

RECHERCHES INTERDISCIPLINAIRES

Collection dirigée par Pierre Delattre

Ouvrage collectif publié sous la direction de

R. BARBAULT, P. BLANDIN, J. A. MEYER

Laboratoire de Zoologie - Ecole Normale Supérieure

RECHERCHES D'ÉCOLOGIE THÉORIQUE

Les stratégies adaptatives

*Actes du Colloque d'Ecologie théorique
organisé à l'Ecole Normale Supérieure de Paris
les 18, 19, 20 Mai 1978.*

110 figures



maloine s.a. éditeur

27, rue de l'Ecole-de-Médecine - 75006 Paris
1980

ÉVOLUTION DES ÉCOSYSTÈMES ET STRATÉGIES CÉNOTIQUES

Patrick BLANDIN

*Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05*

En 1960, un écologiste, Dunbar, écrivait : « Selection (...) is operating at the level of the ecosystem ; competition is between systems rather than between individuals or specific populations. » Dix ans plus tard, un autre écologiste, ignorant semble-t-il la publication de Dunbar, exprimait un point de vue analogue : « the functional ecosystem is the fundamental selectional unit of evolution » (Darnell, 1970).

Ces idées n'ont guère eu d'écho. Il est vrai que l'évolution est principalement étudiée, d'un point de vue « auto-évolutionniste », en tant que phénomène producteur d'espèces. Pourtant, si l'on admet que la synécologie a une raison d'être, une approche « synévolutionniste » s'impose : une espèce, en un endroit donné, n'est jamais qu'une pièce insérée dans une biocénose et son évolution ne peut donc être comprise que comme partie d'une évolution d'ensemble.

Cependant, envisager l'évolution comme un processus affectant globalement les biocénoses ne va pas sans difficultés, même si l'on parle de plus en plus de phénomènes de co-évolution. En effet, dire que les biocénoses sont les entités fondamentales qui donnent prise à la sélection, c'est admettre qu'elles ont des propriétés variables leur conférant une plus ou moins grande valeur adaptative. C'est admettre aussi — et surtout — que ces propriétés ne sont pas la simple somme des propriétés des espèces, mais résultent de l'organisation même des biocénoses.

Dans ce domaine, la progression des idées a été freinée probablement en raison de la confusion qui règne à propos du concept de stabilité. Beaucoup d'auteurs, en effet, ont considéré que la stabilité d'un écosystème dépend directement de sa complexité, dont la diversité spécifique donnerait une mesure. Corrélativement, ils ont admis que l'évolution des biocénoses consiste en l'accroissement de leur complexité et par-là de leur stabilité. En fait, comme l'a montré notamment Goodman (1975), il s'agit d'idées reçues n'ayant pas de véritable fondement. En réalité, si l'on admet qu'une biocénose est le fruit d'une évolution globale, il est plus juste de l'étudier en termes de survie qu'en termes de stabilité : il faut comprendre comment elle a acquis son état actuel, donc comprendre comment elle a « survécu »

au cours du temps ; il faut voir aussi comment ses propriétés actuelles, fruits de sélections passées, déterminent pour le futur son aptitude à survivre, en cas de modification de l'environnement. C'est l'ensemble de ces propriétés que désigne l'expression « *stratégie adaptative* ». La transposition de ce concept dans le domaine des systèmes plurispécifiques a été tentée en supposant que des biocénoses différant par leurs richesses spécifiques doivent avoir des « *stratégies cénotiques* » distinctes, les différences portant notamment sur la façon dont s'articulent les stratégies individuelles et démographiques dans ces stratégies d'ensemble (Blandin *et al.*, 1976).

Dans le présent travail, je voudrais aborder le problème de la complexification évolutive des biocénoses, qui revêt en fait deux aspects : l'enrichissement en espèces et l'accroissement de l'hétérogénéité spatiale (agencement en mosaïque). En considérant l'évolution des biocénoses en termes d'optimisation des stratégies cénotiques et non plus en termes d'accroissement de la stabilité, il est possible de poser le problème de façon plus précise : l'accroissement de la complexité est considéré comme l'un des mécanismes susceptibles d'augmenter l'aptitude à la survie des biocénoses et non pas comme le seul. En d'autres termes, cela revient à admettre par exemple que, selon les circonstances, l'introduction d'une espèce supplémentaire dans une biocénose peut en augmenter ou au contraire en diminuer la probabilité de survie.

On voit combien il est indispensable d'approfondir les suggestions de Dunbar et de Darnell pour savoir ce qui peut être appelé sélection naturelle à l'échelle des biocénoses. C'est alors qu'il sera possible de mieux comprendre les conditions de la complexification évolutive et par conséquent la signification adaptative de la richesse spécifique et de l'hétérogénéité spatiale des biocénoses.

Biocénoses et sélection naturelle

Une biocénose est une structure en état stationnaire, traversée par un flux de matière et d'énergie qui en assure la persistance. Ce flux circule dans le réseau trophique, assemblage spatio-temporel d'espèces interconnectées par des liens de consommation. Chaque articulation de ce système est représentée par la population d'une espèce précise, dont les effectifs sont susceptibles de varier au cours du temps en fonction de certains facteurs ; les uns lui sont propres, les autres tiennent à l'organisation de la biocénose ; tous dépendent des contraintes physico-chimiques imposées par l'environnement.

