

chapitre 26

Arnaud Pocheville

La niche écologique : histoire et controverses récentes

Le concept de niche imprègne l'écologie. Comme le concept de *fitness* en biologie évolutive, c'est un concept central, au sens parfois peu explicite, apte à subir des glissements suivant les situations, jusqu'à finalement pouvoir être qualifié de tautologie¹. Comme définition préliminaire, disons, sans préciser davantage, que la niche est ce qui décrit l'écologie d'une espèce, ce qui peut signifier son rôle dans l'écosystème, son habitat, etc. Le concept, inspiré par la biologie darwinienne, a connu une fortune croissante au cours du XIX^e siècle, à la croisée des disciplines écologiques en développement, avant de tomber en disgrâce dans les années 1980². Dans une première partie, nous retraçons l'histoire du concept et de ses sens, de ses diverses fortunes et infortunes. Dans une deuxième partie, nous examinons plus précisément les rapports que le concept entretient avec les explications de la coexistence et de la diversité. Dans une troisième partie, nous exposons la récente controverse entre la théorie basée sur le concept de niche et la théorie neutre, et discutons son bien-fondé. En conclusion, nous revenons sur les vertus et difficultés des différents sens du concept.

1 ↻ Histoire du concept de niche

1.1 ↻ Le concept avant la lettre

L'idée qu'une espèce ait un habitat ou un rôle a bien sûr précédé les travaux de la biologie post-darwinienne, et court à travers l'histoire, sans que la filiation entre ses diverses incarnations ne soit d'ailleurs toujours très forte.

-
1. Griesemer (1992), "Niche : Historical Perspectives", in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP.
 2. Chase & Leibold (2003), *Ecological Niches*, University of Chicago Press @.

De nombreux mythes religieux, comme la Genèse, attribuent à chaque espèce une place au sein d'un système harmonieux. Dès l'Antiquité, on trouve chez les philosophes et naturalistes grecs des explications de la multiplicité des formes de vie et des descriptions très précises de ce que nous appellerions aujourd'hui « l'écologie » des organismes, incluant leur régime alimentaire, leur habitat, leur comportement, l'influence de la saisonnalité, leur distribution, etc.³ Au XVIII^e siècle, Linné⁴ réunit l'harmonie divine de la Genèse et les travaux des naturalistes contemporains dans sa définition de « l'économie de la nature », dans laquelle les êtres naturels sont complémentaires et tendent à une fin commune.

Les idées du rapport à l'environnement et de l'interdépendance des éléments du système naturel se lisent dans les écrits des naturalistes du XIX^e siècle, sous diverses formes telles que la définition des types de relations biotiques (parasitisme, commensalisme, mutualisme), le concept de biocénose, l'examen quantifié des chaînes trophiques, l'étude des successions végétales et des rétroactions entre sol et plantes, ou encore la notion de facteur limitant⁵. Darwin apporte, en sus, l'idée que les êtres vivants occupent une place dans l'économie de la nature à laquelle ils sont *adaptés par sélection naturelle* : c'est ce qu'il appelle explicitement la « *line of life* », de la même façon que la « *line of work* » réfère chez les anglo-saxons à la profession d'une personne⁶. Pour les successeurs de Darwin, l'« économie de la nature » est laïcisée et on doit lui rechercher des causes mécaniques⁷.

1.2 ⇨ Grinnell et Elton, la nucléation du concept

La première utilisation du mot « niche » dans le sens de la place occupée par une espèce dans l'environnement est probablement due à Roswell Johnson⁸ ;

3. Par exemple, Aristote (1883), *Histoire des animaux*, Hachette @.

4. Linné (1972), *L'économie de la nature* [1744], Vrin.

5. McIntosh (1986), *The Background of Ecology : Concept and Theory*, Cambridge UP.

6. Par exemple, Darwin (1859), *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, John Murray, 1st ed., 1st issue @, p. 303. Stauffer (1975), *Charles Darwin's Natural Selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858*, Cambridge UP, p. 349, 379.

7. Haeckel (1874), *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Reinwald, p. 637 @.

8. Johnson (1910), *Determinate Evolution in the color pattern of the Lady-beetles*, Carnegie Institution of Washington @, p. 87.

mais c'est à Joseph Grinnell⁹ que l'on doit d'avoir le premier inséré le concept dans un programme de recherche, en décrivant explicitement les niches de certaines espèces. Grinnell s'intéresse à l'influence de l'environnement sur la distribution des populations et leur évolution, suivant en cela les traditions de la biogéographie, de la systématique et de l'évolution darwinienne¹⁰. Par « niche », Grinnell entend tout ce qui conditionne l'existence d'une espèce à un endroit donné, ce qui inclut des facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, les précipitations et des facteurs biotiques comme la présence de nourriture, de compétiteurs, de prédateurs, d'abris, etc. En fait, son concept de niche est étroitement lié à son idée de l'exclusion compétitive¹¹, plus volontiers attribuée à Gause¹², quoique déjà très prégnante chez Darwin¹³ : la niche est un complexe de facteurs écologiques, une place pour laquelle les espèces évoluent et s'excluent.

Ainsi, pour expliquer la répartition et les propriétés des espèces, Grinnell développe une hiérarchie écologique parallèle à la hiérarchie systématique. Tandis que la hiérarchie systématique subdivise le vivant depuis les règnes jusqu'aux sous-espèces, la hiérarchie écologique subdivise la répartition des facteurs biotiques et abiotiques en royaumes, régions, zones de vie, aires fauniques, associations végétales et niches écologiques ou environnementales. Les niveaux supérieurs, comme les royaumes, régions, zones de vie, ont une connotation géographique explicite et sont plutôt associés aux facteurs abiotiques. À l'inverse, les niveaux inférieurs, dont la niche, sont plutôt associés aux facteurs biotiques et n'ont pas de connotation géographique explicite. Dans ce contexte, la niche est vue comme l'*unité ultime* d'association entre espèces (1913) ou de distribution (1928), et il est *axiomatique* qu'elle soit *propre*, dans une zone géographique donnée, à chaque espèce (1917).

Par ailleurs, en comparant les communautés de différentes régions, Grinnell imagine que certaines niches occupées dans une région peuvent être vacantes dans une autre, à cause des limitations à la dispersion dues aux barrières

9. Grinnell & Swarth (1913), "An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of Southern California", *University of California Publications in Zoology*, 10 @, p. 91.

10. Grinnell (1917), "The niche-relationships of the California thrasher", *The Auk*, 34 @.

11. Grinnell (1904), "The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee", *The Auk*, 21 @.

12. Gause (1934), *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins @.

13. Darwin (1872), *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, John Murray, 6th ed @, p. 85.

géographiques. La comparaison des communautés l'amène également à porter son attention sur les équivalents écologiques, qui, par convergence évolutive, sont conduits à occuper des niches similaires dans des zones géographiques différentes (1924).

Charles Elton¹⁴, perçu comme l'autre père du concept de niche, se focalise aussi sur les équivalents écologiques, mais au sein d'un programme de recherche différent. Elton recherche les invariances de structures des communautés *via* quatre axes d'étude qui mettent l'accent sur les relations trophiques : les chaînes trophiques qui se combinent pour former un cycle trophique, la relation entre la taille d'un organisme et la taille de sa nourriture, la niche d'un organisme, et la « pyramide des nombres », les organismes à la base des chaînes trophiques étant plus abondants selon un certain ordre de grandeur que les organismes en fin de chaîne. La niche est définie principalement par la place dans les chaînes trophiques, comme carnivore, herbivore, etc.; quoique d'autres facteurs comme le micro-habitat puissent aussi être inclus. Elton donne de nombreux exemples d'organismes occupant des niches similaires, comme le renard arctique qui se nourrit d'œufs de guillemots et de restes de phoques tués par les ours polaires, et la hyène tachetée qui se nourrit d'œufs d'autruches et de restes de zèbres tués par les lions.

Bien que certains commentateurs ultérieurs¹⁵, notamment ceux des manuels, aient forcé la distinction entre le concept de Grinnell et celui d'Elton, en les renommant respectivement « niche d'habitat » et « niche fonctionnelle », les deux concepts apparaissent très proches¹⁶. Si proches, qu'il a pu sembler discutable qu'ils aient été formulés indépendamment.

14. Elton (1927), *Animal Ecology*, Macmillan Co, chap. V @.

15. Par exemple, Whittaker *et al.* (1973), "Niche, habitat and ecotope", *American Naturalist*, 107 @.

16. Chez les deux auteurs : (1) les équivalents écologiques sont la raison d'être du concept, comme une preuve que des niches semblables existent, (2) la niche est vue comme une place qui existe indépendamment de son occupant, (3) la nourriture est une composante majeure de la niche mais celle-ci n'y est pas restreinte, incluant aussi les facteurs du micro-habitat et la relation aux prédateurs. En revanche, la définition d'Elton étant plus floue, il est possible que plusieurs espèces partagent la même niche. De plus, Elton exclut explicitement les facteurs de macro-habitat, ce qui n'est pas le cas de Grinnell. Plutôt que de s'attacher aux différences entre certaines de leurs définitions respectives, les deux concepts sont en fait mieux distingués en regard des programmes de recherche dans lesquels ils sont insérés : Grinnell se focalise sur l'environnement pour expliquer la spéciation, tandis qu'Elton se focalise sur la structure des communautés (Griesemer, 1992,

Le mot « niche » est d'ailleurs utilisé par des contemporains en écologie animale dans un sens semblable à celui de Grinnell et Elton¹⁷. En écologie végétale, des concepts proches mais habillés souvent d'une terminologie différente sont développés dans des travaux qui précèdent de plusieurs dizaines d'années des études similaires sur la niche¹⁸, mais qui seront ignorés par les écologistes¹⁹.

1.3 ⇨ George Hutchinson et le principe d'exclusion compétitive

Dans les années 1930, Georgyi Gause réalise une série d'études empiriques sur les dynamiques de populations de paramécies en compétition ou subissant

“Niche : Historical Perspectives”, in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP).

17. Johnson, en 1910, utilise le mot dans un sens proche du concept de Grinnell : différentes espèces doivent occuper différentes niches dans une région, à cause de l'importance de la compétition dans la théorie darwinienne. Il observe cependant que les coccinelles qu'il étudie ne semblent pas montrer de nette distinction de niche – une observation répétée de nombreuses fois sur les arthropodes par la suite. Hutchinson, qui a étudié les livres à la disposition de Grinnell entre 1910 et 1914, n'y a pas trouvé le traité de Johnson. Un autre contemporain, Taylor (1916, “The status of the beavers of Western North America, with a consideration of the factors in their speciation”, *University of California Publications in Zoology*, 12, cité par Hutchinson, *An Introduction to Population Ecology*, Yale UP, 1978), qui a travaillé avec Grinnell, se focalise aussi sur les équivalents écologiques. Il imagine, au lieu de radiations adaptatives locales répétées sur des niches semblables qui conduisent à des convergences, que le même stock d'organismes va remplir la même niche dans différentes zones géographiques. Les barrières à la dispersion empêchent ainsi certaines niches d'être remplies (Schoener, 1989, “The Ecological Niche”, in Cherrett (ed.), *Ecological Concepts : The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*, Blackwell).
18. Par exemple, Tansley (1917, “On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil”, *Journal of Ecology*, 5 @) a mené des expériences sur la compétition et la coexistence des espèces, dans un sens qui évoque l'espace de niche partagé (« *shared niche space* »). Il a également différencié explicitement les conditions dans lesquelles une espèce pourrait exister et celles dans lesquelles elle existe effectivement, ce qui rappelle la discussion d'Hutchinson (1957, “Concluding remarks”, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (2) @) sur la niche fondamentale et la niche réalisée. Salisbury (1929, “The biological equipment of species in relation to competition”, *Journal of Ecology*, 17 @) a repris la distinction, et suggéré que l'intensité de la compétition entre des espèces était fortement corrélée à leur similarité (Chase & Leibold, 2003, *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press @).
19. Chase & Leibold (2003), *Ecological Niches...*, University of Chicago Press @.

la prédation de *Didinium*, destinées à tester les prédictions des équations différentielles de Vito Volterra²⁰ et Alfred Lotka²¹. Il identifie la niche d'Elton aux coefficients de compétition du modèle de Lotka-Volterra²² et conclut que deux espèces occupant la même niche dans un environnement homogène ne peuvent coexister, l'une excluant l'autre²³. Des expériences apparentées sont menées par Thomas Park²⁴ sur des coléoptères et mènent à des conclusions similaires²⁵. Ce faisant, la niche est phagocytée par la dynamique des populations, car elle est vue comme le déterminant des exclusions compétitives – dont on a évacué l'intégration à une vision évolutionniste à la Grinnell²⁶.

