

BIODIVERSITÉ

le paradoxe du pigeon

Anne Teyssèdre



EN FRANCE, le nombre de pigeons ramiers a augmenté de 169 % depuis 1989.

ramier



L'ESSENTIEL

■ Une métaanalyse récente a montré que, malgré l'érosion de la biodiversité à l'échelle globale, le nombre d'espèces ne diminue pas à l'échelle locale.

■ Ce résultat est cohérent avec la théorie écologique actuelle.

■ Diverses observations le confirment en montrant que les espèces qui prospèrent masquent la disparition de nombreuses espèces plus vulnérables.

Bonne nouvelle : en Europe comme en Amérique du Nord, la biodiversité locale augmente. Mauvaise nouvelle : à l'échelle de la planète, la biodiversité continue de s'éroder. Tel est le paradoxe du pigeon ramier mis en lumière par les écologues.

Vous êtes-vous récemment promené au jardin des Plantes, à Paris ? Dans ce cas, vous avez sans doute remarqué les nombreux oiseaux qui le peuplent. La perruche à collier y est encore rare : échappé de captivité dans les années 1970, un groupe pionnier de cette espèce répandue en Asie et en Afrique a depuis colonisé l'Île-de-France, et quelques couples ont dernièrement élu domicile dans les parcs parisiens, reconnaissables à leur plumage vert tendre et à leurs cris stridents. Pigeons ramiers et corneilles, pour leur part, y sont de plus en plus nombreux, tandis que chardonnerets, moineaux domestiques et verdiers ne sont plus si faciles à croiser au détour des allées.

À l'échelle mondiale, cela ne fait guère plus aucun doute : la biodiversité animale et végétale s'érode actuellement en nombre d'espèces, sous-espèces et variants génétiques sous la pression croissante des sociétés humaines. C'est la tendance que révèlent les indicateurs de biodiversité mondiaux que sont l'index « liste rouge » des espèces menacées (dit RLI), publié chaque année par l'Union mondiale pour la nature (UICN) et, pour les populations de vertébrés, le Living Planet Index (ou LPI) suivi par le Fonds mondial pour la nature (WWF). La situation est en revanche beaucoup moins claire à l'échelle locale ou régionale.

Dans leur habitat local – parc, ville, forêt ou rivière, par exemple –, les espèces animales et végétales, terrestres ou aquatiques, vivent et interagissent au sein de communautés et de réseaux écologiques, et réagissent aux changements environnementaux. Nombre d'entre elles, plus sensibles ou davantage exposées, se raréfient, voire s'éteignent. Tarier des prés, alouette lulu, linotte mélodieuse, vanneau huppé... Les effectifs de tous ces oiseaux naguère très communs dans les campagnes de France sont en diminution depuis plus de vingt ans, en réponse au changement de leurs conditions de vie. D'autres espèces en revanche, plus adaptables ou mieux préparées – exaptées – à ces changements, se multiplient dans les habitats modifiés ou en colonisent de nouveaux et étendent leur aire de répartition. C'est le cas par exemple des nombreuses espèces dites commensales de l'homme qui, tels les pigeons ramiers, les chats et les souris domestiques – sans oublier leur cortège de parasites –, accompagnent l'expansion des villes et des agglomérations sur l'ensemble des continents depuis des siècles.

Quel est alors l'impact des changements globaux sur la biodiversité locale et régionale, en composition et en nombre d'espèces ? Observe-t-on une réduction du nombre d'espèces à cette échelle,

telle que suggérée par leur érosion globale ? Récemment, Maria Dornelas, de l'université de Saint Andrews, au Royaume-Uni, et ses collègues ont exploré cette question en regroupant et analysant les résultats publiés d'une centaine de suivis temporels de la biodiversité locale ou régionale, réalisés dans une grande variété de biomes terrestres et aquatiques – de vastes milieux de vie tels que la toundra, la forêt tropicale, les récifs coralliens, répartis sur tout le globe –, et impliquant au total plus de 35 000 espèces animales et végétales.