En dehors de variations périodiques normales, l'organisation d'une biocénose peut subir des modifications temporaires ou durables à la suite de changements biotiques ou abiotiques : introduction d'une espèce supplémentaire, perturbation climatique par exemple. De tels événements écartent le système de son état habituel ; le retour à cet état n'est possible, après l'arrêt des perturbations, que si les capacités de stabilisation du

persistent, ou bien le système s'adapte en se transformant — il « survit » — ou bien il est condamné à disparaître.

Le devenir d'une biocénose soumise à des perturbations peut donc être la disparition, le retour à l'état stationnaire initial ou l'acquisition d'un nouvel état stationnaire, caractérisé par une organisation différente, la structure spécifique et le réseau trophiques étant modifiés qualitativement et quantitativement. Ce dernier cas peut se produire à la suite de perturbations passagères, suffisantes néanmoins pour provoquer le glissement rapide vers un nouvel état capable de se maintenir même après retour du milieu aux conditions initiales; il peut se produire aussi par adaptation, la biocénose s'ajustant cette fois à un contexte définitivement transformé.

Ces quelques remarques très générales montrent qu'il faut très soigneusement distinguer d'une part la capacité de stabilisation d'une biocénose, d'autre part sa capacité d'adaptation : à la suite de perturbations momentanées, elle peut manifester des moyens de retour à l'état initial très puissants, sans être pour autant capable de se transformer avec une efficacité suffisante pour s'adapter à un milieu durablement modifié. Il est bien évident, en tout cas, que moyens de stabilisation et capacité d'adaptation dépendent à la fois des propriétés des espèces composant la biocénose et de la façon dont ces espèces sont agencées.

Admettons alors qu'une même biocénose, à l'intérieur de l'espace qu'elle occupe, présente localement des différences d'organisation se manifestant par exemple par des changements dans l'ordre d'abondance de certaines espèces, ou encore par des variations de densité de l'ensemble des constituants. Cette idée doit évidemment être avancée avec prudence, car elle soulève le problème de la délimitation concrète des biocénoses : si l'on postule l'hétérogénéité au sein d'une même biocénose, on peut se demander comment faire la part entre ce que l'on appellerait des « variations individuelles » d'une même « espèce » de biocénose et ce qui serait des biocénoses différentes. C'est sans doute dans la mesure où la signification biologique de l'hétérogénéité au sein des écosystèmes aura été comprise que ce problème sera en passe d'être résolu.

Quoi qu'il en soit, si une biocénose montre des variations spatiales de son organisation, formant autant d'individus biocénotiques différents, il est possible que ceux-ci n'aient ni les mêmes moyens de stabilisation, ni la même capacité d'adaptation. En d'autres termes, acceptant l'hypothèse qu'un système écologique puisse montrer des variations locales de stratégie cénotique, nous pouvons admettre que cette variabilité doit donner prise à une sélection et rendre ainsi possible une évolution. En d'autres termes encore, cela revient à dire qu'une biocénose peut se présenter dans des états distincts, tous compatibles avec son environnement présent, mais ayant dans des conditions déterminées des valeurs adaptatives — ou encore des probabilités de survie — différentes.

Les conditions de la complexification évolutive

Au cours de l'évolution, c'est l'enrichissement progressif en espèces qui a permis l'accroissement de la complexité structurale et fonctionnelle des biocénoses. La compréhension de ce phénomène demande que la distinction soit faite entre ce que l'on peut appeler richesse spécifique longitudinale et richesse spécifique transversale.

Au sein d'une biocénose, une chaîne trophique constitue une voie définie de circulation de matière et d'énergie ; à chacune de ses étapes correspond une espèce nourricière de la suivante. Le nombre de ces espèces, qui entretiennent ainsi des rapports de consommation, constitue la richesse longitudinale d'une chaîne. Une même biocénose peut contenir plusieurs chaînes parallèles, n'ayant pas nécessairement toutes la même richesse et qui sont le plus souvent reliées par des espèces intervenant dans plusieurs chaînes à la fois.

A l'échelle de la biocénose tout entière, des espèces peuvent ainsi co-exister à un même niveau trophique, remplissant un même type de fonction dans les transferts ; elles peuvent alors, éventuellement, entrer en compétition pour une même source de nourriture tandis qu'elles peuvent être utilisées par les mêmes prédateurs. Associée à l'idée de fonction, la notion de niveau trophique est prise ici dans une acceptation étroite : les espèces d'un même niveau, en ce sens, forment un sous-ensemble précis de ce qu'il est convenu d'appeler producteurs primaires ou consommateurs secondaires, par exemple. On appellera richesse spécifique d'un niveau déterminé le nombre des espèces fonctionnellement analogues qui le constituent. C'est le problème de l'augmentation de cette richesse transversale qui sera abordé ici.

Considérant alors le cas simple d'une biocénose ne possédant qu'une seule espèce à un certain niveau trophique, il faut comprendre ce qui rend possible l'augmentation de la richesse transversale correspondante, donc ce qui, à ce niveau, détermine la *capacité d'accueil* de la biocénose.

Interdépendance des stratégies éthophysiologicals, démographiques et cénologiques

L'espèce qui vient d'être évoquée est le fruit d'une évolution : ses propriétés actuelles dépendent à la fois des conditions dans lesquelles s'est déroulée cette évolution et des conditions actuelles qui, si elles sont stables, maintiennent une sélection normalisante.