À la suite de ces études, l'impossibilité de la coexistence de plusieurs espèces sur une même niche, qui était auparavant perçue comme un principe qualitatif trop évident pour être intéressant, apparaît renforcé comme un principe découlant d'une généralisation empirique²⁷. Ce principe sera ultérieurement désigné, entre autres, principe de Gause ou principe d'exclusion compétitive. Bien qu'ayant posé des difficultés et rencontré des résistances²⁸, il demeure encore fondamental aujourd'hui²⁹.

En 1957, Hutchinson provoque un glissement supplémentaire en formalisant le concept de niche comme un attribut de l'espèce, et non plus de l'environnement.

20. Volterra (1926), "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically", *Nature*, 118 @.

21. Lotka (1924), *Elements of physical biology*, Williams and Wilkins @.

22. Gause (1934), *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, chap. III @.

23. *Ibid.*, chap. V.

24. Park (1948), "Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst", *Ecological Monographs*, 18.

25. Pour les travaux empiriques de l'école française des années 1930-40 sur la question de la coexistence, cf. Gayon & Veuille (2001), "The genetics of experimental populations: L'Héritier and Teissier's population cages", in Singh et al. (eds.), *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical and Political Perspectives*, Cambridge UP @.

26. Griesemer (1992), "Niche: Historical Perspectives", in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP, p. 237.

27. Hutchinson (1957), "Concluding remarks", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (2) @. Pour une discussion du statut du principe d'exclusion compétitive, considéré comme un principe *a priori* et, partant, irréfutable, cf. Hardin (1960), "The Competitive Exclusion Principle", *Science*, 131 @.

28. Hardin (1960), "The Competitive Exclusion Principle", *Science*, 131 @.

29. Par exemple, Meszéna et al. (2005), "Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory", *Theoretical Population Biology*, 69 @.

ronnement. La niche est décrite dans un espace de variables environnementales, biotiques et abiotiques, dont certaines valeurs représentent les limites de viabilité de l'espèce. La région incluse entre ces valeurs limites, où l'espèce *peut* exister indéfiniment, est nommée *niche fondamentale*. La niche réellement occupée par l'espèce, restreinte aux régions de la niche fondamentale où l'espèce n'est pas exclue par ses compétiteurs, est quant à elle nommée *niche réalisée*. À l'inverse de la niche fondamentale, la niche réalisée est contingente à un ensemble de compétiteurs donné.

Tandis que Grinnell et Elton mettaient l'accent sur la similarité des niches occupées par des équivalents écologiques dans des zones géographiques différentes, Hutchinson met l'accent sur la similarité des niches des espèces dans une même localité, et sur la façon dont elles entrent en compétition, quoique d'autres facteurs soient considérés, comme la prédation et la variabilité environnementale. Chez Hutchinson, la compétition (pour des ressources) peut modifier la niche d'une espèce – dans le sens d'une réduction de la similarité. Les auteurs suivants se concentreront sur la compétition pour les ressources³⁰ et associeront les deux mots, niche et compétition, dans des combinaisons de plus en plus intimes.

Le glissement opéré par Hutchinson, depuis la niche offerte par l'environnement à la niche d'une espèce, sera parfois qualifié de révolutionnaire³¹. Il sera cristallisé par la distinction entre la niche *environnementale* et la niche *populationnelle*³². En fait, il peut sembler naturel de glisser, au moins verbalement, entre « la niche occupée par telle espèce » et « la niche *de* telle espèce ». Hutchinson lui-même semble revenir à la niche environnementale quand il discute le problème de la saturation d'un biotope, et dit avoir seulement formalisé le concept en usage (1957). Par cette « simple » formalisation cependant, le concept permet d'envisager des quantifications et des théories prédictives ; il présente toutefois encore quelques difficultés opératoires³³.

30. La prédation sera également laissée de côté dans le développement de la théorie neutre.

31. Schoener (1989), "The Ecological Niche", in Cherrett (ed.), *Ecological Concepts : The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*, Blackwell.

32. Colwell (1992), "Niche : A Bifurcation in the Conceptual Lineage of the Term", in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP.

33. Les difficultés opératoires du concept d'Hutchinson tiennent au formalisme de la théorie des ensembles qu'il emploie. Tous les points de la niche fondamentale impliquent une probabilité égale de persistance de la population, et tous les points

En 1959, en s'interrogeant plus précisément sur les causes du nombre d'espèces dans un biotope et de leur degré de similarité, Hutchinson remarque que lorsque deux espèces similaires coexistent, le ratio moyen de la taille de la plus grande sur la plus petite est approximativement 4/3. Le ratio, bientôt connue comme le ratio de Hutchinson, consumera pendant de nombreuses années une grande partie des élans théoriques et expérimentaux en écologie, ouvrant la voie à des recherches florissantes sur les causes et les conséquences de la diversité³⁴.

1.4 ↻ L'âge d'or : la théorie de la niche

Dans les années 1960, Robert MacArthur, Richard Levins et leurs collègues étendent l'approche d'Hutchinson et refondent le concept de niche une fois encore³⁵. Au concept d'Hutchinson – la gamme des états environnementaux qui permettent l'existence – est substitué le concept de distribution d'utilisation des ressources. La niche, définie pour une population particulière, revient à la fréquence d'utilisation d'une ressource ordonnée sur une ou plusieurs dimensions et peut être représentée simplement par un histogramme. Les axes de la niche peuvent être très variés, incluant notamment la nourriture (fréquence de consommation d'items classés selon leur taille par exemple),

hors de la niche représentent une probabilité nulle de persistance. Une difficulté majeure est de déterminer empiriquement les états environnementaux qui permettent à la population de survivre, car la survie d'une population est difficile à estimer – surtout sur le terrain. De même, il est matériellement impossible de mesurer la survie d'une population à un point des valeurs environnementales, et des mesures plus grossières risquent de laisser de côté la mesure de l'impact des espèces compétitrices sur la niche réalisée. Hutchinson (1978, *An Introduction to Population Ecology*, Yale UP) a proposé d'utiliser plutôt la valeur moyenne, mais cette solution manque à la fois de pertinence biologique (une même moyenne peut représenter des réalités biologiques très différentes) et de pertinence concernant la limite de similarité (la largeur de la niche et le chevauchement ne sont plus représentés). Une autre difficulté concerne la nature des variables environnementales considérées : à proprement parler, c'est l'occurrence d'un facteur (par exemple, la fréquence des graines d'une certaine taille) qui constitue un axe de la niche, et non la mesure de ce facteur (la taille des graines) (cf. Hutchinson, 1957, "Concluding remarks" @, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), p. 421, fig. 1). Ce problème se retrouve dans le concept de niche d'utilisation.

34. Chase & Leibold (2003), *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press @.

35. MacArthur & Levins (1967), "The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species", *American Naturalist*, 101 @.

l'espace et le temps (fréquences d'occurrence ou d'activité suivant les lieux et/ou les rythmes circadiens, saisonniers, etc.).

La niche comme distribution d'utilisation est une grandeur éminemment opératoire. Facile à mesurer par rapport aux niches des auteurs antérieurs, elle est rapidement utilisée dans un grand nombre d'études empiriques et nucléée une famille bientôt foisonnante de modèles, maintenant connue sous le nom de théorie de la niche³⁶. La théorie de la niche ne traite pratiquement que de compétition. Elle vise à expliquer les règles d'assemblage et de coexistence des communautés, leur degré de saturation ou d'invasibilité, le nombre, l'abondance et le degré de similarité des espèces qui les composent. *Via* ce programme, le concept se niche fermement dans la plupart des problématiques écologiques, même si certains écologistes trouvent le concept confus³⁷, à éviter³⁸ ou encore appelé à disparaître³⁹.

Les modèles de la théorie de la niche sont basés sur les équations de Lotka-Volterra. Des développements ultérieurs montreront que des descriptions plus

36. Vandermeer (1972), "Niche Theory", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 3 @.

37. Root (1967), "The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher", *Ecological Monographs*, 37.

38. Williamson (1972), *The analysis of biological populations*, Edward Arnold.

39. Margalef (1968), *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press. Par ailleurs, la théorie de la niche est considérée comme inappropriée ou d'un domaine d'utilité restreint par certains botanistes, qui insistent sur le fait que tous les autotrophes requièrent de la lumière, de l'eau et des minéraux similaires, et qu'un partitionnement conséquent des ressources est impossible (mais cf. **section 3.4.3**). Grubb (1977, "The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche", *Biological Reviews*, 52 @) défend une définition étendue de la niche, incluant tous les aspects de l'habitat, la phénologie (c'est-à-dire la répartition dans le temps des phénomènes périodiques caractéristiques des organismes), la forme de vie (*life-form*) et la régénération. L'habitat et la phénologie sont compatibles avec le concept de niche d'utilisation, ainsi que la forme de vie, que la plupart des zoologistes interpréteraient comme les propriétés morphologiques qui reflètent les types d'utilisations. La niche régénérative est particulièrement importante pour des organismes dont les capacités de reproduction excèdent largement ce qui est requis pour remplir l'espace libre. Elle a été modélisée par Fageström & Agren, qui ont montré que la différenciation des espèces selon la production moyenne des diaspores, la variabilité temporelle de cette production, ou des phénologies reproductives spécifiques permettent la coexistence d'espèces qui autrement s'excluraient (Schoener, 1989, "The Ecological Niche", in Cherrett (ed.), *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*, Blackwell).

mécanistes de la dynamique des ressources produisent des comportements semblables, dans un cas limite, à ceux des équations de Lotka-Volterra⁴⁰. Les modèles reposent sur l'hypothèse cruciale que le chevauchement des niches d'utilisation permet de calculer les coefficients de compétition. Les valeurs limites des coefficients qui permettent la coexistence donnent la similarité limite des espèces. La similarité limite peut aussi être mesurée par le rapport entre la *largeur* de la niche, définie comme la variété des ressources utilisées par l'espèce (par exemple, l'écart-type de la distribution) et la distance entre les modes des distributions de chaque espèce.

Dans les modèles écologiques, les niches des espèces n'évoluent pas (au sens d'une évolution par sélection naturelle sur le temps long). Ces modèles ont pour but de déterminer, pour une communauté à l'équilibre donnée, si une espèce peut envahir, voire persister, et de formuler ainsi les règles de coexistence et d'assemblage.

