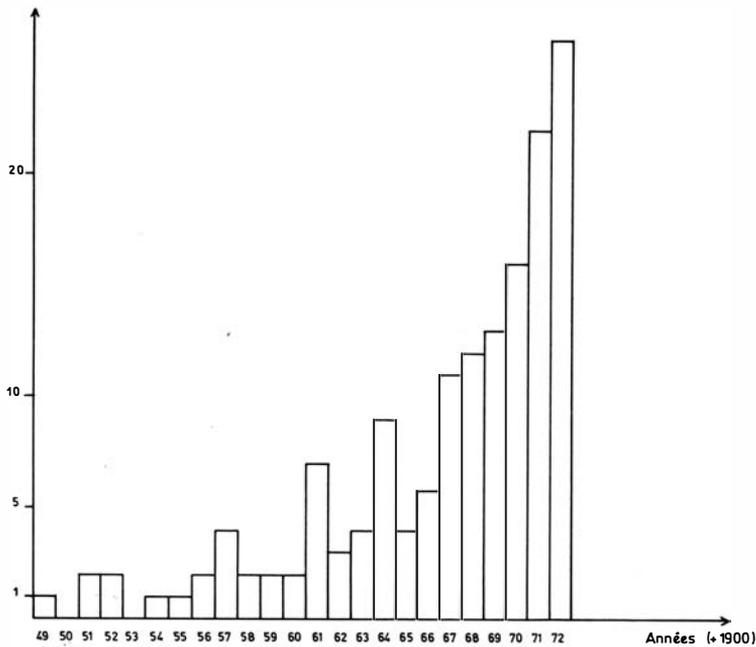


Figure 1. — Nombre de publications traitant de la niche écologique dans les revues les plus courantes, recensées par COLWELL et FUENTES (1975).

1. — COMMENT DEFINIR DES « NICHES SPATIALES » ?

En toute rigueur, la niche spatiale d'une espèce est constituée par l'ensemble des portions de la surface terrestre occupée par cette espèce, que l'on appelle aussi l'« aire » de cette espèce (Briquet, 1893). Habituellement, la délimitation est faite à très petite échelle (inférieure à 1/1 000 000), et les « aires » sont en fait des « enveloppes » à l'intérieur desquelles l'espèce est souvent absente.

Pour être parfaitement précis, il faudrait cerner exactement le territoire occupé par une espèce, à très grande échelle (supérieure à 1/100). Les niches spatiales occupées par deux espèces seraient alors distinctes (sauf dans le cas des espèces parasites et nous laisserons de côté ce cas particulier). En fait, des cartes chorologiques à très grande échelle sont très rarement utilisées, pour des raisons matérielles, et les niches spatiales peuvent être commodément dessinées seulement à grande ou moyenne échelle. Pratiquement, le système le plus sûr est celui des « grilles » (Cartan, 1978) et nous dirons alors que la niche spatiale est l'ensemble des unités de la grille où l'espèce a été observée.

Bien entendu, la niche observée va dépendre de la maille de la grille. La figure 2 montre le « flou » entraîné par cette définition, dès que la maille augmente et, en conséquence, il importe de toujours préciser la maille utilisée. Ceci dit, les grilles conduisent à des résultats intéressants si l'on prête attention aux coexistences des espèces, en considérant leurs « niches sociologiques ».

2. — *PASSAGE DE LA NICHE SPATIALE D'UNE ESPECE A SA « NICHE SOCIOLOGIQUE »*

La connaissance des espèces qui coexistent (ou, à l'opposé, ne coexistent pas) dans les carreaux d'une grille ajoute des dimensions à l'hyper-espace observé. Plus précisément, les liaisons entre une espèce et chacune des autres peuvent constituer autant de dimensions de la « niche », et nous passons ainsi à un nouvel hyper-espace à $n(n-1)/2$ dimensions, si l'on appelle n le nombre des espèces. C'est ce nouvel hyper-espace qui peut être nommé « niche sociologique ».

La niche sociologique dépendra, elle aussi, de la maille de la grille. Si la maille est très fine (plus petite que les individus observés), les espèces ne coexisteront jamais, et leurs liaisons seront toutes négatives. Si la maille est assez fine (de taille voisine de l'aire minimale des phytosociologues), les liaisons apparentes correspondront aux « associations » des phytosociologues. Si la maille est moyenne (voisine d'un « secteur écologique ») les espèces se grouperont selon leurs affinités avec le substrat, mais il arrivera souvent, par exemple, que des espèces calcifuges soient observées dans les mêmes carreaux que des espèces calcicoles, quand les carreaux contiendront un secteur calcaire et un secteur siliceux.