L'aptitude à la survie de chaque individu de l'espèce met en jeu des propriétés physiologiques et comportementales (*stratégie éthophysiologicalue*). Elle est probablement d'autant plus élevée que les milieux successifs où l'espèce a évolué étaient d'une part moins prévisibles, d'autre part plus exigeants. La figure 1 propose une représentation schématique des relations entre cette aptitude individuelle (a), la prévisibilité (PR) de ces milieux et leur exigence : portant PR en abscisse et a en ordonnée, ces relations peuvent être représentées par une famille de courbes correspondant chacune à un certain niveau d'exigence.

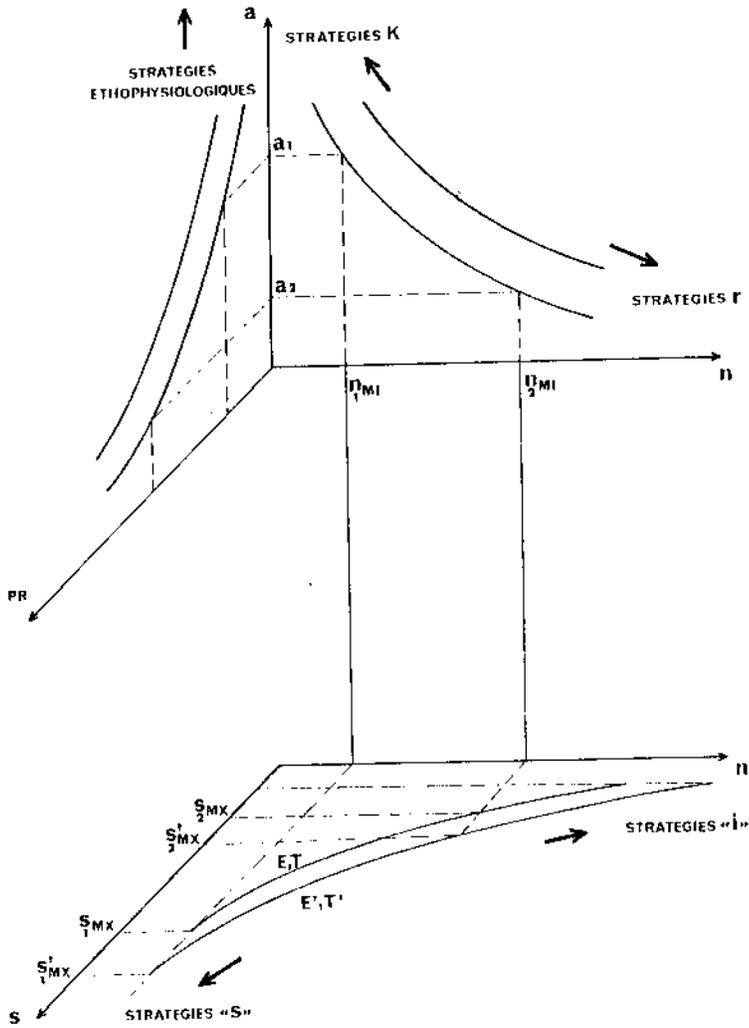


Fig. 1. — Interdépendance entre les stratégies éthophysiologicals, démographiques et cénétiques (explications dans le texte).

L'aptitude à la survie des individus étant ce que l'évolution l'a faite, l'espèce ne peut se maintenir actuellement dans un milieu donné que si sa population possède un nombre suffisant n de reproducteurs, qui ne peut descendre en dessous d'une valeur minimale n_{MI} sans que la survie de la population ne soit irrémédiablement compromise. Il y a ainsi une relation entre a et n_{MI} qui caractérise la *stratégie démographique* de l'espèce, du moins en partie. La figure 1 en fournit également une représentation schématique. Pour une aptitude individuelle donnée, n_{MI} doit être évidemment d'autant plus grand que le milieu actuel est moins prévisible d'un ici

encore, une famille de courbes visualisant les relations entre a et n_{MI} pour différents niveaux de prévisibilité du milieu.

Au niveau trophique où se situe l'espèce, arrive une certaine quantité d'énergie E dépendant du lieu où se trouve la biocénose et de l'efficacité des transferts intervenus avant ce niveau. Cette quantité ne permet à l'espèce qu'un nombre maximal n_{MX} de reproducteurs. Si, pour diverses raisons, l'espèce en produit un nombre inférieur, une fraction de l'énergie est disponible pour une ou plusieurs autres espèces. Dans la mesure où il en existe qui soient susceptibles de se placer au même niveau trophique que l'espèce initiale, la biocénose peut en accueillir un nombre maximum n_{MX} qui dépend d'une part de la place que l'espèce initiale peut laisser sans que sa propre survie soit compromise, donc de n_{MI} , d'autre part des besoins trophiques de chacune des espèces supplémentaires. Tout ceci vaut évidemment pour le cas où l'espèce initiale n'est pas éliminée par une ou des espèces plus efficaces. Il existe ainsi une relation entre l'effectif reproducteur de l'espèce initialement présente dans la biocénose et le nombre des espèces que celle-ci peut accueillir au même niveau trophique ; cette relation dépend elle-même de l'énergie disponible à ce niveau et, d'une façon analogue, des quantités de matériaux chimiques utilisables (T) : éléments biogènes, eau... La figure 1 représente ces relations sous la forme d'une famille de courbes correspondant à différentes valeurs de E (ou de T).