Dans les modèles d'évolution des niches, la niche est définie au niveau des organismes et ces niches d'organismes sont variables au sein d'une espèce. La niche d'une espèce devient un nuage de points ou une densité de probabilités d'utilisation, qui peut être scindée en composantes « intra » et « inter » organismes⁴¹. Ces modèles s'intéressent à l'évolution des propriétés de la niche comme sa largeur et la position du mode, au rapport distance/largeur à l'équilibre évolutif, c'est-à-dire au déplacement et à la divergence/convergence des caractères – par exemple les ratios de taille⁴².

Au départ, la théorie est généralement appliquée à des jeux de données préexistants, mais elle stimule également de nouvelles études empiriques chez les écologistes de terrain. La similarité limite est un pan de ces investigations, délicat car la théorie n'en prédit pas de valeur unique, encore moins pour la similarité limite *réalisée*. Après la publication d'Hutchinson sur les ratios de taille de 4/3, de nombreuses recherches empiriques sont menées pour tenter

40. Tilman (1982), *Resource Competition and Community Structure*, Princeton UP.

41. Par exemple, Roughgarden (1972), "Evolution of niche width", *American Naturalist*, 103 @. Ackerman & Doebeli (2004), "Evolution of niche width and adaptive diversification", *Evolution*, 58(12) @.

42. Roughgarden (1972), "Evolution of niche width", *American Naturalist*, 103 @. Roughgarden (1976), "Resource partitioning among competing species – a coevolutionary approach", *Theoretical Population Biology*, 9 @. Case (1982), "Coevolution in resource-limited competition communities", *Theoretical Population Biology*, 21 @.

de déterminer si, sur cette dimension, les niches sont espacées de façon non aléatoire – avec des résultats tantôt positifs, tantôt négatifs. Certaines études empiriques ciblent des prédictions particulières de la théorie, comme la coévolution de la taille parmi différentes espèces, ou le chevauchement attendu en fonction du grain de l’habitat considéré⁴³.

1.5 ⇨ Les années 1980 : le déclin

À l’engouement pour la théorie de la niche centrée sur la compétition, succède un contrecoup dans les années 1980. En particulier, Simberloff et Strong⁴⁴ montrent que les nombreuses études sur les *patterns* de compétition ne faisaient pas appel à des hypothèses nulles adéquates, mettant ainsi en doute leur validité et l’importance de la théorie. Le débat sur la forme des modèles nuls générera des tensions et reste conflictuel aujourd’hui. La difficulté de d’abord montrer la présence de la compétition, ou d’éliminer son absence, entre en résonance avec la charge menée par Gould & Lewontin⁴⁵, en biologie évolutive, contre les programmes adaptationnistes « durs »⁴⁶.

La théorie de la niche est également affaiblie par ses propres développements : chaque nouveau traitement semble produire des résultats nouveaux et inattendus, ne convergeant pas vers une théorie générale ou utilisable. Parallèlement, l’accent mis sur la compétition décroît à mesure que se développe une vision plus pluraliste de la coexistence, avec des modèles prenant en compte la prédation, les stress⁴⁷ abiotiques, le mutualisme, ou encore l’hétérogénéité spatio-temporelle extrinsèque et intrinsèque. Ceci marque un retour aux premières conceptions de Grinnell et Elton, mais n’empêche pas le concept de niche de rester, globalement, étroitement lié à la compétition⁴⁸.

43. Schoener (1989), “The Ecological Niche”, in Cherrett (ed.), *Ecological Concepts : The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*, Blackwell.

44. Simberloff (1978), “Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic”, *The American Naturalist*, 112 @, et Strong (1980), “Null hypothesis in Ecology”, *Synthese*, 43 @.

45. Gould & Lewontin (1979), “The sprandels of San Marco and the Panglossian paradigm : a critique of the adaptationist programme”, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 205 @.

46. Sur l’adaptation, cf. Grandcolas. (Ndd.)

47. Stress : facteur ayant un impact négatif sur l’organisme et sur lequel l’organisme n’a pas d’impact.

48. Colwell (1992), “Niche : A Bifurcation in the Conceptual Lineage of the Term”, in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP, p. 48. Chase &

Cependant, ces développements de la théorie ne sont pas intimement connectés aux travaux empiriques, dont le nombre décroît par ailleurs. Les écologistes empiristes sont désormais sceptiques quant à l'utilité de la théorie et se concentrent sur des tests d'hypothèses très simples avec des modèles nuls rigoureux, sur la présence ou l'absence d'interactions entre espèces – principalement la compétition. Cette attitude empirique va de pair avec la percée de la rigueur statistique et expérimentale en écologie. Les études de la diversité, de l'abondance, de la distribution aux larges échelles sont délaissées au profit d'études sur les interactions locales, plus propres aux manipulations. Et parmi ceux qui s'intéressent aux larges échelles spatiales, Hubbell⁴⁹ évite quant à lui explicitement de faire appel à des différences de niche pour expliquer les motifs de distribution (cf. **section 3**).

1.6 ↻ Chase et Leibold, la rénovation

Suite à cette perte de vitesse du concept dans la littérature, Matthew Leibold⁵⁰ et Jonathan Chase, qui lui destinent un rôle utile et synthétique en écologie, proposent une ultime refonte basée sur le formalisme mécaniste de Tilman⁵¹. Ils montrent qu'il faut distinguer dans l'écologie d'un organisme les impacts d'un facteur écologique sur cet organisme, c'est-à-dire sa réponse au facteur – en particulier ses besoins –, et les impacts de l'organisme sur le facteur écologique⁵². La niche est définie comme la réunion de ce qui décrit les réponses de l'organisme et ses impacts⁵³. Dans ce formalisme, Chase et Leibold présentent un bestiaire de facteurs écologiques suivant les types d'im-

Leibold (2003), *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press @.

49. Hubbell (1979), "Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest", *Science*, 203 @.

50. Leibold (1995), "The niche concept revisited: mechanistic models and community context", *Ecology*, 76 @.

51. Tilman (1982), *Resource Competition and Community Structure*, Princeton UP.

52. Chase & Leibold (2003), *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press @.

53. Pour être exact, Leibold (1995), "The niche concept revisited: mechanistic models and community context", *Ecology*, 76 @, et Chase & Leibold (2003, *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press @) parlent de la réunion des *besoins* et des impacts de l'organisme. La généralisation de la définition aux *réponses* de l'organisme paraît naturelle (cf. par exemple, Meszéna *et al.*, 2005, "Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory", *Theoretical Population Biology*, 69 @).

pacts, positifs, nuls ou négatifs, *de* et *sur* l'organisme. Ils mettent l'accent en particulier sur les ressources, les prédateurs et les stress. Les axes de la niche doivent être des mesures quantitatives de l'*occurrence* des facteurs écologiques, et pas simplement des mesures des facteurs comme dans la niche de distribution d'utilisation. Chase et Leibold produisent ainsi une synthèse élégante d'un siècle d'histoire.

Ils incorporent leur nouveau concept dans un programme de recherche inclusif qui vise à libérer la théorie de la niche de l'accent mis sur la compétition et sur les interactions locales. Rompre l'association avec la compétition doit permettre de sauver la terminologie de la niche de son remplacement par des synonymes à vertu cosmétique, et d'améliorer la lisibilité des études antérieures par les écologistes contemporains, moins friands de l'histoire de leur discipline que leurs collègues évolutionnistes⁵⁴. L'exploration des processus hétérogènes multi-échelles, quant à elle, doit répondre aux défis de l'écologie contemporaine comme la dégradation des habitats, les extinctions, les invasions, etc. À ce stade, la refonte de Chase et Leibold n'est pas directement interprétable empiriquement. Il s'agit, de l'aveu même des auteurs, d'une charpente pour construire des hypothèses plus particulières. L'avenir de ce programme de recherche reste à écrire.

1.7 ⇨ La théorie de la construction de niche et la niche des cellules souches

Le concept de niche a connu récemment deux prolongements : la construction de niche en biologie évolutive, et la niche des cellules souches en biologie cellulaire. Le programme de recherche de la construction de niche naît d'une opposition au programme externaliste en évolution, où le paysage adaptatif est conçu comme une entité non modifiable⁵⁵. Les tenants du programme constructionniste soulignent, à l'inverse, que par leurs activités (construction de terriers, sécrétion de substances chimiques, consommation de proies, etc.), les organismes modifient leur environnement, d'une façon telle que les pressions de sélection qu'ils subissent en retour puissent être modifiées. La niche est définie comme l'ensemble des pressions évolutives, et la construction se

54. Griesemer (1992), "Niche : Historical Perspectives", in Keller & Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard UP.

55. Lewontin (1983), "Gene, organism, and environment", in Bendall, *Evolution from molecules to men*, Cambridge UP.

réfère à leur modification⁵⁶. Le programme se présente comme une généralisation de modèles déjà existants en biologie évolutive, tels que les modèles de coévolution, de sélection fréquence-dépendante et d'effets maternels. En écologie, une branche du programme plaide pour l'accroissement de la prise en compte de l'ingénierie de l'écosystème dans les modèles.

La difficulté épistémologique majeure de ce programme est de présenter avec insistance la construction comme un processus évolutif symétrique à la sélection naturelle, l'une n'étant pas inféodée à l'autre⁵⁷. Dans le principe, c'est une différence révolutionnaire avec les approches précédentes. Pourtant, à notre connaissance, les modèles et les exemples de construction de niche donnés par ces auteurs font toujours appel à une entité invariante qui peut être considérée comme la pression de sélection (par exemple, la matrice de gains dans un jeu), les autres entités pouvant être considérées comme des variables (par exemple, les fréquences des stratégies). Dès lors, la perspective externaliste du phénotype étendu, considérant des pressions de sélection non modifiables pouvant agir sur des phénotypes aussi bien extérieurs (comme des activités) qu'intérieurs à l'organisme, ne semble pas dépassée⁵⁸.

En biologie cellulaire, le concept de niche écologique a été importé pour expliquer l'immortalité apparente de certaines cellules souches⁵⁹. La niche y est définie comme le microenvironnement tissulaire requis pour que des cellules acquièrent ou conservent leurs caractéristiques de cellules souches, et qui contrôle leur nombre. C'est l'*unité basique de la physiologie*⁶⁰. En cas

56. Odling-Smee *et al.* (2003), *Niche Construction : The Neglected Process in Evolution*, Princeton UP @.

57. *Ibid.* Day *et al.* (2003), "Rethinking Adaptation – The niche-construction perspective", *Perspectives in Biology and Medicine*, 46(1) @.

58. Dawkins (1982), *The Extended Phenotype*, W.H. Freeman. Dawkins (2004), "Extended Phenotype – But Not Too Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka", *Biology and Philosophy*, 19 @.

59. Schoffield (1978), "The relationship between the spleen colony-forming cell and the haemopoietic stem cell", *Blood Cells*, 4(1-2). Schoffield (1983), "The stem cell system", *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 37(8). Une cellule souche est une cellule ayant une capacité d'autorenouvellement illimité ou prolongé, et qui peut donner au moins un type de descendant hautement différencié. Habituellement, entre la cellule souche et les cellules différenciées, il existe une population de cellules (parfois appelées cellules d'amplification transitoire) à capacité proliférative et à potentiel de différenciation limités (Watt & Hogan, 2000, "Out of Eden : Stem Cells and Their Niches", *Science*, 287 @).

60. Scadden (2006), "The stem-cell niche as an entity of action", *Nature*, 41 @.

de vacance, la niche peut contraindre des cellules différenciées à adopter des caractéristiques de cellules souches. Réciproquement, des cellules souches peuvent induire la formation de niches. La niche est localisée dans l'espace, c'est une structure tridimensionnelle constituée d'autres cellules et de leurs signaux, de matériaux extracellulaires, elle est la cible de signaux provenant du système nerveux et est associée au système circulatoire. Elle a une dimension fonctionnelle. Du fait de son impact sur le tissu qui l'environne, la niche est considérée comme une cible thérapeutique prometteuse⁶¹.