Résultat : cette métaanalyse met bien en évidence un changement croissant dans la composition des communautés locales au fil du temps. Progressivement, des espèces « sensibles » disparaissent au profit d'autres mieux adaptées aux nouvelles conditions environnementales. En revanche, à la surprise des auteurs, l'étude ne montre aucune tendance générale au déclin de la biodiversité locale, mesurée principalement en nombre d'espèces. L'analyse révèle même, à l'inverse, un accroissement de la biodiversité locale dans les régions tempérées du Globe telles que l'Europe et l'Amérique du Nord...

Influencés par l'étonnement des chercheurs, plusieurs médias ont tiré cette conclusion : puisque la biodiversité locale ne diminue pas, la biodiversité reste élevée sur Terre, et la situation n'est donc pas si dramatique. Or l'un n'implique pas l'autre. Les variations locales du nombre d'espèces ne s'additionnent pas entre sites géographiques : le nombre total d'espèces d'une communauté mondiale n'est pas la somme des effectifs d'espèces locaux.

■ L'AUTEURE

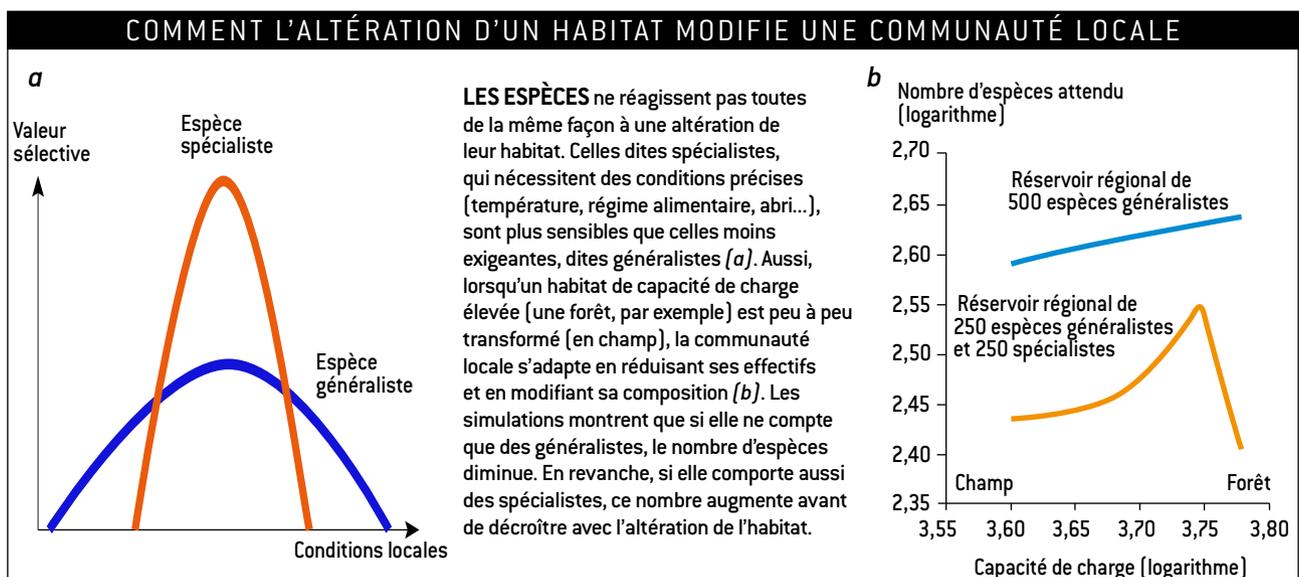


Anne TEYSSÈDRE est écologue, chercheuse associée au département Écologie et gestion de la biodiversité du Muséum national d'histoire naturelle, à Paris.