La capacité d'accueil d'une biocénose, à un certain niveau trophique, dépend ainsi de la stratégie adaptative de l'espèce qui s'y trouve primitivement, donc des propriétés acquises par elle au cours de son évolution antérieure. Elle dépend aussi, évidemment, des contraintes imposées par le milieu, en particulier par sa plus ou moins grande prévisibilité et par sa plus ou moins grande richesse en énergie et en matériaux chimiques. Dans la mesure où d'autres espèces existent qui peuvent venir s'insérer dans la biocénose, celle-ci pourra ainsi acquérir une plus ou moins grande richesse spécifique transversale. La figure 1 illustre ces propos en comparant deux espèces à aptitudes a_1 et a_2 différentes.

Si les diverses contraintes intervenant n'autorisent qu'une très faible richesse spécifique, la biocénose tend à conserver une *stratégie cénotique de type « i »* : sa survie dépend très étroitement de la stratégie de survie de l'espèce initiale, donc de la capacité de celle-ci à produire des individus génétiquement nouveaux en nombre élevé. Au contraire l'acquisition d'une plus grande richesse spécifique conduit la biocénose vers une *stratégie cénotique de type « s »*, sa survie pouvant être assurée grâce à l'interchangeabilité d'espèces fonctionnellement équivalentes, mais à capacités adaptatives variées (Blandin *et al.*, 1976).

Ces deux stratégies cénotiques sont donc l'aboutissement de voies évolutives distinctes. Il s'agit alors d'une part de voir dans quelle mesure une biocénose peut emprunter l'une plutôt que l'autre, d'autre part de saisir quelles différences dans la nature et l'importance des contraintes locales permettraient d'interpréter les différences de richesse spécifique observées entre biocénoses analogues.

Notion d'état critique

De ce qui précède ressort l'idée que l'adaptabilité d'une biocénose dépend de la richesse spécifique dont elle dispose à chaque niveau trophique ou, lorsque certains de ces niveaux ne comprennent qu'une seule espèce, de la richesse génique de celle-ci, richesse dont on admettra qu'elle croît avec l'effectif de la population de l'espèce, hypothèse vraisemblable, mais qui resterait à vérifier par l'étude de cas aussi divers que possible.

Il s'ensuit de là qu'à un niveau trophique donné, une grande richesse spécifique ne permet pas à chaque espèce d'avoir une richesse génique aussi grande que si elle était seule : dans ce cas, en conditions stables, toute espèce se maintiendrait en effet à l'effectif maximum compatible avec les diverses contraintes biotiques et abiotiques en présence.

Posant alors le problème en termes de probabilité de survie de la biocénose en cas de modifications du milieu, on peut admettre que cette probabilité croît ou bien avec la richesse génique (donc avec l'effectif) de l'espèce constitutive du niveau considéré, si elle est seule, ou bien avec la richesse spécifique de ce niveau. Par conséquent, dans une optique évolutive, une biocénose ne peut s'enrichir que si cet enrichissement lui confère une probabilité de survie plus grande que celle qu'elle avait antérieurement.

La figure 2, qui ne fait référence à aucune formulation mathématique,

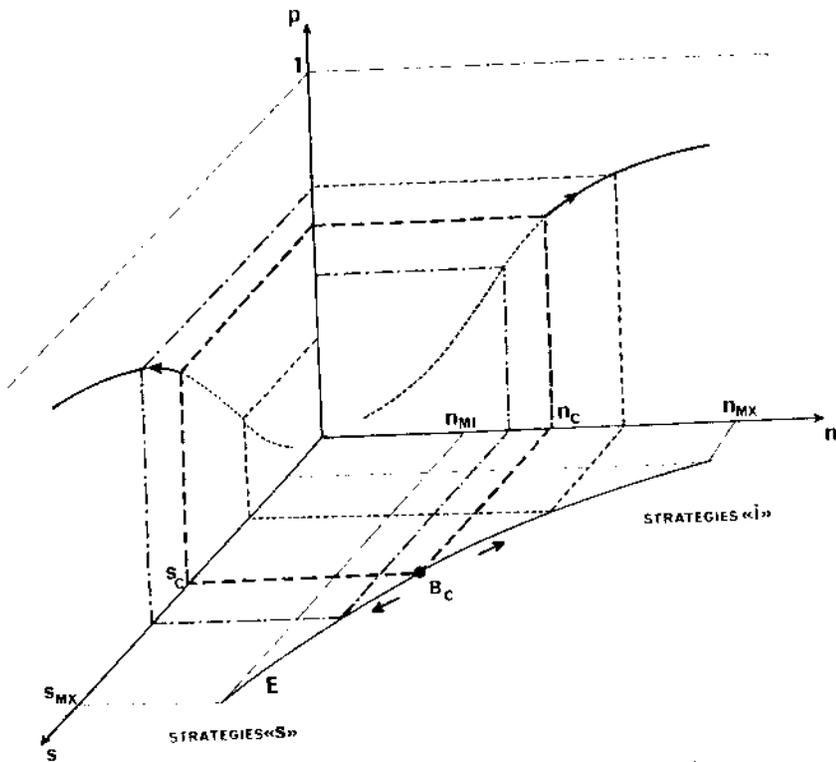


Fig. 2. — Notion d'état critique (explications dans le texte).