Le vocable « niche » est également employé en cancérologie, par analogie avec la biologie des cellules souches : d'une part, l'altération de la niche d'une cellule souche est envisagée comme étiologie possible du cancer, d'autre part, les cellules cancéreuses aussi peuvent induire la formation de niches dites pré-métastatiques (environnements modifiés favorisant l'établissement des cellules tumorales⁶²) et métastatiques (*via* par exemple le développement des vaisseaux sanguins à proximité)⁶³.

2 ⇨ Le concept de niche et les théories de la coexistence

Dès Grinnell, la niche est un *explanans* (ce qui explique) de la diversité : diverses espèces coexistent parce que chacune occupe sa propre niche. Nous montrons dans cette section comment le concept est intégré aux explications actuelles de la coexistence, ce qui nous permettra de mieux comprendre les tenants et les aboutissants de la controverse générée par la théorie neutre (**section 3**).

Tout d'abord, soulignons que les explications de la diversité invoquées dépendent de ce que la coexistence de différentes espèces dans une même

61. Li & Xie (2005), "Stem Cell Niche : Structure and Function", *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 21 @. Scadden (2006), "The stem-cell niche as an entity of action", *Nature*, 41 @.

62. Il a été montré que des cellules tumorales peuvent mobiliser des cellules normales de la moelle osseuse, les faire migrer vers des régions particulières et changer l'environnement local de telle sorte que celui-ci attire et supporte le développement d'une métastase (Steeg, 2005, "Emissaries set up new sites", *Nature*, 438 @).

63. Psaila & Lyden (2009), "The metastatic niche: adapting the foreign soil", *Nature Reviews Cancer*, 9(4) @. Les travaux sur la niche cellulaire font explicitement référence au concept de niche écologique (par exemple, Powell, 2005, "Stem-cell niches : It's the ecology, stupid !", *Nature*, 435 @). Les travaux sur la « construction de niche » par les cellules, en revanche, ne semblent pas inspirés par le programme d'Odling-Smee et ses collègues.

localité est supposée instable ou stable. Il existe de nombreux concepts de stabilité, dont l'examen ne peut entrer dans le cadre de ce chapitre⁶⁴. Comme définition sommaire, disons que la coexistence est instable lorsque les populations ne sont pas chacune maintenues sur le long terme. À l'inverse, la coexistence est stable lorsque la fréquence ou la densité de chaque population ne montrent pas de tendance sur le long terme ou, au moins, que les populations tendent à ne pas être perdues⁶⁵.

Les « mécanismes⁶⁶ » qui favorisent la coexistence peuvent avoir des effets *égalisants* ou *stabilisants*. Les mécanismes sont égalisants lorsqu'ils amoindrissent les différences de *fitness* moyenne⁶⁷ entre populations. Les mécanismes sont stabilisants lorsqu'ils mettent en jeu des boucles de rétroaction négatives sur les fréquences⁶⁸. De telles boucles existent quand les interactions intraspécifiques (compétition directe ou apparente par exemple) sont « plus négatives » que les interactions interspécifiques. Les mécanismes égalisants et les mécanismes stabilisants, *conjointement*, augmentent la probabilité ou la durabilité de la coexistence ; tenter d'explorer leur contribution relative à la

64. Par exemple, Ives & Carpenter (2007), "Stability and Diversity of Ecosystems", *Science*, 317 @.

65. Chesson (2000), "Mechanisms of maintenance of species diversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31 @. Meszéna *et al.* (2005), "Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory", *Theoretical Population Biology*, 69 @.

66. Nous employons ici le mot « mécanisme » dans le sens, très large, dans lequel il est employé en écologie : pratiquement, toute voie de génération d'un motif (*pattern*) est un mécanisme. Par exemple, l'intensité de la compétition dans un modèle de Lotka-Volterra peut être vue comme un mécanisme de l'exclusion de deux espèces, et la consommation d'une même ressource dans un modèle de Tilman peut être vue comme un mécanisme, parmi d'autres possibles, de l'intensité de la compétition. C'est dans ce sens que l'on dira qu'un modèle de Tilman est « plus mécaniste » qu'un modèle de Lotka-Volterra, qualifié quant à lui de « plus phénoménologique ».

67. La *fitness* ici est moyennée sur les différentes valeurs de la disponibilité des ressources, et non le temps.

68. Fréquence-dépendance négative : les populations les plus fréquentes sont désavantagées. Densité-dépendance négative : pour chaque population le taux de croissance *per capita* augmente quand la densité diminue. La plupart des fréquences-dépendances négatives émergent de densités-dépendances négatives (par exemple, quand chaque espèce a une niche propre pouvant soutenir une densité maximale donnée), mais la densité-dépendance n'est pas suffisante pour générer une fréquence-dépendance : il faut *en sus* que chaque espèce diminue plus sa propre croissance que celle des autres.

coexistence⁶⁹ n'a pas de sens : ils sont incommensurables. L'égalité des *fitness* et l'absence de mécanismes stabilisants sont le cœur de la théorie neutre (cf. **section 3**).

Le partage des niches est propre à créer des rétroactions négatives, stabilisantes, quand les impacts de chaque espèce sont opposés à ses réponses à chaque facteur, comparativement aux autres espèces. C'est le cas par exemple, quand des espèces sont limitées par diverses ressources et que chaque espèce diminue le plus (impact négatif) la disponibilité de la ressource dont elle a le plus besoin (réponse positive). C'est aussi le cas quand des espèces subissent la prédation de plusieurs prédateurs/parasites et que chaque espèce augmente le plus (impact positif) la population du prédateur/parasite qui la limite le plus (réponse négative). En ce qui concerne les facteurs de rétroactions négatives (par exemple, des facteurs limitants), plus le chevauchement des niches est faible, c'est-à-dire plus les réponses sont opposées aux impacts et propres à chaque espèce, plus le partage des niches est stabilisant. Rappelons que la limite de la similarité qui permet la coexistence stable dépend des mécanismes égalisants qui existent par ailleurs⁷⁰ et de la robustesse de la stabilité recherchée⁷¹. La similarité limite et la diversité limite peuvent aussi être affectées par le minimum de viabilité d'une population : une niche d'autant plus similaire à celle d'un compétiteur ou d'autant plus restreinte supporte, toutes choses égales par ailleurs, une population d'autant plus faible, donc d'autant plus sujette aux effets Allee⁷² ou aux extinctions stochastiques.

Le partage des niches n'est pas le seul mécanisme stabilisant possible. Par exemple les prédateurs et les parasitoïdes stabilisent la coexistence des proies quand ils ont des réponses fréquence-dépendantes, c'est-à-dire quand ils affectent le dominant quel qu'il soit, même si toutes les espèces proies sont écologiquement semblables par ailleurs.

69. Par exemple, Adler *et al.* (2007), "A niche for neutrality", *Ecology Letters*, 10 @.

70. Chesson (2000), "Mechanisms of maintenance of species diversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31 @.

71. Meszéná *et al.* (2005), "Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory", *Theoretical Population Biology*, 69 @.

72. Une population est sujette à un effet Allee quand, aux faibles densités, le taux de croissance est d'autant plus bas que la densité est faible. Cet effet peut être expliqué par la difficulté à trouver des partenaires reproducteurs, ou par la nécessité pour un groupe d'atteindre une masse critique pour pouvoir exploiter une ressource.

Divers mécanismes peuvent affecter le partage des niches, et la compétition interspécifique n'est que l'un d'entre eux⁷³. Celle-ci conduit à une ségrégation des niches : même quand aucune espèce n'est exclue, chacune voit son utilisation des zones de chevauchement réduite par la présence de compétiteurs interspécifiques. Ainsi, si le chevauchement augmente *ceteris paribus* la compétition, la compétition quant à elle diminue, *ceteris paribus*, le chevauchement (sur le temps écologique par la modification des niches réalisées, sur le temps évolutif par la modification des niches fondamentales). Du fait de cette rétroaction négative de la compétition sur elle-même *via* son impact sur le chevauchement et de la multiplicité des mécanismes qui peuvent par ailleurs affecter le partage des niches, l'évaluation de l'importance de la compétition dans le partage de niches est ardue et sujette à controverse⁷⁴.

3 ⇨ La théorie neutraliste et son bouquet de controverses

Hubbell⁷⁵ a récemment développé une remise en question drastique du concept de niche, en proposant une théorie neutraliste de la diversité (au sens de la distribution et de l'abondance des espèces), dans laquelle les espèces ont la même niche. Cette théorie neutre propose donc, en écologie, rien de moins que la négation de l'approche darwinienne, dans laquelle l'assemblage de la communauté est tenu pour être déterminé par la compétition entre les espèces, et être, par ailleurs, reproductible⁷⁶ – jusqu'au point où les communautés ont pu être vues, au début du xx^e siècle, comme des superorganismes⁷⁷.

Les succès de la théorie sur les cas décrits par Hubbell et ses collègues ont mis le concept de niche en sérieuse difficulté. Néanmoins, nous verrons que la théorie neutre et la théorie de la niche⁷⁸ ne s'opposent pas de la manière

73. Cf. Rohde (2005), *Nonequilibrium Ecology*, Cambridge UP @.

74. Looijen (1998), *Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programs*, Rijksuniversiteit Groningen, chap. XIII @.

75. Hubbell (2001), *The Unified Neutral Theory of Species Abundance and Diversity*, Princeton UP @.

76. Par exemple, Darwin (1859), *On the origin of species by means of natural selection...* @, p. 74-75.

77. Clements (1916), *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*, Carnegie Institution of Washington @.

78. Par commodité, nous désignons dans cette section par « théorie de la niche », au sens large, le corpus des modèles basés sur le concept de niche et non, au

la plus évidente : la vigueur de la controverse qui en a découlé peut être imputée, en partie, à cette négation des intuitions sélectionnistes (**section 3.2**), mais aussi à l'ambiguïté du statut du débat, qui oscille entre la difficulté de distinguer les prédictions des modèles neutres de celles des modèles de niche (**section 3.3**), et des questions épistémologiques comme par exemple la nature de l'aléatoire (**section 3.4**).

3.1 ↻ La théorie neutre avant la lettre

La théorie neutraliste de Hubbell consiste en une synthèse d'idées et de données publiées dans les années 1960-1980. Le débat entre forces stochastiques et forces déterministes (dont nous questionnons la nature plus loin) comme explications de la diversité est lancé dès deux articles classiques de Hutchinson⁷⁹. MacArthur et Wilson eux-mêmes⁸⁰, dans la théorie de la biogéographie des îles, expliquent des motifs de distribution à large échelle en supposant que les espèces suivent une distribution de probabilité de colonisation et d'extinction. Paradoxalement, MacArthur ne semble pas avoir explicité le lien entre la théorie biogéographique et la théorie de la niche. En génétique des populations, Kimura⁸¹, inspiré par les calculs de coût de la sélection de Haldane⁸² et les travaux sur la dérive génétique de Wright⁸³, propose une théorie neutre d'évolution des fréquences alléliques où les allèles ont tous la même *fitness*, les seules causes du changement étant la mutation, la migration et la stochasticité démographique. Kimura propose ainsi une hypothèse nulle subtile pour tester la présence de sélection naturelle à l'échelle d'un génome. Ces travaux sont transposés en écologie⁸⁴, en considérant les abondances des

sens strict, le programme de recherche de MacArthur et Levins évoqué dans la **section 1.4**.