L'outil que nous manipulons ainsi est très imparfait, et l'on pourrait s'attendre à le trouver inefficace. Or, il est surprenant de constater que les liaisons ainsi observées, avec des mailles moyennes (environ 1 km) ou même grandes (10 ou 50 km) paraissent avoir une signification écologique (Schwickerath, 1969 ;

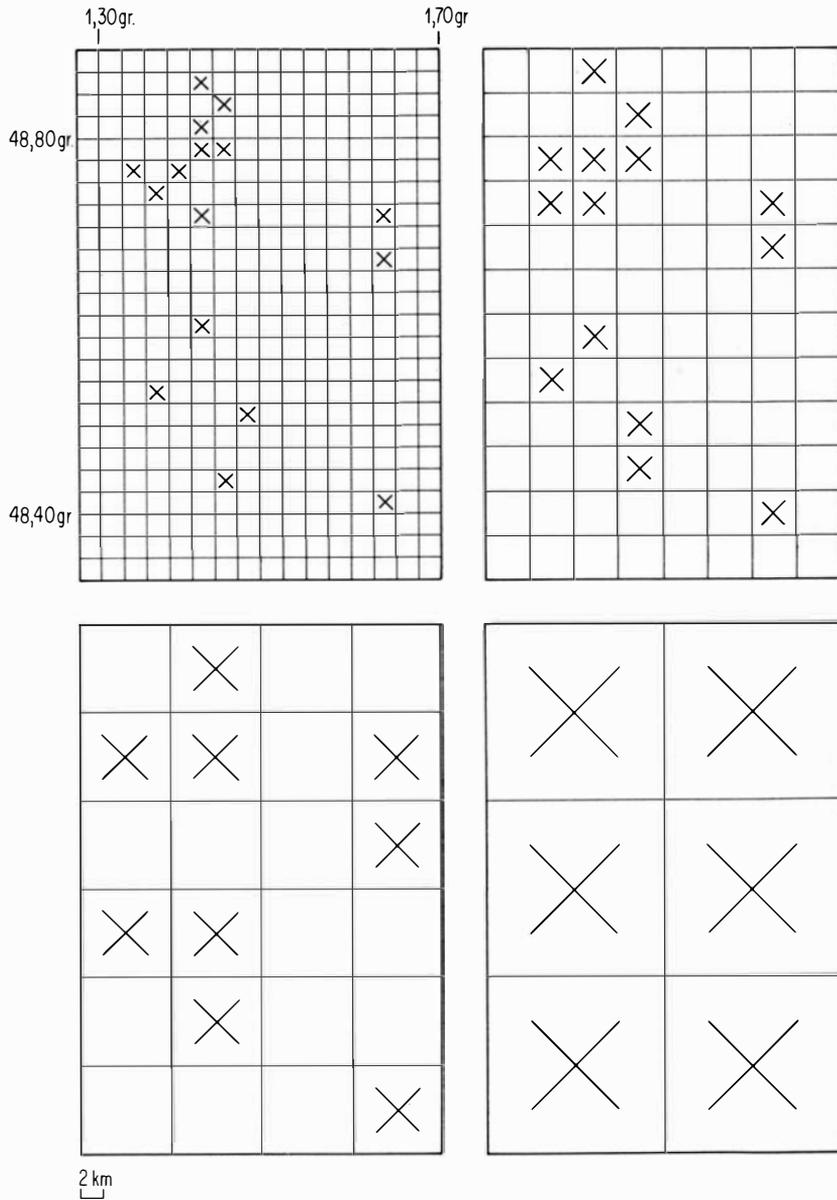


Figure 2. — Répartition d'*Ilex aquifolium* dans les carreaux d'une grille placée dans les garrigues du Montpelliérais. Cet exemple est tiré de MAZZONI (1976).

Haeupler, 1974, etc.). La question mérite donc d'être examinée de plus près, en regardant l'effet des variations de la taille des mailles, à partir d'un exemple réel.

