

d'habitat) ; c'est le cas des tariers des prés et des vanneaux huppés. Les espèces moins exigeantes (à large niche), dites généralistes, vivent et se reproduisent quant à elles dans des habitats variés. C'est le cas en Europe des mésanges charbonnières, merles noirs et corneilles, mais aussi des mulots sylvestres, belettes et hérissons, par exemple.

Sur le plan écologique et évolutif, la spécialisation est un compromis : étroitement adaptée à certaines conditions de vie précises, une espèce spécialiste est plus compétitive qu'une espèce généraliste dans un petit nombre d'habitats offrant ces conditions, mais l'est moins dans de nombreux autres habitats (voir l'encadré page ci-contre). Elle est donc *a priori* plus sensible aux changements environnementaux qu'une espèce généraliste.

Face à l'ampleur des changements globaux en cours, la théorie écologique prévoit donc des dynamiques démographiques et évolutives différentes selon l'affinité des espèces à leur habitat. Des espèces généralistes (régionales et exotiques) se répandront et s'adapteront, de même que des espèces spécialistes des nouveaux habitats en expansion ; en revanche, faute d'adaptation, des espèces spécialistes des anciens habitats déclineront, de même que leurs hôtes, symbiontes et parasites spécifiques.

Au niveau d'intégration supérieur, cette double dynamique doit se traduire par une dérive progressive des communautés biologiques, comptant une fraction croissante d'espèces généralistes ou inféodées aux habitats anthropisés – dérive que confirment les mesures de Maria Dornelas et ses collègues. Les espèces généralistes étant communes à de nombreux habitats, cette dérive s'accompagne d'une homogénéisation des communautés régionales, confirmée depuis une quinzaine d'années chez de nombreux groupes systématiques, notamment au moyen de suivis temporels de la spécialisation des espèces et communautés. Ainsi, en Europe, les pigeons ramiers, corneilles, merles noirs, mésanges charbonnières et autres espèces généralistes représentent largement l'avifaune dans les régions d'agriculture intensive et les zones urbaines.

Paradoxalement, cette dynamique générale de dérive et d'homogénéisation n'implique pas forcément une réduction locale et régionale du nombre d'espèces, et cela même dans les communautés appauvries en nombre d'individus. En effet, en première approximation, le nombre d'espèces formant une communauté locale ou

La théorie de la niche écologique

L'étude de l'influence de l'environnement sur la distribution des populations et leur évolution n'est pas nouvelle. Au XIX^e siècle, plusieurs naturalistes se sont intéressés aux relations entre les éléments d'un système naturel. Darwin, notamment, a apporté l'idée d'« économie de la nature » : tous les organismes occupent une place dans cette économie, à laquelle ils se sont adaptés par sélection naturelle.

La définition de la niche écologique utilisée aujourd'hui a été formulée en 1957 par le zoologue anglo-américain George Hutchinson, mais le concept de niche est très antérieur. Son invention est due au zoologiste américain Joseph Grinnell. En 1917, il rassembla sous ce nom tous les facteurs environnementaux qui conditionnent la vie d'une espèce : gammes de température, salinité, acidité, humidité, nutriments... L'écologue britannique Charles Elton reprit ce terme en 1927 dans son livre *Animal Ecology* avec une approche plus fonctionnelle. Il définit la niche principalement par le rôle de l'espèce dans sa communauté biologique au sens large (ce que l'on nommerait aujourd'hui son réseau écologique), notamment par sa place dans la chaîne alimentaire.

Dans les années 1930, à la suite d'une série d'études empiriques, le biologiste russe Georgyi Gause conclut que deux espèces occupant la même niche écologique ne peuvent coexister en un même habitat : l'espèce la moins adaptée aux conditions locales cède la place à sa compétitrice de valeur sélective supérieure. Hutchinson creusa la notion de niche pour formaliser et explorer le principe d'exclusion compétitive de Gause. La niche écologique devint un « hypervolume » à *n* dimensions, chacune correspondant à un paramètre descriptif de l'espèce en interaction avec son environnement. Il distingua deux types de niches : la niche fondamentale, ensemble des conditions écologiques dans lesquelles une population de l'espèce peut prospérer, et la niche réalisée, plus petite, correspondant à l'espace des paramètres que l'espèce est contrainte d'occuper du fait de la présence d'autres espèces. Selon son modèle, deux espèces peuvent coexister dans un même habitat si elles diffèrent au moins par une des composantes de leur niche réalisée.