79. Hutchinson (1959), "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?", *The American Naturalist*, 93, p. 145. Hutchinson (1961), "The paradox of the plankton", *The American Naturalist*, 95.

80. MacArthur et Wilson (1967), *The Theory of Island Biogeography*, Princeton UP @.

81. Kimura (1968), "Evolutionary Rate at the Molecular Level", *Nature*, 217 @. Kimura (1983), *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge UP @.

82. Haldane (1957), "The cost of natural selection", *Journal of Genetics*, 55 @.

83. Wright (1931), "Evolution in Mendelian Populations", *Genetics*, 16 @.

84. Watterson (1974), "Models for the logarithmic species abundance distributions", *Theoretical Population Biology*, 6 @. Caswell (1976), "Community structure : a neutral model analysis", *Ecological Monographs*, 46 @.

espèces au lieu des fréquences alléliques. Hubbell⁸⁵ enrichit ces modèles de l'intuition que la dispersion, en plus de la dérive, est un facteur majeur dans l'assemblage des communautés⁸⁶, qui explique la distribution agglutinée des arbres conspécifiques dans sa forêt d'étude au Barro Colorado. Par ailleurs, parallèlement au déclin du concept de niche, le principe d'exclusion compétitive est miné par des travaux qui montrent que la limitation de la dispersion, en écologie spatiale, peut retarder l'exclusion *ad infinitum*, et ce même en l'absence de *trade-offs* (ou compromis)⁸⁷. Hubbell trouve ses intuitions confortées par ces travaux, étant de ceux qui considèrent que l'exclusion compétitive n'est pas suffisamment documentée dans la littérature empirique⁸⁸. Hubbell élabore alors une refonte des modèles neutralistes dans une monographie, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (2001), qui devient rapidement un « best-seller »⁸⁹ et génère une abondante controverse.

3.2 ⇨ Caractéristiques des modèles neutres

Un modèle neutre décrit une communauté de répliqueurs (géotypes, espèces), au comportement symétrique (voir ci-dessous), soumise à une apparition de nouveaux types (par mutation, spéciation) et une perte de types par dérive stochastique. La diversité des répliqueurs représente un équilibre dynamique entre l'extinction des résidents et l'apparition des nouveaux types. Des interactions complexes sont possibles entre les répliqueurs, du moment qu'elles sont symétriques, c'est-à-dire que le type d'un répliqueur (par exemple, l'espèce à laquelle appartient un individu chez Hubbell) n'a pas d'effet sur le destin prévu du répliqueur ni sur celui des autres. Typiquement, dans la théorie neutre, la communauté est définie comme un ensemble d'espèces de niveau trophique similaire et les individus sont en compétition symétrique

85. Hubbell (1979), "Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest", *Science*, 203 @.

86. La migration avait déjà été étudiée en génétique des populations, mais n'avait jamais eu un statut central comme dans la théorie de Hubbell (cf. Alonso *et al.*, 2006, "The merits of neutral theory", *Trends Ecol. Evol.*, 21(8) @).

87. Hurtt & Pacala (1995), "The consequences of recruitment limitation. Reconciling chance, history, and competitive differences between plants", *Journal of Theoretical Biology*, 176 @.

88. Hubbell (2005), "Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence", *Functional Ecology*, 19 @.

89. Leigh (2007), "Neutral theory : a historical perspective", *Journal of Evolutionary Biology*, 20 @.

les uns avec les autres. La compétition s'effectue le plus souvent par le biais d'un maintien supposé de la communauté à un effectif donné. Les relations trophiques, qui sont asymétriques, et le mutualisme (asymétrique ou symétrique) ne sont pas traités.

La symétrie (encore appelée équivalence ou égalité) est source de confusion dans les débats niche/neutre. La symétrie peut se définir à plusieurs niveaux : niveau intraspécifique (Kimura), niveau interspécifique (Hubbell), etc. L'asymétrie à un niveau est compatible, en principe, avec la symétrie à un autre niveau. De plus, la symétrie peut se définir pour différentes propriétés : l'équivalence écologique (ici : l'inexistence de mécanismes stabilisants⁹⁰) n'est pas synonyme d'équivalence des *fitness* moyennes (existence de mécanismes égalisants), malgré la confusion entretenue par la terminologie de Hubbell qui utilise indifféremment équivalence écologique, fonctionnelle ou démographique, et certains de ses arguments sur la convergence des niches où il ignore (plus ou moins sciemment) le principe d'exclusion compétitive⁹¹. Les modèles neutres sont des modèles à chevauchement de niche complet et à *fitness* symétriques.

L'une des forces de la théorie neutre est de proposer des modèles spatiaux implicites et explicites, dans lesquels l'assemblage est déterminé par la dispersion, et non l'adaptation à un environnement local. Les modèles spatiaux implicites considèrent des communautés locales, qui échangent des individus, selon un certain taux de migration, avec une communauté globale (certes peu identifiable empiriquement). Ces modèles décrivent les communautés locales comme des *échantillons* de la communauté globale, ce qui permet une confrontation directe avec des données d'échantillonnage d'une communauté. Les modèles spatiaux explicites spécifient les dynamiques démographiques et de dispersion dans un espace explicite, ce qui génère des distributions autocorrélées dans l'espace et dans le temps (c'est-à-dire des motifs non aléatoires). Ces modèles se distinguent notablement des modèles nuls antérieurs, basés sur la génération de motifs de distribution aléatoires – la présence d'autocor-

90. Bell (2000, "The Distribution of Abundance in Neutral Communities", *The American Naturalist*, 155(5) @) propose une définition différente : une communauté est composée d'espèces écologiquement équivalentes quand aucun membre n'a d'interaction positive avec un autre (communauté d'espèces en compétition, amensalisme ou interaction nulle).

91. Par exemple, Hubbell (2005), "Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence", *Functional Ecology*, 19 @, p. 169.

rélations dans les données était alors interprétée comme un effet de l'hétérogénéité de l'environnement⁹².

3.3 ⇨ **Domaine de performance de la théorie neutre**

3.3.1 ⇨ **Qualité des hypothèses**

C'est un truisme de l'activité scientifique que de considérer que les hypothèses d'une théorie sont, du fait de leur caractère idéal, à proprement parler fausses. La théorie neutre n'échappe pas à la règle, et sa capacité à décrire les distributions d'abondance *malgré* l'hypothèse de chevauchement des niches et l'hypothèse d'équivalence des *fitness* moyennes, a conduit à s'interroger sur la nécessité de la théorie de la niche pour expliquer d'autres types d'observations.

Concernant l'hypothèse d'équivalence des niches, l'existence de différences de niches paraît difficilement discutable même aux ténors de la neutralité⁹³ – ceux-ci insistent en revanche sur le fait que les différences phénotypiques ou de distribution ne reflètent pas *toutes* des différences de niches. Au nombre des observations qui appellent une explication en termes de niche⁹⁴, mentionnons par exemple : (1) les réponses différentes, et consistantes, d'espèces différentes aux changements environnementaux dans l'espace et dans le temps ; (2) l'*overyielding*⁹⁵ observé dans les mélanges d'espèces par rapport aux monocultures en laboratoire ou sur le terrain, employé dans les polycultures dès le Moyen Âge⁹⁶, et qui est interprété comme une complémentarité dans l'exploitation des ressources – l'*overyielding* tombe en dehors du champ de la théorie neutre dans la mesure où il n'y a pas, par définition, d'impact de la diversité sur l'effectif de la communauté (par ailleurs supposé constant dans la plupart des modèles actuels) ; (3) la stabilité de la composition des communautés, point que nous détaillons dans la **section 3.3.2**.

Concernant l'hypothèse d'équivalence des *fitness* moyennes, en l'absence de mécanismes stabilisants, de très légers écarts à cette hypothèse conduisent

92. Bell (2001), "Neutral Macroecology", *Science*, 293 @.

93. Par exemple, Engelbrecht *et al.* (2007), "Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests", *Nature*, 447 @.

94. Cf. Bell *et al.* (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) @, et Leigh (2007), "Neutral theory : a historical perspective", *Journal of Evolutionary Biology*, 20 @, pour une revue.

95. Corrélation positive entre la productivité d'une communauté et sa diversité.

96. Derville (1999), *L'agriculture du Nord au Moyen Âge*, PU du Septentrion.

à des prédictions complètement différentes, avec dominance monospécifique, conformément au principe d'exclusion compétitive. La durée de l'exclusion est de l'ordre, en nombre de générations, de l'inverse de la différence en *fitness*, c'est-à-dire $1/|r_i - r_j|$ générations (100 générations par exemple pour une différence de 1 %).

Les paramètres peuvent être difficiles à interpréter empiriquement et, par tant, difficiles à mesurer *a priori* – ce qui permet pourtant d'enrichir la famille des prédictions de la théorie. Les modèles spatiaux implicites⁹⁷, par exemple, ne sont pas vraiment éclairants sur ce que représente le taux de migration, d'ailleurs peu mesuré⁹⁸. De même, l'hypothèse selon laquelle chaque arbre a une probabilité donnée d'être une nouvelle espèce dérange certains écologistes, qui concèdent qu'elle puisse être opératoire dans le cas de petites populations isolées. Enfin, la valeur estimée des paramètres peut varier suivant les méthodes d'estimation pour un même jeu de données sans que la raison en soit très claire, et parfois, varier de plusieurs ordres de grandeur suivant les études, ce qui chiffonne l'intuition : par exemple le taux de spéciation estimé *a posteriori* pour le Panama est 1 300 fois celui obtenu pour la forêt d'Yasuni (Amazonie, Équateur) et 2,6 millions de fois celui de la forêt de Manu (Amazonie du Sud-Est, Pérou)⁹⁹.

Du fait de ces limitations, l'une des préoccupations concerne la qualité des prédictions de la théorie neutre et de ses extrapolations, qui pourraient être limitées à une certaine zone de valeurs de paramètres qui puissent paraître hautement improbables et requérir, au moins, une vérification¹⁰⁰. Cette inquiétude est importante quant à l'application de la théorie à la biologie de la conservation – qui est pourtant l'un des moteurs du travail d'Hubbell¹⁰¹.

97. Par exemple, Hubbell (2001), *The Unified Neutral Theory of Species Abundance and Diversity*, Princeton UP @, chap. 5.

98. Leigh (2007), "Neutral theory : a historical perspective", *Journal of Evolutionary Biology*, 20 @, mais cf. Alonso *et al.* (2006), "The merits of neutral theory", *Trends Ecol Evol.*, 21(8) @ pour une sensibilité opposée.

99. Leigh (2007), *op. cit.* ; pour une approche contournant le problème, cf. Munoz *et al.* (2007), "Estimating parameters of neutral communities : from one single large to several small samples", *Ecology*, 88(10) @.

100. Zhang & Lin (1997), "The Effects of Competitive Asymmetry on the Rate of Competitive Displacement : How Robust is Hubbell's Community Drift Model ?", *Journal of theoretical biology*, 188 @.

101. Hubbell (2001), *The Unified Neutral Theory of Species Abundance and Diversity*, Princeton UP @.

3.3.2 ⇨ Qualité des prédictions

La théorie neutre a été conçue initialement pour décrire les distributions d'abondance d'espèces sur une parcelle (SAD : *species abundance distributions*). Le domaine d'application s'est étendu aux relations aire/diversité, aux relations aire de répartition/abondance locale, à l'interprétation des motifs spatiaux (autocorrélations spatiales) et temporels (autocorrélations dans le temps des motifs spatiaux, de la composition et de la diversité d'une communauté).