3. — UN EXEMPLE A MOYENNE ECHELLE

3.1. MATÉRIEL OBSERVÉ

Pendant le printemps 1976, une équipe de six phyto-écologues a observé les présences de 36 espèces dans 425 carreaux de 4 km² d'une grille rectangulaire placée dans les garrigues du Montpellié-

TABLEAU I

Liste des 36 espèces *

Acer monspessulanum L.
Arbutus unedo L.
Brachypodium ramosum Roem. et S.
Bupleurum fruticosum L.
Calluna vulgaris Salisb.
Castanea sativa Miller
Cercis siliquastrum L.
Cistus albidus L.
Cistus monspeliensis L.
Cistus salviaefolius L.
Cneorum tricoccon L.
Daphne gnidium L.
Erica arborea L.
Erica multiflora L.
Erica scoparia L.
Globularia alypum L.
Helleborus foetidus L.
Ilex aquifolium L.
Juniperus communis L.
Juniperus phoenicea L.
Lavandula angustifolia Miller
Lavandula latifolia (Lund) Medicus
Lavandula stoechas L.
Paliurus spina-christi Miller
Phillyrea angustifolia L.
Phlomis lychnitis L.
Pinus halepensis Miller
Pinus nigra Arnold ssp. *salzmanni* (Dunal) Franco
Pistacia lentiscus L.
Pistacia terebinthus L.
Quercus coccifera L.
Quercus ilex L.
Quercus pubescens Willd.
Rosmarinus officinalis L.
Viburnum tinus L.

* Nomenclature selon *Flora Europaea* pour les familles déjà parues. Nomenclature selon Coste pour les autres familles.

rais. Ce travail est présenté dans le D.E.A. de Mazzoni (1976), qui en a pris en charge la réalisation, en a contrôlé la précision, et a commencé à l'exploiter pour la recherche de limites chorologiques.

La liste des espèces est indiquée dans le tableau I, et quelques types d'aires sont présentés sur la figure 3.

3.2. MÉTHODE

Les liaisons entre espèces sont caractérisées par la valeur du χ^2 , puisque le nombre de carreaux est assez grand. Pour les espèces rares, il serait bon d'utiliser un test exact, mais nous éviterons cet alourdissement des calculs en prenant des seuils de signification très exigeants. Ceci est possible parce que les valeurs des χ^2 sont souvent très élevées, au point que leur probabilité est inférieure à 1/1 000 000 dans 231 cas sur 630.

Les programmes ont été bâtis en APL par P. David.

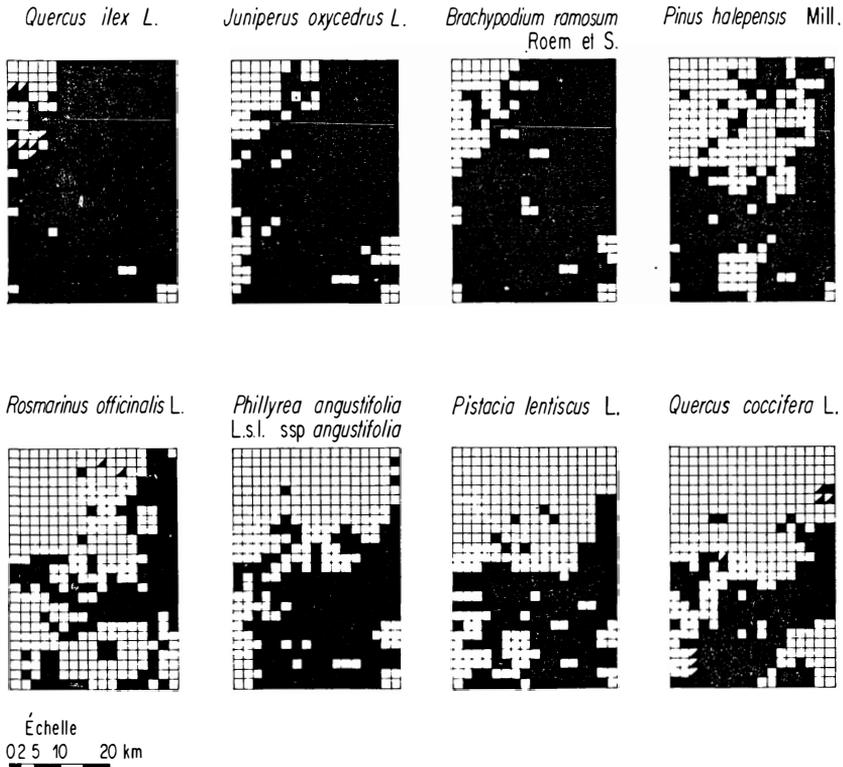


Figure 3. — Quelques exemples d'aires de répartition dans le Bas-Languedoc, d'après MAZZONI (1976).