Les observations cumulées depuis plus de cinquante ans suggèrent cependant que des communautés animales ou végétales comportent plusieurs espèces de niches écologiques très voisines (et donc dérogent au principe de Gause). Pour explorer cette coexistence, le biologiste américain Stephen Hubbell a proposé en 2001 une théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie, qui assume l'équivalence écologique (égalité de la valeur sélective) de tous les individus formant une communauté confrontée au hasard des événements démographiques (mutations, reproduction, migrations, mortalité...). Aujourd'hui, les modèles explorent la part de cette stochasticité démographique dans l'évolution des communautés par rapport à celle du déterminisme de niche.

- A. T.



DEUX ESPÈCES DE LICHEN cohabitent sur ce mur dans deux niches écologiques distinctes correspondant à une exposition et une hygrométrie différentes.

régionale résulte d'un équilibre dynamique entre colonisations et extinctions. Ce nombre augmente si le taux d'immigration et d'installation de nouvelles espèces excède celui des extinctions locales, ou extirpations.

Au tournant du siècle, des chercheurs en biogéographie ont souligné que l'augmentation actuelle des flux d'espèces entre régions et provinces géographiques doit se solder par une augmentation de la biodiversité locale et régionale en nombre d'espèces. Depuis la fin des années 1990, cette augmentation s'est confirmée dans les îles océaniques, qui se sont considérablement « enrichies » en plantes, poissons d'eau douce et mammifères issus du continent (ou d'autres îles) depuis leur colonisation par les humains. La prévision est aussi vérifiée à un degré moindre, au moins pour les plantes, à l'échelle des continents : la diversité des plantes a ainsi augmenté d'environ 20% en Australie et aux États-Unis au cours des siècles derniers, par introduction (volontaire ou non) et adaptation locale d'espèces dites exotiques.

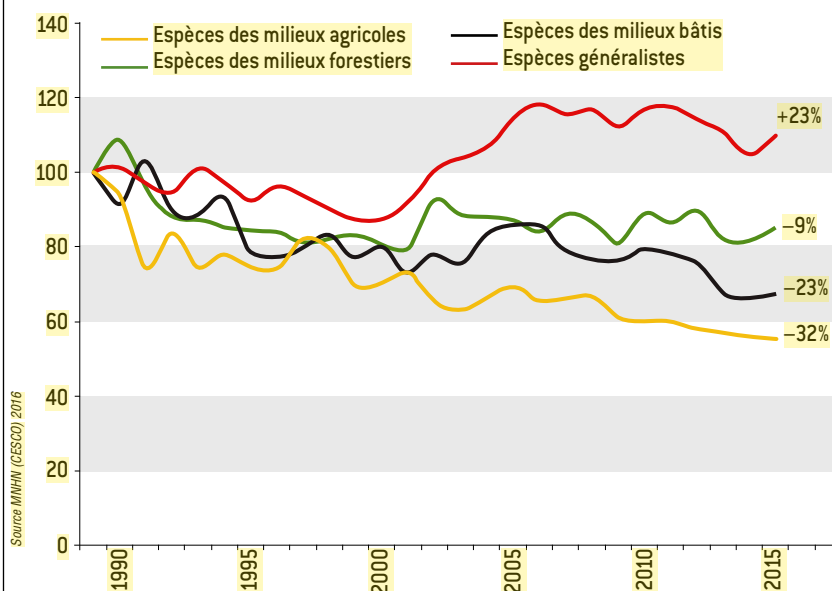
Les espèces exotiques ne forment cependant qu'une composante mineure des flux d'espèces entre sites d'une même région. Avec la modification généralisée des habitats et des écosystèmes (induite notamment par l'intensification de l'agriculture et le changement climatique), la perte de compétitivité des espèces spécialistes, dans les habitats modifiés, augmente la proportion de colonisation locale des espèces généralistes, que celles-ci soient régionales ou exotiques.