permet de visualiser assez simplement ces notions. Comme dans la figure précédente, le plan (n, s) contient les courbes $s = f(n)$ associant l'effectif reproducteur de l'espèce e initialement présente dans la biocénose et la richesse spécifique s susceptible d'être acquise au niveau trophique de e ; chaque courbe correspond à des disponibilités définies en énergie E ou en matériaux chimiques T . Dans le plan (n, p) est dessinée une courbe représentant la probabilité de survie de la biocénose en fonction de n ; dans le plan (s, p) une autre courbe représente cette fois la probabilité de survie en fonction de s . Cette représentation est purement arbitraire sauf en ce qui concerne le caractère croissant de ces courbes : n'oublions pas que n et s sont des variables discrètes et qu'en toute rigueur les variations de p en fonction de ces variables ne devraient pas être représentées par des courbes continues; ceci est néanmoins sans importance dans le cadre du présent exposé.

Ce qu'il importe de constater ici, c'est que si les intervalles des variations de p en fonction de n d'une part, de s de l'autre se recouvrent au moins en partie, il existe sur la courbe $s = f(n)$ un point B_c tel que les probabilités de survie de la biocénose en fonction soit de n , soit de s , sont égales. Ce point correspond à un « état critique » de la biocénose, caractérisé par un effectif reproducteur n_c de l'espèce e et une richesse spécifique s_c . Pour tout autre point de la courbe les probabilités de survie correspondantes en fonction de n et de s sont différentes. Pour s inférieur à s_c , $p(n)$ est plus grande que $p(s)$ et inversement pour s supérieur à s_c . Par conséquent l'enrichissement de la biocénose n'est possible que si le nombre des espèces susceptibles de s'installer à un même niveau est supérieur à la richesse critique correspondante.

Cette notion d'état critique, bien théorique, n'a peut-être d'intérêt que didactique, dans la mesure où elle permet de mieux saisir le jeu des processus qui conduisent à la complexification des biocénoses. Il faut bien voir en effet qu'à chaque situation concrète correspond un état critique représentant un point d'équilibre instable. Il est défini non seulement en fonction du nombre des espèces en présence susceptibles de s'intégrer à un même niveau dans un réseau trophique préexistant, mais aussi et surtout en fonction de leurs aptitudes adaptatives, donc en fonction de leurs dynamiques démographiques et de leur efficacité dans l'accomplissement des transferts trophiques. En raison de cette complexité, il serait illusoire de vouloir caractériser concrètement l'état critique correspondant à une situation donnée.

Ce qu'il est intéressant de voir, c'est que pour des raisons contingentes, les espèces « candidates » à l'insertion dans une biocénose à un moment donné peuvent ne pas être présentes toutes ensemble partout : des différences locales de leur nombre se traduiront le cas échéant par des organisations distinctes d'un endroit à l'autre, la biocénose s'enrichissant là où s se trouve être supérieur à s_c , ailleurs non. Les différents individus biocénotiques ainsi produits, éventuellement de façon purement fortuite, peuvent avoir des valeurs sélectives équivalentes aussi bien que différentes; dans

ce dernier cas ils peuvent donner prise à une sélection pouvant conduire à la dominance de l'un d'entre eux, c'est-à-dire à la généralisation d'une certaine organisation dans toute l'étendue de la biocénose. Selon la nature des modifications du milieu qui engendrent le processus et par rapport auxquelles se définissent les valeurs sélectives individuelles, la biocénose se trouvera ainsi engagée vers l'une ou l'autre des deux stratégies cénotiques.

L'enrichissement spécifique : possibilités et limites

S'il représente sans doute dans de nombreux cas une augmentation de la valeur sélective d'une biocénose, l'enrichissement spécifique de celle-ci ne peut cependant se réaliser qu'à deux conditions, à savoir d'une part l'existence, à l'extérieur de la biocénose, d'espèces susceptibles de s'y introduire et d'autre part la possession par celle-ci d'une capacité d'accueil suffisante.

La satisfaction de la première condition est purement contingente, en ce sens que telle biocénose à capacité d'accueil importante ne s'enrichira en fait que si des phénomènes évolutifs ont produit des espèces pouvant venir s'y insérer.

En revanche, tout ce qui précède montre que la capacité d'accueil se définit dans un contexte où interfèrent de nombreux facteurs. Certains sont liés à l'histoire antérieure de la biocénose : le coût actuel du maintien d'une espèce dépend des propriétés qu'elle a acquises au cours de son évolution ; plus ce coût est élevé, plus les besoins énergétiques sont importants, moins grandes sont les possibilités de partage des ressources au niveau trophique de l'espèce. D'autres facteurs sont liés aux caractéristiques du milieu actuel où vit la biocénose : plus le flux d'énergie qui y arrive est important, plus les disponibilités en matériaux chimiques sont grandes, plus les possibilités de partage des ressources à chaque niveau trophique sont élevées.

Dans une optique comparative, pour comprendre les différences de richesses spécifiques transversales entre biocénoses analogues, il est donc indispensable de comparer l'importance des flux trophiques qui les traversent, en tenant compte d'une part du flux d'énergie proprement dit, d'autre part du flux des éléments chimiques. Par ailleurs, pour les biocénoses aériennes, il est essentiel de prendre en considération les disponibilités en eau qui jouent un rôle de facteur limitant tout autant que l'énergie incidente ou que tel ou tel composé minéral.