Le succès remarquable de la théorie neutre sur les SAD a provoqué l'étonnement : pourquoi, malgré ses hypothèses, réussit-elle si bien ? Ce point a été central dans la controverse, bien que concernant des propriétés agrégées comme les SAD, la théorie neutre et la théorie de la niche soient peu ou prou *ex-aequo*. La théorie neutre interprète les distributions d'abondance en termes d'individus de nouveau type (spéciation/migration) à chaque génération, tandis que la théorie de la niche suppose que les distributions d'abondance sont déterminées par la distribution des niches¹⁰². Faisant écho au scepticisme historique envers la pertinence des SAD pour juger des mécanismes sous-jacents, Puyeo *et al.*¹⁰³ ont récemment montré que la SAD générée par un modèle est une log-série quand le modèle ne contient aucune information à propos des abondances des espèces : c'est le cas d'un modèle neutre strict (où les abondances résultent d'un processus démographique aléatoire), *mais aussi* d'un modèle de niches idiosyncratiques (où les abondances résultent d'un processus d'attribution aléatoire de niches). Les modèles qui dévient de cette information nulle génèrent des SAD en lois puissance ou log-normale. Le modèle de Hubbell, en particulier, qui génère une log-normale pour la communauté locale, introduit de l'information au niveau de l'aire caractéristique de la communauté locale, ce qui n'est pas un mécanisme forcément plus général que d'autres (le modèle de Hubbell génère une log-série pour la communauté globale). Malgré cette égalité qualitative, la qualité descriptive de la théorie neutre sur les SAD et sa simplicité d'implémentation peuvent la faire apparaître comme la meilleure méthode actuelle d'interpolation pour estimer la diversité d'une parcelle¹⁰⁴.

102. Bell *et al.* (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) @.

103. Puyeo *et al.* (2007), "The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity", *Ecology Letters*, 10 @.

104. Par exemple, Hubbell *et al.* (2008), "How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct ?", *PNAS USA*, 105 (suppl.1) @.

Un autre objectif de la théorie neutre est d'expliquer la répartition agglutinée d'organismes conspécifiques (autocorrélations spatiales). L'interprétation traditionnelle en termes de niches consistait à poser que la répartition non aléatoire des organismes dans l'espace reflétait l'adaptation locale à des facteurs environnementaux répartis eux-mêmes de façon non aléatoire, des sites éloignés ayant plus de chances d'être différents. À l'inverse, la théorie neutre suppose que la répartition agglutinée s'explique en termes de dispersion locale, des sites plus éloignés échangeant moins de migrants. Qualitativement, les modèles neutres spatiaux explicites peuvent générer tout motif en utilisant une valeur idoine pour le taux de migration. La question se pose alors de déterminer à quel point la composition des communautés est explicable par des adaptations locales ou la limitation de la dispersion. Une solution intuitive est de rechercher des corrélations entre facteurs environnementaux et répartition des espèces. Cette solution peut être peu probante car (1) d'une part, l'absence de corrélation peut simplement signifier que les facteurs pertinents n'ont pas été considérés (algorithme semblable à l'algorithme adaptationniste), (2) d'autre part, contrairement à l'intuition, une corrélation espèces/facteurs peut aussi être expliquée par la limitation de la dispersion dans un modèle neutre spatial, dans le sens, du moins, où de nombreuses espèces occuperont seulement une fraction des environnements possibles et montreront ainsi une spécialisation apparente. Mettre en évidence la consistance de l'occupation des environnements possibles par des organismes requiert des études d'une résolution suffisante, tant au point de vue spatial (nombre de sites d'échantillonnage et surface de la région d'étude), temporel, phylogénétique (finesse de la phylogénie employée rapportée à la proximité des organismes échantillonnés), qu'environnemental (diversité des facteurs mesurés et finesse de la mesure pour chaque facteur)¹⁰⁵. De ce point de vue, l'attitude neutre consiste en une question : à quelle résolution (par exemple, quelle échelle spatiale) le motif peut-il être considéré comme neutre ?¹⁰⁶

105. Bell *et al.* (2001), "The scale of local adaptation in forest plants", in Silvertown & Antonovics (eds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*, Blackwell Science @.

106. Une difficulté majeure de ce pan de recherche est de séparer les effets de la variance environnementale des effets de la distance, car il y a une covariance environnement/distance dans les paysages naturels : la distance géographique tend à augmenter la variance environnementale, et la variance environnementale tend à augmenter la distance perçue (barrières à la migration par exemple).

La stabilité supposée de la coexistence d'un ensemble d'espèces, en revanche, est la raison d'être de la théorie de la niche. La théorie neutre suppose explicitement que la composition d'une communauté dérive, c'est-à-dire qu'elle subit une marche aléatoire. Bien que caractérisée, du fait des dynamiques démographiques, par des autocorrélations temporelles, la composition d'une communauté neutre ne présente donc aucun équilibre, et, encore moins de résilience. Notons qu'à l'inverse, sa diversité tend vers un équilibre dynamique spéciation/dérive. Cet aspect de la théorie en fait une hypothèse nulle intéressante pour tester les écarts à la dérive, au sein d'une communauté ou entre communautés (**section 3.4.2**). La stabilité et la résilience de la composition après une perturbation, les temps d'extinction trop courts pour être neutres dans les registres fossiles, les explosions démographiques des espèces invasives, plaident, à cet égard, pour des explications en termes de niches. Il a pu paraître intéressant d'appliquer cette hypothèse de dérive à la divergence entre communautés isolées : la théorie neutre prédit que la diversité sommée des communautés croît linéairement au cours du temps, tandis que la théorie de la niche prédit que les compositions de communautés semblables doivent rester, du moins sur le temps écologique, semblables. Malheureusement, même en situation neutre, un seul migrant par génération et par communauté suffit à homogénéiser les compositions de chaque communauté, ce qui rend, une fois encore, les prédictions indiscernables¹⁰⁷.

3.4 ⇨ Nature de l'opposition entre théorie neutre et théorie de la niche

La difficulté à départager les théories était déjà présente dans la controverse entre neutralisme et sélectionnisme en génétique des populations. Elle y a été contournée par le développement d'un modèle synthétique, dit quasi-neutre, qui prend en compte les effets de la dérive et de la sélection¹⁰⁸. Un tel modèle a été élaboré également en écologie des communautés¹⁰⁹, mais qui n'évite pas la difficulté de déterminer l'origine des motifs observés, ni celle du statut de la stochasticité.

107. Bell *et al.* (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) @.

108. Ohta (1973), "Slightly Deleterious Mutant Substitutions in Evolution", *Nature*, 246(5428) @.

109. Zhou & Zhang (2008), "A Nearly Neutral Model of Biodiversity", *Ecology*, 89(1) @.

3.4.1 ⇨ Statut de la stochasticité

Le statut de la stochasticité a sans doute généré une confusion importante dans le débat, qui peut être illustrée par l'emploi d'une terminologie malheureuse : celle de *forces stochastiques*, ou *forces neutres* (stochasticité démographique par exemple) par opposition aux *forces déterministes* (sélection par exemple). Sans nous prononcer sur la présence, irréductible ou non, de l'aléatoire en biologie¹¹⁰, remarquons que le syntagme *force stochastique* tient de l'oxymore : la stochasticité est justement ce qui n'est *pas* directionnel. En fait, les termes stochastiques d'un modèle représentent des mécanismes inconnus ou laissés de côté, c'est-à-dire la part d'information *absente*, et n'ont pas d'autre vertu explicative que la part d'inconnu dans le résultat. Abandonner certains termes déterministes au profit de termes stochastiques ne doit pas se faire uniquement dans le but de gagner en parcimonie, mais aussi en vérifiant que l'*explanandum* (ce qui est à expliquer) d'intérêt n'est pas abandonné. Par exemple, la théorie neutre laisse de côté un *explanandum* notable : elle ne permet pas, du fait de la symétrie, de prédire quelles espèces vont être rares ou fréquentes. À ce titre, le *continuum* de plus en plus consensuel¹¹¹ entre déterminisme et stochasticité, interprété comme un *continuum* de causalité (chaque force pouvant déterminer la dynamique à divers degrés) est apprécié plutôt comme un *continuum* de la quantité d'information introduite dans un modèle¹¹².

3.4.2 ⇨ La théorie neutre : une hypothèse nulle ?

La théorie neutre a montré la non-nécessité de la théorie de la niche quant à l'explication, au moins au niveau qualitatif, des motifs de répartition spatiale ou des motifs de diversité – sauf, il est vrai, en cas de sélection forte ou aux grandes échelles spatiales¹¹³. De ce fait, et à cause de sa parcimonie, la théorie neutre est souvent considérée comme une hypothèse nulle à, éventuellement, réfuter¹¹⁴.

110. Cf. Malaterre & Merlin, ce volume. (Ndd.)

111. Par exemple, Gewin (2006), "Beyond Neutrality – Ecology Finds Its Niche", *PloS*, 41(8) @.

112. Cf. Clark *et al.* (2007), *Models for Ecological Data : An Introduction*, Princeton UP @. Clark (2009), "Beyond neutral science", *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1) @.

113. Bell *et al.* (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) @.

114. Par exemple, Leigh (2007), "Neutral theory : a historical perspective", *Journal of Evolutionary Biology*, 20 @. La théorie neutre n'a pas été toujours perçue comme

Typiquement, les modèles de la théorie neutre font appel à deux hypothèses :

(1) une double hypothèse d'équivalence des espèces : aux niveaux écologique (pas de stabilisation) et compétitif (*fitness* moyennes égales) ;

(2) pour les modèles spatiaux, une hypothèse de limitation de la dispersion.

Une hypothèse alternative de (1) est une hypothèse selon laquelle les espèces ne sont pas équivalentes, au niveau compétitif et/ou écologique ; c'est l'hypothèse que posent les modèles de coexistence basés sur le concept de niche. À ce titre, le test de la dérive dans le temps de la composition d'une communauté revêt bien un caractère de test d'hypothèse nulle.

Le cas spatial est plus ambigu. L'hypothèse (2) est une hypothèse de connectivité de l'espace. Son hypothèse alternative, à première vue, est une absence de connectivité (c'est-à-dire une dispersion *illimitée*), et non l'hypothèse d'hétérogénéité des écologies des espèces et des facteurs écologiques dans l'espace, que posent les modèles de répartition basés sur la niche. La difficulté à rejeter un modèle neutre ou de niche par l'examen de motifs spatiaux invite également à préférer, plutôt qu'un test d'hypothèse nulle, une approche de sélection de modèles, dans laquelle les hypothèses concurrentes sont confrontées simultanément aux données, et classées selon des critères tels que la vraisemblance, la parcimonie, etc.¹¹⁵

3.4.3 ⇨ Dimensionnalité des modèles

Clark *et al.*¹¹⁶ ont apporté un éclairage intéressant sur l'opposition entre modèles neutres et modèles de niche. Selon eux, chaque type de modèle

une hypothèse nulle. Bell (2001, "Neutral Macroecology", *Science*, 293 @, p. 2418) distingue ainsi deux versions de la théorie : (1) la version faible, selon laquelle la théorie est certes capable de générer des motifs semblables à ceux trouvés dans les données, mais qui ne suppose pas que la théorie identifie les principaux mécanismes sous-jacents aux motifs d'abondance et de diversité, (2) la version forte, selon laquelle la théorie neutre connaît un tel succès prédictif précisément parce qu'elle a identifié ces mécanismes.