Mieux, la dynamique mise en évidence est même celle qu'attendaient les théoriciens de l'écologie. Depuis une vingtaine d'années, les chercheurs en écologie des communautés et en biogéographie étudient l'impact des activités humaines sur la structure, le fonctionnement et la dynamique de la biodiversité. Prenant en compte la diversité des interactions des espèces avec leur environnement, leur corpus théorique prévoit notamment que les changements environnementaux en cours produisent trois résultats sur les communautés animales et végétales : érosion de la biodiversité à l'échelle globale, dérive croissante de la composition des communautés locales et augmentation possible, dans un premier temps, de la biodiversité locale moyenne. En vérifiant ces deux derniers résultats, Maria Dornelas et ses collègues ont confirmé la justesse de cette théorie.

Spécialistes versus généralistes

La clé de la dynamique actuelle de la biodiversité réside en bonne partie dans le degré variable de spécialisation des espèces par rapport à leurs conditions de vie, et notamment à leur habitat. Selon la théorie de la niche écologique (voir l'encadré page ci-contre), chaque espèce est caractérisable par ses exigences physiques et biologiques – conditions de température, hygrométrie, acidité, régime alimentaire, abri... Ensemble, ces exigences décrivent sa « niche écologique ». Les espèces aux exigences plus strictes sont dites spécialistes (de telle ressource, tel hôte ou type



La théorie de la niche écologique

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

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

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

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

- A. T.



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

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

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

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

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

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

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

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

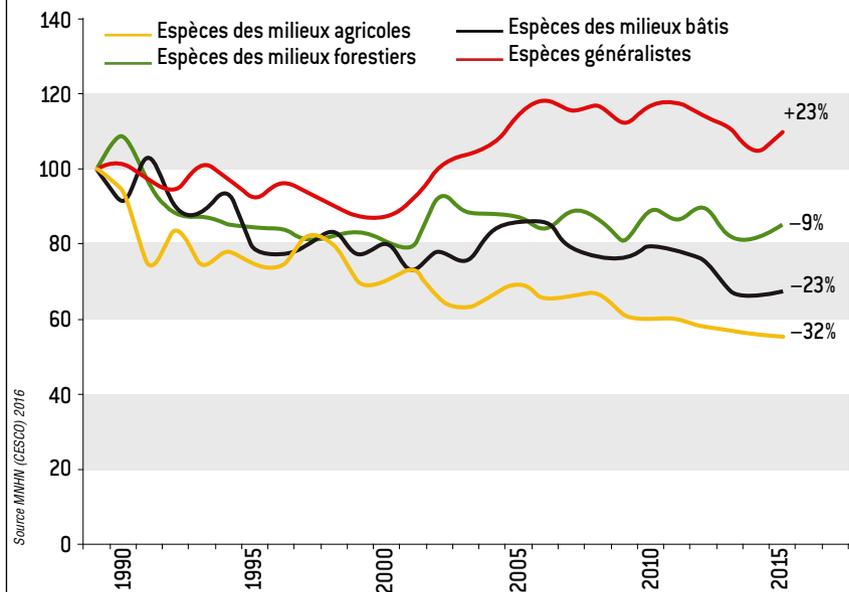
Les espèces exotiques ne forment cependant qu'une composante mineure des flux d'espèces entre sites d'une même région. Avec la modification généralisée des habitats et des écosystèmes (induite notamment par l'intensification de l'agriculture et le changement climatique), la perte de compétitivité des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

Les espèces spécialistes d'habitats anciens disparaissent

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

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

LE DÉCLIN DE L'HIRONDELLE RUSTIQUE



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

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

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

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

Des régions appauvries aux faibles latitudes

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

Espèces	Effectifs	Depuis 1989	Depuis 2001	Ces dix dernières années
 Pigeon ramier (espèce généraliste)		+169%	+52%	+34%
 Bouvreuil pivoine (espèce des milieux forestiers)		-64%	-38%	-35%
 Hirondelle rustique (espèce des milieux bâtis)		-39%	-18%	-24%
 Tariet des prés (espèce des milieux agricoles)		-57%	-43%	-37%

© Shutterstock.com

Aux latitudes élevées, en revanche, le basculement – et le déplacement global vers les pôles – d'écosystèmes terrestres relativement froids et pauvres en biodiversité exposés à des températures croissantes doit théoriquement s'accompagner d'un enrichissement des communautés terrestres locales et régionales, tant en nombre d'espèces qu'en abondance d'individus. Ainsi, dans les décennies à venir, les terres gelées du Groenland devraient se transformer localement en toundras, les toundras du nord du Canada et de la Russie laisser place à la forêt boréale, les franges méridionales de cette dernière se changer en forêts tempérées ou en prairies (selon l'hygrométrie locale), peuplées d'espèces généralistes et spécialistes venues d'habitats voisins.