La variation de maille dont nous avons parlé au § 1 est obtenue en regroupant les carreaux 2 par 2, 4 par 4, 8 par 8, etc., en déplaçant une « navette » de 2 carreaux, 4 carreaux, 8 carreaux, etc., sur la grille, carreau après carreau (regroupement dit « polygame »).

3.3. SIGNIFICATION DES LIAISONS

Les liaisons positives observées avant tout regroupement de carreaux correspondent assez bien aux groupes d'espèces indicatrices obtenus, dans la même région, à partir de relevés stationnels homogènes.

Ainsi, un groupe de « thermophiles » apparaît nettement : *Cistus monspeliensis*, *Rosmarinus officinalis*, *Quercus coccifera*, *Daphne gnidium*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Pinus halepensis*. Des « calcifuges » se groupent bien : *Cistus salviaefolius*, *Calluna vulgaris*, *Erica scoparia*, *Erica arborea*. Un autre groupe réunit *Quercus pubescens*, *Acer monspessulanum*, *Helleborus foetidus*.

3.4. EFFET DE L'AUGMENTATION DE LA MAILLE

Le dispositif utilisé permet de regrouper les carreaux élémentaires, en augmentant la « maille » de la grille. Il est remarquable que les liaisons entre espèces prises deux à deux restent aussi nombreuses (233) quand la maille est de 8 km², et que leur nombre diminue à peine (225) pour les mailles de 16 km². En général, les liaisons positives diminuent et les liaisons négatives augmentent, quand la maille augmente.

Plusieurs explications de cette permanence peuvent être proposées. La plus vraisemblable découle de l'examen des aires (fig. 3). Celles-ci sont souvent constituées d'un territoire « central » où l'espèce est présente dans presque tous les carrés, et d'une frange assez effilochée. La partie « centrale » de l'aire s'oppose à l'espace où l'espèce est absente par un contraste visible à petite échelle, c'est-à-dire par une « macro-hétérogénéité ». Au contraire, les taches de la frange constituent une « micro-hétérogénéité ». Cette combinaison des deux types d'hétérogénéité permet aux liaisons entre espèces d'apparaître avec de petites mailles aussi bien qu'avec de grandes mailles.

Sur le plan écologique, cette combinaison d'une micro-hétérogénéité et d'une macro-hétérogénéité peut correspondre à un modèle assez logique. Prenons l'exemple de l'« humidité », qui peut résulter de la combinaison de variations édaphiques à grain fin, et d'une variation climatique progressive. Notons ainsi trois niveaux d'humidité par les valeurs 1, 2 et 3, et plaçons-les sur un schéma (fig. 4). La résultante est placée sur la ligne III de cette figure.

Si une espèce ne vit que dans les milieux où l'humidité est égale à 4, son aire sera très discontinue (et il sera intéressant de lui appliquer la théorie des îles). Si une espèce exige seulement que l'humidité soit supérieure ou égale à 4, son aire (ligne V) comprendra une partie centrale et une frange, comme nous l'avons vu sur la figure 3. On retrouve alors les groupes écologiques « en écailles » qui ont été bien souvent observés. Les « emboîtements » écologiques schématisés sur la figure 4 représentent donc un modèle assez général, puisqu'il réunit deux modèles déjà largement répandus.

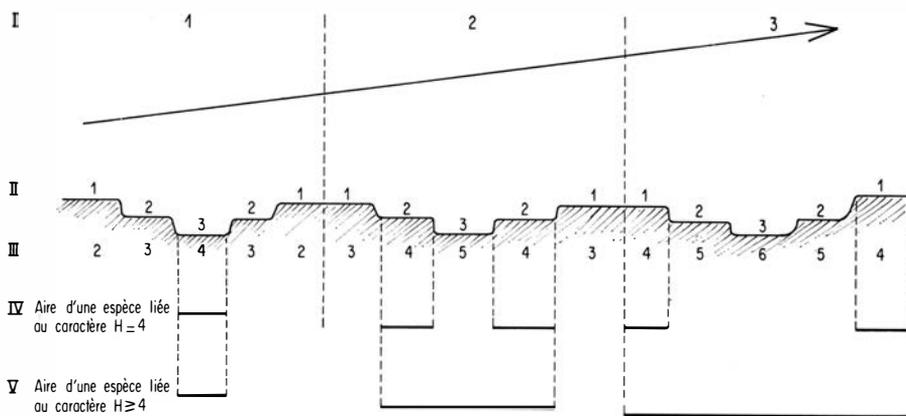


Figure 4. — Modèle de la combinaison de deux hétérogénéités de grains différents. Les chiffres 1, 2 et 3 indiquent les niveaux d'humidité climatique (ligne I) ou édaphique (ligne II). Leur somme est portée sur la ligne III. Les deux types d'aires qui en résultent sont dessinés sur les lignes IV et V.