115. Cf. Johnson & Omland (2004), "Model selection in ecology and evolution", *Trends in Ecology & Evolution*, 19(2) @. Clark (2007), *Models for Ecological Data : An Introduction*, Princeton UP @.

116. Clark *et al.* (2004), *Models for Ecological Data : An Introduction*, Princeton UP @ ; *idem* (2007), "Resolving the biodiversity paradox", *Ecology Letters*, 10(8) @ ; *idem* (2009), "Beyond neutral science", *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1) @.

échoue à expliquer la diversité : les modèles de niche, parce qu'on observe trop peu de *trade-offs* et des chevauchements trop importants sur le terrain par rapport aux réquisits des modèles, et les modèles neutres, parce qu'ils n'expliquent pas la stabilité et la résilience observées dans les communautés. Cette faillite épistémique serait due à la basse dimensionnalité de ces modèles, même en théorie de la niche. La basse dimensionnalité est favorisée en écologie pour plusieurs raisons : les modèles doivent être solubles, peu d'axes de ressources et de *trade-offs* seulement sont perçus, enfin les critères de sélection de modèles qui s'appuient sur la parcimonie et éliminent tous les effets non significatifs, et le *fit* de relations déterministes avec un bruit résiduel, font apparaître des relations à basse dimensionnalité. Clark et ses collègues proposent une alternative : explorer explicitement les processus mal représentés ou mis de côté et envisager des modèles complexes. À l'aide d'une technique d'inférence (modèle hiérarchisé bayésien), ils révèlent des différences de niches de haute dimensionnalité chez deux espèces d'arbres en apparence écologiquement équivalentes. Cet appel à des explications de haute dimensionnalité fait écho à un article fondateur de Hutchinson¹¹⁷ sur le même sujet. Du point de vue de la structure, les modèles neutres et de niche classiques appartiennent à la même famille de modèles (basse dimensionnalité) et sont à opposer aux modèles de haute dimensionnalité. En revanche, les modèles de niche de basse et de haute dimensionnalités visent le même *explanandum* : déterminer l'abondance de *certaines* espèces, ou les issues de situations de compétition par exemple.

4 ↻ Conclusions

4.1 ↻ Acceptions du concept

Même si le mot « niche » en écologie a substantiellement changé d'acception en un siècle d'existence, ses multiples sens gravitent tous autour de la vision darwinienne d'écosystèmes structurés par la lutte pour la survie. À l'origine, le mot signifie une place dans l'écosystème, au sens d'une relation aux ressources, aux prédateurs et à l'habitat. Grinnell et Elton, en comparant des communautés, en viennent à s'intéresser aux équivalents écologiques, c'est-à-dire à des espèces ayant une niche similaire dans des localités ou des écosystèmes différents : le mot « niche » se teinte d'une connotation d'invariant de la structure des écosystèmes.

117. Hutchinson (1961), "The paradox of the plankton", *The American Naturalist*, 95 @.

L'idée selon laquelle deux espèces qui coexistent au même endroit doivent occuper des niches différentes, déjà présente chez Darwin et ses successeurs, dont Grinnell, et plus tard dénommée principe d'exclusion compétitive, fournit le cadre de la redéfinition de Hutchinson. Hutchinson formalise la niche d'une espèce comme le volume, dans l'espace des variables environnementales, où l'espèce peut survivre indéfiniment (niche fondamentale), ou bien le volume, restreint du fait des interactions avec les compétiteurs présents, où l'espèce survit effectivement (niche réalisée). La niche est propre à chaque espèce, l'invariance n'est plus supposée. Par cette formalisation, Hutchinson ouvre la voie à la quantification des différences de niche qui permettent la coexistence et des similarités qui conduisent à l'exclusion, une préoccupation déjà présente chez Darwin¹¹⁸. Il est notable qu'au cours de l'histoire des recherches sur l'exclusion compétitive, et en particulier dans l'article fondateur de Hutchinson¹¹⁹, le statut du principe oscille entre celui de principe *a priori* (la coexistence d'espèces implique une certaine dissimilarité, même si celle-ci n'est pas mise en évidence) et celui de principe empirique (le but est de prédire *via* des mesures de la niche la coexistence ou l'exclusion, ou bien, *via* l'observation de la coexistence, la dissimilarité minimale des niches)¹²⁰.

Peu à peu, il apparaît que la théorie de la niche, foisonnante, connaît des difficultés à produire des résultats généraux. Dans le même temps, une approche plus mécaniste se fait jour, basée sur l'explicitation des dynamiques sous-jacentes à la compétition et aux autres interactions interspécifiques, comme par exemple la dynamique des ressources consommées¹²¹. L'utilisation du concept connaît un déclin à partir des années 1980.

Même si l'approche mécaniste reste dans la lignée des approches précédentes, le concept de niche n'y est plus central. C'est de cette approche mécaniste, cependant, que naît la refonte de Chase et Leibold, destinée à

118. Darwin (1859), *On the origin of species by means of natural selection...* @, p. 320.

119. Hutchinson (1957), "Concluding remarks", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (2), p. 417-418 @.

120. Le principe *a priori* est de la même famille que celui de l'adaptationnisme dur, que l'on peut formuler ainsi par exemple : « tout trait est une adaptation à une pression de sélection, même si celle-ci n'est pas mise en évidence », ou bien encore : « c'est le plus apte qui survit, même si l'aptitude n'est pas mise en évidence ».

121. Par exemple, Tilman (1982), *Resource Competition and Community Structure*, Princeton UP.

rendre au concept son rôle de cadre de réflexion synthétique en écologie. La niche est une visualisation de ces mécanismes écologiques : c'est la réunion des réponses à, et de ses impacts sur, les facteurs environnementaux.

Quelles que soient les différences entre les multiples acceptions du concept, la niche est un modèle de la relation entre l'organisme et son environnement : ce modèle se limite à une zone de viabilité chez Hutchinson ou une distribution d'utilisation dans la théorie de la niche, et intègre les impacts de l'organisme sur les facteurs environnementaux chez des auteurs comme Grinnell, Elton, Chase et Leibold. Cette relation n'est pas modifiable : ce sont les conditions environnementales et les démographies des espèces qui le sont. (Dans les modèles d'évolution de niche, la relation est modifiable, mais ici encore la modification, c'est-à-dire l'évolution, est traitée dans un programme externaliste.) Dans le programme de recherche de la construction de niche, en revanche, la niche est modifiable, et l'acception oscille entre le modèle de la relation à l'environnement (l'ensemble des pressions de sélection subies par l'organisme) et l'état de cet environnement (qui, à notre sens, est une variable). Cette oscillation est génératrice de confusion quant au statut d'*explanans* ou d'*explanandum* de la niche. En médecine, la niche d'une cellule est clairement identifiée comme une structure physique, et envisager sa modification par la cellule ne pose pas de problème épistémique.

4.2 ⇨ Niche et neutralité

Le concept de niche a été forgé dans le cadre d'une explication de la *coexistence* des espèces malgré leur tendance, par principe, à s'exclure : les différences de niche interviennent comme des facteurs stabilisant la coexistence. La théorie neutre, à l'inverse, explique la *diversité* observée sans supposer de différences de niches. Le paradoxe n'est qu'apparent : la coexistence, au sens d'une certaine stabilité de la composition d'une communauté, n'est *pas* l'*explanandum* de la théorie neutre, qui suppose au contraire que la composition dérive. La théorie neutre est taillée pour prédire les distributions d'abondance des espèces au niveau de la communauté, et non quelles espèces vont être abondantes ou rares, ce qui relève d'une théorie basée sur le concept de niche. Malgré certaines tentatives de Hubbell¹²², la théorie neutre ne permet pas non plus d'expliquer pourquoi le principe d'exclusion compétitive ne devrait

122. Par exemple, Hubbell (2006), "Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence", *Ecology*, 87(6) @.

pas s'appliquer, en d'autres termes, pourquoi les espèces devraient évoluer vers des *fitness* égales.

Nous avons vu que les motifs de diversité ne sont la plupart du temps pas discriminants quant aux hypothèses d'une stabilisation des communautés ou d'une équivalence des espèces – ce qui signifie que ces motifs ne peuvent pas être interprétés comme des indices favorisant l'une ou l'autre hypothèse. À ce titre, la théorie neutre a élargi la famille des modèles aptes à expliquer les motifs de diversité, ce qui permet en retour de mieux cerner les propriétés de ces modèles non nécessaires à l'explication de ces motifs.

La plupart des critiques se sont concentrées sur l'hypothèse d'équivalence des *fitness*, qui paraît hautement improbable, tandis que l'hypothèse de stabilisation est bien documentée tant du point de vue théorique¹²³ qu'empirique¹²⁴. Cette hypothèse d'équivalence se présente cependant comme une approximation opératoire pour dériver une certaine famille de résultats dans l'étude de la diversité, quoiqu'elle puisse diminuer la robustesse de la théorie. Les apports de la théorie neutre ne se limitent pas aux hypothèses d'équivalence (écologique et de *fitness* moyenne) : les accents mis sur la limitation de la dispersion, sur la stochasticité (c'est-à-dire la part d'inconnu) et les effets d'échantillonnage sont tout à fait détachables des hypothèses d'équivalence et intégrables à une théorie mécaniste¹²⁵. La théorie neutre représente ainsi une première entrée dans des domaines théoriques difficiles, comme les solutions analytiques de modèles spatialement explicites¹²⁶. L'hypothèse d'équivalence des *fitness*, centrale à l'origine, ne devrait plus apparaître que comme un cas limite¹²⁷.

123. Chesson (2000), "Mechanisms of maintenance of species diversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31 @.

124. Bell *et al.* (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) @.

125. Alonso *et al.*, 2006, "The merits of neutral theory", *Trends Ecol Evol.*, 21(8) @.

126. Bramson (1996), "Spatial models for species area curves", *Annals of Probability*, 24 @. Bramson *et al.* (1998), "A spatial model for the abundance of species", *Annals of Probability*, 28 @.

127. **Remerciements.** Nous tenons à remercier Philippe Huneman, Michel Morange, Marc Silberstein, Jean Gayon, Régis Ferrière, Maël Montévil, Frédéric Bouchard, François Munoz, Aurélien Pocheville et Antoine Collin, dont les suggestions ont permis d'améliorer considérablement les versions précédentes du manuscrit. La rédaction de ce texte a bénéficié d'un financement de l'École doctorale « Frontières du vivant » et du Programme doctoral Liliane Bettencourt.

➤Références bibliographiques◀

A

- ACKERMANN M. & DOEBELI M. (2004), "Evolution of niche width and adaptive diversification", *Evolution*, 58(12) : 2599-2612.
- ADLER P.B., JANNEKE H.L. & LEVINE J.M. (2007), "A niche for neutrality", *Ecology Letters*, 10 : 95-104.
- ALONSO D., ETIENNE R.S. & MCKANE A.J. (2006), "The merits of neutral theory", *Trends Ecol Evol.*, (8) : 451-457.
- ARISTOTE (1883), *Histoire des animaux*, trad. J. Barthélémy-Saint Hilaire, Paris, Hachette.

B

- BELL G. (2000), "The Distribution of Abundance in Neutral Communities", *The American Naturalist*, 155(5) : 606-617.
- BELL G. (2001), "Neutral Macroecology", *Science*, 293 : 2413-2418.
- BELL G., LECHOWICZ M.J. & WATERWAY M.J. (2001), "The scale of local adaptation in forest plants", in J. Silvertown & J. Antonovics (eds.), *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context, Special Symposium of the British Ecological Society*, Oxford, Blackwell Science.
- BELL G., LECHOWICZ Martin J. & WATERWAY Marcia J. (2006), "The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities", *Ecology*, 87(6) : 1378-1386.
- BRAMSON M., COX J.T. & DURRETT R. (1996), "Spatial models for species area curves", *Annals of Probability*, 24 : 1727-1751.
- Bramson M., Cox J.T. & Durrett R. (1998), "A spatial model for the abundance of species", *Annals of Probability*, 28 : 658-709.