La prise en compte des caractéristiques tant passées que présentes de l'environnement des biocénoses doit ainsi permettre d'interpréter les différences qu'elles manifestent. On comprendra ainsi qu'un milieu qui de longtemps a été hautement prévisible puisse abriter une biocénose plus riche qu'un autre moins prévisible, même si ce dernier dispose d'un flux d'énergie plus important : un environnement moins prévisible qu'un autre doit sélectionner des espèces aux stratégies adaptatives plus coûteuses. De même on comprendra qu'une litière forestière peu abondante mais à vitesse de décomposition élevée puisse permettre l'existence d'une

communauté plus riche qu'une litière plus abondante, mais à très lente décomposition : la première est à l'origine d'un flux plus puissant, même s'il est moins durable, qui peut donc se partager en davantage de voies distinctes. De même encore, on pourra expliquer des différences de richesse spécifique entre biocénoses disposant d'une même énergie incidente par des différences de richesse minérale entre les sols qui les supportent, ou par des disponibilités en eau différentes.

Ces quelques banales remarques n'ont d'autre but que de montrer qu'est probablement vouée à l'échec toute interprétation de la plus ou moins grande richesse des biocénoses actuellement répandues à la surface du globe qui s'appuierait uniquement sur l'idée qu'une plus grande richesse spécifique est l'expression d'une plus grande stabilité. En réalité celle-ci ne se mesure pas sur une échelle unique, valable pour toutes les biocénoses. En un lieu donné, à un moment donné, vit une biocénose qui est « convenablement adaptée à son environnement », puisqu'elle y subsiste. A la faveur des opportunités qui ont pu se présenter au cours de son histoire, telles des introductions d'espèces améliorant sa probabilité de survie, compte tenu du jeu des différents facteurs limitants en présence, son organisation a prévalu parmi toutes celles qui ont été tentées : cette organisation représente ainsi la meilleure adaptation réalisée à ce jour dans le milieu considéré (peut-être vaudrait-il mieux dire la moins mauvaise ?). Ainsi chaque biocénose est-elle le fruit d'une séquence évolutive au cours de laquelle des enrichissements en espèces ont pu avoir lieu qui ont accru sa valeur sélective. C'est peut-être en ce sens qu'une plus grande richesse traduit une plus grande « stabilité », encore qu'il vaudrait mieux parler d'une plus grande adaptabilité ; quoi qu'il en soit, cette équivalence n'a véritablement de signification que pour des comparaisons dans le temps et non dans l'espace.

Signification adaptative de l'hétérogénéité spatiale

Considérons dans une biocénose un certain nombre d'espèces fonctionnellement analogues se partageant le flux trophique à un niveau donné : en régime stable chacune est le lieu de passage d'une fraction définie de ce flux.

Les rapports quantitatifs entre les fractions du flux passant par les différentes espèces peuvent être exprimés de façon commode par un indice du même type que celui de Shannon-Weaver (MacArthur, 1955). On peut ainsi caractériser la diversité trophique de la biocénose à un niveau déterminé. De façon analogue, on définit l'*équitabilité trophique* correspondante comme rapport de la diversité observée à la diversité maximale théorique obtenue en supposant l'égalité des flux passant par chacune des voies existantes.

Dans toute son étendue, une biocénose peut être considérée comme la répétition d'un « motif structural » comprenant les éléments constitutifs du réseau trophique. Dans le cas d'une biocénose dite uniforme cela signifie que pour un niveau trophique donné on retrouve de place en place les

espèces correspondantes dans les mêmes proportions, avec les mêmes effectifs par unité de surface. En tout lieu une telle biocénose montre donc une même répartition du flux trophique entre voies distinctes et par conséquent la diversité serait la même, qu'on la calcule pour l'ensemble de la biocénose ou pour un quelconque échantillon représentatif.

On dira au contraire qu'une biocénose est hétérogène si son motif structural se trouve réalisé d'un point à l'autre avec des changements dans les proportions des espèces d'un même niveau trophique. Dans ce cas la diversité globale de la biocénose est plus élevée qu'aucune des diversités « locales » correspondant aux divers états du motif structural.

Si l'on compare deux biocénoses possédant le même nombre d'espèces à un niveau trophique déterminé, on voit qu'il existe — schématiquement — deux types de distribution horizontale que symbolise la figure 3. En cas de distribution hétérogène, la diversité globale est plus élevée que si la distribution est uniforme. Il est raisonnable de penser que ce dernier type d'organisation peut posséder une valeur adaptative moindre.

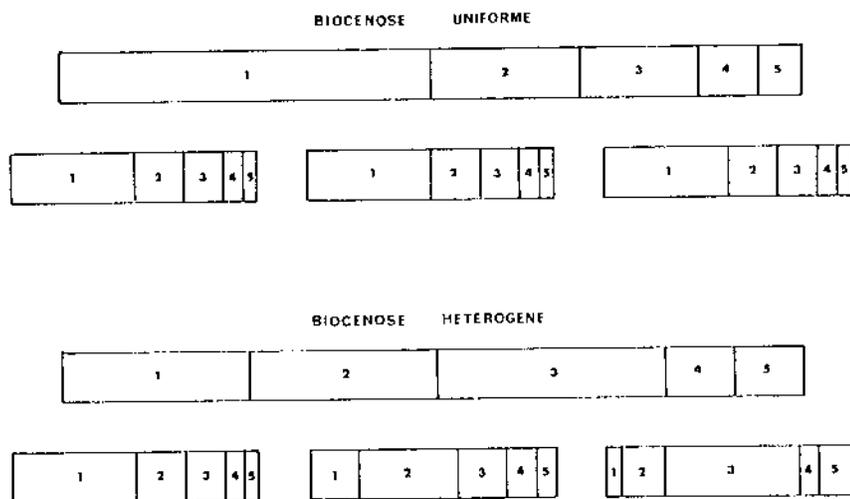


Fig. 3. — Répartition du flux trophique entre espèces équivalentes dans une biocénose uniforme et dans une biocénose hétérogène (explications dans le texte).