À l'échelle planétaire, ces dynamiques de dérive des communautés locales et régionales conduisent à une perte nette d'espèces spécialistes ou davantage exposées aux pressions humaines (les espèces chassées, par exemple). En d'autres termes, l'augmentation ou le maintien du nombre d'espèces des communautés locales cachent leur appauvrissement généralisé en espèces spécialistes ou vulnérables, symptôme du déclin mondial de la biodiversité.

■ BIBLIOGRAPHIE

M. Dornelas *et al.*, **Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss**, *Science*, vol. 344, pp. 296-299, 2014.

A. Teyssède et A. Robert, **Contrasted effects of habitat reduction, conversion and alteration on neutral and non neutral biological communities**, *Oikos*, vol. 123, pp. 857-865, 2014.

I. Le Viol *et al.*, **More and more generalists: Two decades of changes in the European avifauna**, *Biol. Lett.*, vol. 8, pp. 780-782, 2012.

J. Clavel *et al.*, **Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization?**, *Front. Ecol. Environ.*, vol. 9, pp. 222-228, 2011.

R. Barbault et A. Teyssède, **Invasions d'espèces: Cause ou conséquence de la perturbation des écosystèmes?**, *Pour la Science*, n° 376, février 2009.

Ainsi, la divergence des dynamiques de biodiversité locale et globale que Maria Dornelas et ses collègues ont mise en évidence est cohérente avec la théorie. En déclarant leur surprise devant l'absence de déclin moyen du nombre d'espèces locales, les chercheurs ont jeté un voile sur la cohérence des résultats et favorisé la diffusion, auprès des citoyens et décideurs, d'un message optimiste sur la « résilience de la biodiversité », suggérant que les changements actuels de biodiversité à l'échelle locale seraient neutres et anodins. Cette interprétation est fautive. Ces changements impliquent de multiples disparitions d'espèces ainsi que des pertes génétiques et fonctionnelles aux échelles locale, régionale et globale, indétectables par de simples suivis du nombre d'espèces.

Une loi nécessaire

Les enjeux des changements environnementaux associés à l'expansion humaine sont considérables tant sur le plan éthique qu'écologique. Notamment, les espèces généralistes en expansion ne sont pas omnipotentes. Rien n'assure que le remplacement d'espèces spécialistes par des généralistes dans des écosystèmes soumis à des « forçages » physiques, chimiques et biologiques croissants produira des écosystèmes stables et fonctionnels, ni même que toutes leurs fonctions seront maintenues. Rien, non plus, n'interdit leur basculement vers un régime défavorable aux sociétés humaines.

Face à ce constat, les recherches sur la résilience des communautés et réseaux écologiques sont plus que jamais nécessaires. Et devant l'ampleur des enjeux liés à leur dynamique actuelle, l'urgence pour les sciences de la conservation est d'aider les sociétés à réduire leurs pressions sur les écosystèmes dont elles dépendent. En d'autres termes, de favoriser l'adoption de mesures et modes de vie ménageant la biodiversité et le fonctionnement des (socio)écosystèmes.

Bien que d'ambition limitée, le projet de loi sur la biodiversité ballotté entre l'Assemblée nationale et le Sénat depuis janvier 2016 va dans ce sens, notamment les points en discussion tels que la taxe sur l'huile de palme et l'interdiction des produits phytosanitaires contenant des néonicotinoïdes, néfastes aux insectes. Il serait regrettable que cette loi soit dénaturée et retardée. Et tout message ambigu ou rassurant sur la dynamique actuelle de la biodiversité ne fait que nous ralentir encore. ■