C

- CASE T.J. (1982), "Coevolution in resource-limited competition communities", *Theoretical Population Biology*, 21 : 69-91.
- CASWELL H. (1976), "Community structure : a neutral model analysis", *Ecological Monographs*, 46 : 327-354.
- CHASE J.M. & LEIBOLD M.A. (2003), *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*, Chicago, University of Chicago Press.
- CHESSON P. (2000), "Mechanisms of maintenance of species diversity", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31 : 343-366.
- CLARK J.S. (2007), *Models for Ecological Data: An Introduction*, Princeton, Princeton UP.
- CLARK J.S. (2009), "Beyond neutral science", *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1) : 8-15.
- CLARK J.S., DIETZE M., CHAKRABORTY S., AGARWAL P.K., IBANEZ I., LADEAU S. & WOLOSIN M. (2007), "Resolving the biodiversity paradox", *Ecology Letters*, 10(8) : 647-659.
- CLEMENTS F.E. (1916), *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*, Washington D.C., Carnegie Institution of Washington.
- COLWELL R.K. (1992), "Niche : A Bifurcation in the Conceptual Lineage of the Term", in E.F. Keller & E.A. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, Harvard UP.

D

- DARWIN C.R. (1859), *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, John Murray, 1st ed., 1st issue.
- DARWIN C.R. (1872), *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, London, John Murray, 6th ed.
- DAWKINS R. (1982), *The Extended Phenotype*, Oxford, WH Freeman.
- DAWKINS R. (2004), "Extended Phenotype – But Not *Too* Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka", *Biology and Philosophy*, 19: 377-396.
- DAY R.L., LALAND K.N. & ODLING-SMEE J. (2003), "Rethinking Adaptation – The niche-construction perspective", *Perspectives in Biology and Medicine*, 46(1): 80-95.
- DERVILLE A. (1999), *L'agriculture du Nord au Moyen Âge*, Presses Universitaires du Septentrion..

E

- ELTON C.S. (1927), *Animal Ecology*, New York, Macmillan Co.
- ENGLBRECHT B.M.J. *et al.* (2007), "Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests", *Nature*, 447: 80-82.

G

- GAUSE G.F. (1934), *The Struggle for Existence*, Baltimore, Williams and Wilkins.
- GAYON J. & VEUILLE M. (2001), "The genetics of experimental populations: L'Héritier and Teissier's population cages (1932-1954)", in R. Singh *et al.* (eds.), *Thinking about Evolution: Historical, Philosophical and Political Perspectives*, Cambridge, Cambridge UP: 77-102.
- GEWIN V. (2006), "Beyond Neutrality – Ecology Finds Its Niche", *PloS*, 41(8): e278.
- GOULD S.J. & LEWONTIN R.C. (1979), "The sponds of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 205: 581-598.
- GRIESEMER J. (1992), "Niche: Historical Perspectives", in E.F. Keller & E.A. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Cambridge, Harvard UP.
- GRINNELL J. (1904), "The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee", *The Auk*, 21: 364-379.
- GRINNELL J. (1917), "The niche-relationships of the California trasher", *The Auk*, 34: 427-433.
- GRINNELL J. & SWARTH H.S. (1913), "An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of Southern California", *University of California Publications in Zoology*, 10: 197-406.
- GRUBB P.J. (1977), "The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche", *Biological Reviews*, 52: 107-145.

H

- HAECKEL E. (1874), *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, Paris, Reinwald.
- HALDANE J.B.S. (1957), "The cost of natural selection", *Journal of Genetics*, 55: 511-524.
- HARDIN G. (1960), "The Competitive Exclusion Principle", *Science*, 131: 1292-1297.
- HUBBELL S.P. (1979), "Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest", *Science*, 203: 1299-1309.
- HUBBELL S.P. (2001), *The Unified Neutral Theory of Species Abundance and Diversity*, Princeton, Princeton UP.

- HUBBELL S.P. (2005), "Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence", *Functional Ecology*, 19: 166-172.
- HUBBELL S.P. (2006), "Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence", *Ecology*, 87(6): 1387-1398.
- HUBBELL S.P. *et al.* (2008), "How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?", *PNAS USA*, 105 (suppl.1): 11498-11504.
- HURTT G.C. & PACALA S.W. (1995), "The consequences of recruitment limitation. Reconciling chance, history, and competitive differences between plants", *Journal of Theoretical Biology*, 176: 1-12.
- HUTCHINSON G.E. (1957), "Concluding remarks", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22 (2): 415-427.
- HUTCHINSON G.E. (1959), "Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?", *The American Naturalist*, 93: 145.
- HUTCHINSON G.E. (1961), "The paradox of the plankton", *The American Naturalist*, 95: 137-145.
- HUTCHINSON G.E. (1978), *An Introduction to Population Ecology*, New Haven, Yale UP.
- I**
- IVES A.R. & CARPENTER S.R. (2007), "Stability and Diversity of Ecosystems", *Science*, 317: 58-62.
- J**
- JOHNSON R.H. (1910), *Determinate Evolution in the color pattern of the Lady-beetles*, Washington, Carnegie Institution of Washington.
- JOHNSON J.B. & OMLAND K.S. (2004), "Model selection in ecology and evolution", *Trends in Ecology & Evolution*, 19(2): 101-108.
- K**
- KIMURA M. (1968), "Evolutionary Rate at the Molecular Level", *Nature*, 217: 624-626.
- KIMURA M. (1983), *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge, Cambridge UP.
- L**
- LEIBOLD M.A. (1995), "The niche concept revisited: mechanistic models and community context", *Ecology*, 76: 1371-1382.
- LEIGH E.G. Jr (2007), "Neutral theory: a historical perspective", *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2075-2091.
- LEWONTIN R.C. (1983), "Gene, organism, and environment", in D.S. Bendall, *Evolution from molecules to men*, Cambridge, Cambridge UP.
- LI L. & XIE T. (2005), "Stem Cell Niche: Structure and Function", *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 21: 605-631.
- LINNÉ C. von (1972), *L'économie de la nature [1744]*, trad. B. Jasmin, Paris, Vrin.
- LOOIJEN R.C. (1998), *Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programs*, Rijksuniversiteit Groningen.
- LOTKA A.J. (1924), *Elements of physical biology*, Baltimore, Williams and Wilkins.
- M**
- MACARTHUR R. H. & LEVINS R. (1967), "The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species", *American Naturalist*, 101: 377-385.

MACARTHUR R.H. & WILSON E. O. (1967), *The Theory of Island Biogeography*, Princeton, Princeton University Press.

MARGALEF R. (1968), *Perspectives in Ecological Theory*, Chicago, University of Chicago Press.

MCINTOSH R.P. (1986), *The Background of Ecology: Concept and Theory*, Cambridge, Cambridge UP.

MESZÉNA G., GYLLENBERG M., PASZTOR L. & METZ J.A.J. (2005), "Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory", *Theoretical Population Biology*, 69: 68-87.

MUNOZ F., COUTERON P., RAMESH B.R. & RAMPAL E.S. (2007), "Estimating parameters of neutral communities: from one single large to several small samples", *Ecology*, 88(10): 2482-2488.

O

ODLING-SMEE J., LALAND K. & FELDMAN M. (2003), *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton UP.

OHTA T. (1973), "Slightly Deleterious Mutant Substitutions in Evolution", *Nature*, 246(5428): 96-98.

P

PARK T. (1948), "Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst", *Ecological Monographs*, 18: 265-307.

PSAILA B. & LYDEN D. (2009), "The metastatic niche: adapting the foreign soil", *Nature Reviews Cancer*, 9(4): 285-293.

POWELL K. (2005), "Stem-cell niches: It's the ecology, stupid!", *Nature*, 435: 268-270.

PUEYO S., HE F. & ZILLIO T. (2007), "The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity", *Ecology Letters*, 10: 1017-1028.

R

ROHDE K. (2005), *Nonequilibrium Ecology*, Cambridge, Cambridge UP.

ROOT R.B. (1967), "The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher", *Ecological Monographs*, 37: 317-349.

ROUGHGARDEN J. (1972), "Evolution of niche width", *American Naturalist*, 103: 683-719.

ROUGHGARDEN J. (1976), "Resource partitioning among competing species – a coevolutionary approach", *Theoretical Population Biology*, 9: 388-424.

S

SALISBURY E.J. (1929), "The biological equipment of species in relation to competition", *Journal of Ecology*, 17: 197-222.

SCADDEN D.T. (2006), "The stem-cell niche as an entity of action", *Nature*, 441: 1075-1079.

SCHOENER T.W. (1989), "The Ecological Niche", in J.M. Cherrett (ed.), *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*, Cambridge, Blackwell.

SCHOFIELD R. (1978), "The relationship between the spleen colony-forming cell and the haemopoietic stem cell", *Blood Cells*, 4(1-2): 7-25.

SCHOFIELD R. (1983), "The stem cell system", *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 37(8): 375-380.

SIMBERLOFF D. S. (1978), "Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic", *The American Naturalist*, 112: 713-726.

STAUFFER R.C. (ed.) (1975), *Charles Darwin's Natural Selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858*, Cambridge, Cambridge UP.

STEEG P.S. (2005), "Emissaries set up new sites", *Nature*, 438 : 750-751.

STRONG D.R. (1980), "Null hypothesis in Ecology", *Synthese*, 43 : 271-285.

T

TANSLEY A.G. (1917), "On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil", *Journal of Ecology*, 5: 173-179.

TAYLOR P. (1916), "The status of the beavers of Western North America, with a consideration of the factors in their speciation", *University of California Publications in Zoology*, 12: 413-495, cité par G.E. Hutchinson, *An Introduction to Population Ecology*, New Haven, Yale UP, 1978 : 156-157.

TILMAN D. (1982), *Resource Competition and Community Structure.*, Princeton, Princeton UP.

TILMAN D., LEHMAN C.L. & BRISTOW C.E. (1998), "Diversity-Stability Relationships: Statistical Inevitability or Ecological Consequence?", *The American Naturalist*, 151(3) : 277-282.

V

VANDERMEER J.H. (1972), "Niche Theory", *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 107-132.

VOLTERRA V. (1926), "Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically", *Nature*, 118: 558-560.

W

WATT F.M. & HOGAN B.L.M. (2000), "Out of Eden : Stem Cells and Their Niches", *Science*, 287 : 1427-1430.

WATTERSON G.A. (1974), "Models for the logarithmic species abundance distributions", *Theoretical Population Biology*, 6: 217-250.

WHITTAKER R.H., LEVINS S.A. & ROOT R.B. (1973), "Niche, habitat and ecotope", *American Naturalist*, 107: 321-338.

WILLIAMSON M.H. (1972), *The analysis of biological populations*, London, Edward Arnold.

WRIGHT S. (1931), "Evolution in Mendelian Populations", *Genetics*, 16: 97-158.

Z

ZHANG D.-Y. & LIN K. (1997), "The Effects of Competitive Asymmetry on the Rate of Competitive Displacement: How Robust is Hubbell's Community Drift Model?", *Journal of theoretical biology*, 188: 361-367.

ZHOU S.-R. & ZHANG D.-Y. (2008), "A Nearly Neutral Model of Biodiversity", *Ecology*, 89(1): 248-258.