Pour conclure en toute sécurité, il faudrait essayer de caractériser écologiquement chaque carreau de la maille, en particulier sur le plan climatique, mais ce n'est pas encore possible, parce que le réseau météorologique nécessaire est trop lâche ou trop récent.

Il semble pourtant que la méthode utilisée permet, de manière un peu inattendue, de compléter les connaissances acquises par d'autres voies, relativement aux niches écologiques des espèces végétales.

SUMMARY

The distribution in space, and the propensity to be associated with other plant species, can well be considered as important dimensions of the ecological niche of a plant.

This is demonstrated by the results obtained during a vegetation survey of the « garrigues » around Montpellier.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL, J. et BOURLIÈRE, F. (1979). — La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre et Vie*, 33 : 345-374.
- BRIQUET, J. (1893). — Les méthodes statistiques applicables aux recherches de floristique. *Bull. Herbar Boissier*, 4 : 133-160.
- CARTAN, M. (1978). — *Inventaires et cartographie d'espèces (faune et flore)*. Ed. C.N.R.S., Paris, 127 p.
- COLWELL, R.K. et FUENTES, E.R. (1975). — Experimental studies of the niche. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 281-310.
- ELTON, C. (1927). — *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, Londres, 207 p.
- GAFFNEY, P.M. (1975). — Roots of the niche concept. *Amer. Natur.*, 109 : 490.
- GAUSE, G. (1934). — *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, 163 p.
- GAUSE, G. (1935). — *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Hermann, Paris, 62 p.
- GRINNELL, J. (1914). — An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 12 : 51-294.
- GRINNELL, J. (1924). — Geography and evolution. *Ecology*, 5 : 225-229.
- GRINNELL, J. (1928). — Presence and absence of animals. *Univ. Calif. Chron.*, 30 : 49-450.
- HAEUPLER, H. (1974). — Statistische Auswertung von Punktrasterkarten der Gefäßpflanzenflora Süd-Niedersachsens. *Scripta Geob.*, 8 : 141 p.
- HASKELL, E.J. (1940). — Mathematical systematization of "environment", "organism" and "habitat". *Ecology*, 21 : 1-16.
- HUTCHINSON, G.E. (1944). — Limnological studies in Connecticut : VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake water. *Ecology*, 25 : 3-26.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). — Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. (1958). — When are species necessary ? In R.C. Lewontin (Ed.) *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York : 177-186.
- HUTCHINSON, G.E. (1978). — *An introduction to population ecology*. Yale Univ. Press, New Haven & London, xi-260 p.
- JOHNSON, R.H. (1910). — Determinate evolution in the color pattern of the lady-beetles. *Carnegie Inst., Pub.* 122, 104 p.
- KOSTITZIN, V.A. (1935). — *L'évolution de l'atmosphère*. Hermann, Paris.
- Mac ARTHUR, R.H. (1968). — The theory of the niche. In R.C. Lewontin (Ed.) *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York : 159-176.
- MAZZONI, C. (1976). — *Une méthode de cartographie chorologique à moyenne échelle ; application à quelques espèces des garrigues du Montpelliérais*. D.E.A. écologie générale et appliquée, U.S.T.L., Montpellier, 45 p.
- RAMENSKY, L. (1926). — Die Grundgesetze der Mässigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke. *Botan. Cbl.*, 7 : 453-455.
- SCHWICKERATH, M. (1969). — Florengographische Artenkartierung und pflanzensoziologische Häufungswerte. Schriftenreihe Landstr. *Naturschutz und Landschaftspflege Nordrhein-westf.*, 6 : 81-89.
- VANDERMEER, J.H. (1972). — Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 107-132.
- VOLTERRA, V. (1926). — Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Acad. Naz. dei Lincei*, 2 : 31-113.