Les espèces spécialistes d'habitats anciens disparaissent

La modélisation de métacommunautés non neutres, formées d'espèces généralistes et spécialistes, a ainsi montré qu'en deçà d'un certain seuil, la perturbation des habitats, leur altération et la réduction de leur capacité de charge (le nombre d'individus qu'ils peuvent accueillir par unité de surface) conduisent à une augmentation du nombre d'espèces locales et régionales (voir l'encadré page 38). Plus d'espèces malgré une baisse du nombre total d'individus et, parmi elles, une proportion plus importante d'espèces généralistes... C'est ce qu'on observe aujourd'hui dans les régions agricoles d'Europe.

En résumé, le nombre d'espèces locales augmente dans les habitats modérément modifiés, où différentes catégories d'espèces

LE DÉCLIN DE L'HIRONDELLE RUSTIQUE



DEPUIS 1989, le programme de sciences participatives Vigie-Nature du Muséum national d'histoire naturelle coordonne un suivi temporel des oiseaux communs. L'évolution ainsi mesurée des effectifs des populations d'oiseaux communs en France métropolitaine [ci-dessus rapportés à 100 en 1989] montre que si les espèces généralistes prospèrent, les espèces spécifiques de certains milieux (agricoles, forestiers, bâtis) déclinent [ci-dessus], tels le bouvreuil pivoine, l'hirondelle rustique ou le tarier des prés (à droite).

– spécialistes des anciens habitats, généralistes ou spécialistes des habitats anthropisés – ont une valeur sélective comparable et peuvent donc coexister à l'échelle locale ou régionale. À court terme et de façon plus générale, ce nombre augmente partout où la colonisation par de nouvelles espèces, généralistes ou spécialistes de nouveaux habitats (riches en azote, par exemple), excède en nombre d'espèces la disparition de spécialistes d'habitats anciens. Une situation *a priori* fréquente dans la période actuelle de changements globaux, puisque la colonisation d'un habitat par de nouvelles espèces augmente vite le nombre d'espèces observées, tandis que la disparition locale (ou extirpation) d'espèces est un processus lent, parfois sur plusieurs décennies.

Au-delà d'un certain seuil de modification, les écosystèmes basculent vers un autre état stable de structure et de mode de fonctionnement sont très différents, souvent moins riche en biodiversité. Par exemple, le déversement excessif de nitrates dans un lac ou une rivière initialement bien oxygénés et riches en biodiversité, notamment en poissons, fait basculer l'écosystème vers un nouvel état stable pauvre en oxygène et en poissons, mais riches en algues et bactéries.

De même, une aridification du climat local ou régional peut faire basculer une forêt subtropicale en savane, ou une forêt tempérée en prairie, avec une réduction rapide du nombre d'espèces et de la biomasse, du fait de la moindre capacité de charge des habitats ouverts.

Des régions appauvries aux faibles latitudes

L'équipe de Maria Dornelas a observé une augmentation moyenne de la biodiversité locale en région tempérée, mais pas en région tropicale. Cela suggère que le basculement d'écosystèmes riches en biodiversité vers un état stable appauvri est actuellement plus fréquent aux faibles latitudes. De fait, la déforestation pour l'agriculture n'est plus une activité importante en Europe ou en Amérique du Nord, mais bien en Asie du Sud, en Amérique du Sud et en Afrique, où elle menace nombre d'espèces inféodées aux forêts tropicales. De même, le basculement de récifs coralliens riches en espèces animales vers un état très appauvri dominé par les algues, en réponse à l'acidification de l'eau et à la hausse des teneurs en nitrates, concerne les régions tropicales et subtropicales.