Considérons en effet chacune des espèces en présence. Comme cela a déjà été fait plus haut, on peut admettre que sa probabilité de survie est liée à la richesse génique de sa population et dépend ainsi de son effectif reproducteur. Dans une biocénose uniforme, chaque espèce se trouvant représentée partout avec la même densité, possède partout la même probabilité de survie, du moins si elle est constituée d'une population panmixtique. Au contraire, une organisation en mosaïque, avec de place en place des changements d'espèce dominante, fait que chacune doit pouvoir se trouver représentée en certains points par des populations ayant une

probabilité de survie plus élevée que celle qu'aurait l'espèce au sein d'une biocénose uniforme.

Les conséquences structurales et évolutives de l'organisation en mosaïque ont déjà été évoquées ailleurs (Blandin *et al.*, 1976). Sa mise en place est sans doute d'autant plus probable que la biocénose est plus riche à chaque niveau trophique, ne serait-ce qu'à la suite d'exclusions spatiales par compétition (Diamond, 1975). L'évolution ultérieure doit renforcer cette organisation en particulier en contre-sélectionnant dans chaque population la tendance à la dispersion ; celle-ci pourrait entraîner en effet une diminution de l'efficacité reproductrice de populations éloignées les unes des autres. La biocénose apparaîtrait ainsi formée de sous-unités structurellement et fonctionnellement équivalentes, mais où une même niche serait occupée de l'une à l'autre par une espèce différente. Dans chaque sous-unité, la diversité mesurée à un niveau trophique donné pourrait être assez faible, traduisant une hiérarchisation marquée des espèces, tandis que la diversité globale serait élevée, traduisant une meilleure équivalence des différentes voies empruntées par le flux trophique à l'échelle de la biocénose.

Ce type d'organisation combinerait ainsi, au moins dans une certaine mesure, les avantages adaptatifs des stratégies cénotiques des types « *i* » et « *s* », la biocénose pouvant comprendre à chaque niveau trophique de nombreuses espèces dont chacune est formée par places de populations à effectifs relativement élevés.

Ces hypothèses ne valent évidemment que pour des espèces à capacités de déplacement limitées ; plus exactement elles impliquent une certaine relation entre les dimensions des sous-unités et l'amplitude moyenne des déplacements des individus ou des éléments reproducteurs : la recherche d'une organisation en mosaïque doit bien évidemment se faire à une échelle variant selon les organismes considérés.

Dans le cas de biocénoses uniformes, état d'autant plus probable qu'elles sont plus pauvres en espèces, il est possible qu'une organisation en mosaïque existe néanmoins. Il s'agirait alors non pas d'une mosaïque spécifique, mais d'une mosaïque génique, telle espèce se trouvant en réalité formée de sous-unités réellement panmictiques pouvant différer les unes des autres par leur patrimoine génique. De telles situations favoriseraient par exemple des spéciations de type stasipatrique (White, 1968), qui semblent être intervenues dans de multiples groupes (White, 1977).

A l'échelle des biocénoses, la valeur adaptative d'une organisation des espèces en mosaïque paraît évidente, mais ce problème ne pourra être abordé valablement que le jour où l'on aura des idées précises sur la dimension des unités panmictiques chez de nombreuses espèces. Cette nécessité a été soulignée par Ehrlich et ses élèves, qui ont pu montrer d'une part qu'au sein de populations locales d'apparence uniforme il peut exister plusieurs ensembles entre lesquels le flux génique est très réduit sino inexistant, d'autre part que des populations d'une même espèce peuvent

avoir des écologies plus différentes que des populations d'espèces distinctes, ceci dans une même région (Ehrlich *et al.*, 1975).

Conclusions

MacArthur (1955) avait reconnu que la stabilité d'une biocénose peut dépendre de la nature des interactions entre espèces ou bien des propriétés mêmes des espèces ; cependant il ne s'intéressa qu'au premier aspect de la question, décidant de négliger ce qui relevait de la « physiologie » de chaque espèce. En revanche, Goodman (1975), après avoir montré que l'idée d'un lien nécessaire entre la complexité (mesurée par la diversité) et la stabilité des biocénoses ne repose ni sur des théories solides, ni sur des observations convaincantes, a insisté sur l'importance à accorder aux stratégies démographiques des espèces. Il a toutefois présenté ce point de vue comme une alternative aux conceptions originales de MacArthur, au lieu de tenter une synthèse des deux approches, qui avait pourtant été déjà ébauchée par Dunbar (1960).

L'introduction du concept de stratégie cénotique peut faciliter la réalisation de cette synthèse. Les stratégies cénotiques de types « *i* » et « *s* » antérieurement décrites (Blandin *et al.*, 1976) correspondent à deux situations théoriques opposées : dans le premier cas, la survie d'une biocénose est directement dépendante des stratégies adaptatives des espèces qui la composent ; dans le second, elle peut ne dépendre que de l'interchangeabilité des espèces constituant les différentes guildes de la biocénose. Ces deux types peuvent être considérés comme des pôles par rapport auxquels chaque biocénose réalise un compromis dont la nature est déterminée à la fois par des facteurs historiques et par les facteurs actuels du milieu. Le partage des ressources trophiques entre un certain nombre de voies parallèles peut augmenter la probabilité de survie du système dans la mesure où ces voies sont faites d'espèces à potentialités évolutives différentes mais fonctionnellement interchangeables ; ce processus doit cependant être limité du fait que les ressources trophiques étant finies, la multiplication de ces voies s'accompagne d'une réduction de l'effectif de chaque espèce donc, éventuellement de sa richesse génique : à devenir trop nombreuses, les voies trophiques risquent de devenir trop fragiles.

Ainsi, il n'est pas possible de comprendre la « stabilité » des biocénoses ou, mieux, leur capacité à persister, en ne considérant que les interactions entre espèces (MacArthur, 1955) ou en privilégiant au contraire les stratégies adaptatives spécifiques, comme le suggère Goodman (1975). Pour chaque biocénose il faut tenter de démêler, dans l'ensemble des propriétés qui constituent sa stratégie cénotique, ce qui revient aux espèces et ce qui relève de son organisation. En ce qui concerne ce dernier point, il faudrait non seulement prendre en considération les relations entre espèces d'un même niveau trophique, comme cela a été fait ici, mais également les interactions entre espèces de niveaux trophiques successifs, en approfondissant les hypothèses de Hairston *et al.* (1960) et de Paine (1966), dans la lignée des recherches de Connell (1975).

L'interprétation des stratégies écologiques, enfin, ne doit pas se limiter à des considérations sur la richesse et la diversité spécifiques, mais tenir compte aussi de la structure spatiale des communautés (Smith, 1972 ; Levin et Paine, 1974) : l'acquisition d'une organisation en mosaïque, en liaison avec l'enrichissement spécifique, pourrait constituer une optimisation du compromis évoqué plus haut.

Les comparaisons de richesse et de diversité spécifiques faites entre biocénoses actuelles et interprétées en termes de plus ou moins grande stabilité risquent d'être dénuées de signification et sont en tout cas pour le moins ambiguës. Comme l'écrit Goodman (1975) : « differences in environmental « rigor », and the suppose effects of differences in recent climatological history on the « maturity » of the regional ecosystems may also be involved as explanations of both species diversity and, to a lesser extent, community stability ». Dépassant alors les simples constats des variations géographiques de la diversité spécifique (Pianka, 1966), des études comparatives qui tenteraient de discerner les facteurs historiques et les facteurs actuels expliquant les différences d'organisation entre biocénoses confèreraient une véritable teneur à une Biogéographie écologique où l'interprétation de la répartition géographique des biocénoses serait faite en termes d'ajustements locaux des stratégies adaptatives à la suite d'évolutions dans des contextes sélectifs différents.

RÉFÉRENCES

- BLANDIN, P., BARBAULT, R. et LECORDIER, C., 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie écologique. *Bull. Ecol.*, 7, 391-410.
- CONNELL, J. H., 1975. — Producing Structure in Natural Communities. In : *Ecology and Evolution of Communities*. Cody et Diamond (eds). Belknap Press, Harvard University, Cambridge, 460-490.
- DARNELL, R. M., 1970. — Evolution and the ecosystem. *Amer. Zool.*, 10, 9-15.
- DIAMOND, J. M., 1975. — Assembly of Species Communities. In : *Ecology and Evolution of Communities*. Cody et Diamond (eds). Belknap Press, Harvard University, Cambridge, 342-444.
- DUNBAR, M. J., 1960. — The evolution of stability in marine environments : natural selection at the level of the ecosystem. *Amer. Natur.*, 94, 129-136.
- EHRLICH, P. R., WHITE, R. R., SINGER, M. C., MACKECHNIE, S. W. and GILBERT, L. E., 1975. — Checkerspot Butterflies : a Historical Perspective. *Science*, 188, 221-228.
- GOODMAN, D., 1975. — The theory of diversity-stability relationships in Ecology. *Quat. Rev. Biol.*, 50 (3), 237-266.
- LEVIN, S. A. and PAINE, R. T., 1974. — Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 71, 2744-2747.
- MACARTHUR, R. H., 1955. — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533-536.
- PAINE, R. T., 1966. — Food web complexity and species diversity. *Amer. Natur.*, 100, 65-75.
- PIANKA, E. R., 1966. — Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. *Amer. Natur.*, 100, 36-46.
- SMITH, F. E., 1972. — Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 44, 309-335.
- WHITE, M. J. D., 1968. — Models of speciation. *Science*, 159, 1065-1070.
- WHITE, M. J. D., 1977. — *Modes of speciation*, Freeman, W. H. and Co (ed.), San Francisco, 455 p.

Abstract. — Assuming that selection is operating at the ecosystem level, the increase of specific richness and complexity is discussed in the light of the adaptative strategy concept. It is suggested that mosaic organisation is selected against uniformity in ecosystems evolution.