

Université du Québec à Montréal - Université Montpellier 2

“A propos de la stabilité structurelle des systèmes mutualistes”

17 août 2015

Examen de synthèse présenté comme exigence partielle du doctorat en Biologie extensionné à
l'UQAR par :

Kévin Cazelles

Directeurs :

Dominique Gravel Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski, Canada.
Nicolas Mouquet ISEM, UMR 5554, CNRS, Université Montpellier II, France.

Membres du jury :

Bart Haegeman Centre de Théorie et Modélisation de la Biodiversité, CNRS, France.
David Mouillot ECOLAG, UMR 5119, Université Montpellier II, France.
Rudolf Rohr Département de Biologie, Université de Fribourg, Suisse.

Table des matières

Résumé	iii
Introduction	1
1 Les systèmes dynamiques entre écologie et mathématique	3
1.1 Quelques généralités sur les systèmes dynamiques	3
1.1.1 Quelques idées sur la genèse du concept	3
1.1.2 Quelques précisions mathématiques	5
1.1.3 Notion de stabilité	7
1.2 Les systèmes dynamiques en écologie	11
1.2.1 De la mathématique des populations à l'écologie	11
1.2.2 Diversité spécifique et stabilité des écosystèmes	12
2 À propos de la stabilité structurelle des systèmes mutualistes	15
2.1 Résultats fondamentaux récents	15
2.2 De l'analyse classique de stabilité à la stabilité structurelle en écologie théorique . .	17
2.2.1 Analyse de stabilité en écologie théorique	17
2.2.2 Démêler la stabilité d'un point d'équilibre de sa faisabilité	18
2.2.3 La stabilité structurelle en écologie des réseaux	19
2.3 La stabilité structurelle et la structure des réseaux mutualistes	20
2.3.1 La méthode développée	21
2.3.2 Analyse des réseaux mutualistes empiriques	22
2.4 Mon regard sur l'article	23
2.4.1 Une réflexion pertinente sur la modélisation en écologie théorique	23
2.4.2 Stabilité structurelle?	24
2.4.3 Importance de l'emboîtement des réseaux dans les résultats?	25
2.4.4 Commentaires mineurs	26
3 Stabilité en écologie et réseaux en construction	27
3.1 Quelques idées sur les perspectives de l'article étudié	27
3.2 Stabilité en écologie et extinction	28

3.2.1	Quel est le nombre de points d'équilibre stables?	28
3.2.2	Améliorer l'analyse des risques d'extinction	30
3.3	Stabilité structurelle des réseaux mutualistes en formation	31
3.3.1	Contexte	31
3.3.2	Méthodes	32

Résumé

En écologie, nous sommes très familiers avec le concept de stabilité et sa polysémie. Nous n'en considérons pourtant que certains aspects. Le débat classique entre stabilité et diversité a focalisé les écologues sur les structures particulières des réseaux d'interactions favorisant la diversité. Ces résultats font appel aux travaux du XIX^{ème} siècle de A. Lyapunov, quasiment intériorisés par l'écologie théorique. Mais le traitement des systèmes dynamiques par la mathématique va bien au-delà. La théorie qualitative des systèmes dynamiques est, en effet, une entreprise très riche. Au centre des travaux pionniers dans ce champ, on trouve une propriété importante : la stabilité structurelle. Celle-ci caractérise un système capable de conserver son comportement qualitative face à une perturbation régulière. En 2014 R. P. Rohr, S. Saavedra et J. Bascompte proposent d'appliquer ce concept aux réseaux mutualistes avec le résultat central suivant : l'architecture de ces réseaux optimise la stabilité structurelle. Je propose ici de faire une analyse de cet article. Je commence par remettre cette étude dans son double contexte mathématique et écologique. J'expose ensuite l'argumentaire afin d'en expliciter la portée et de montrer dans un dernier temps comment il pourrait venir changer notre regard sur les extinctions d'espèces et l'émergence de l'architecture des réseaux mutualistes.

Remerciements

Je voudrais commencer par remercier Dominique Gravel pour le choix du sujet, j'ai passé un bon moment de découverte malgré la difficulté de l'exercice. Ensuite, je remercie Nicolas Mouquet pour la confiance qu'il me donne dans l'entreprise de ma thèse. Je voudrais aussi remercier Amaël Le Squin, l'étudiant le plus formé en mathématique de notre laboratoire à Rimouski, pour avoir répondu à toutes mes questions. Merci à Sonia Kéfi pour quelques échanges précieux au sujet de l'article. Merci à Romain Félicianne et Katarina Voss pour leur soutien sans égal. Enfin, un grand merci à Laurence Gagné Gallant, ces talents en grammaire et en orthographe furent d'un très grand secours dans la dernière ligne droite.

Pour finir, je suis très reconnaissant envers David Mouillot, Rudolf Rohr et Bart Haegeman pour avoir souligné certains points à retravailler lors de ma soutenance du 30 janvier 2015. Ces échanges ont permis d'aboutir à une version finale du document - que vous avez devant les yeux - épurée d'un certain nombre d'erreurs et d'approximations. Si toutefois des passages erronés demeurent, j'en serais le seul responsable.

Introduction

Depuis le milieu du XX^{ème} siècle, un débat fructueux anime les écologues, résumé par la question suivante : quelle relation existe-t-il entre la richesse en espèces au sein d'un écosystème et sa stabilité ? L'observation des grands chercheurs du domaine, au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle, de la résistance supérieure des communautés les plus riches en espèces aux perturbations, les ont menés à supposer l'existence d'une corrélation positive et saturante entre ces deux quantités, idée souvent étayée par une argumentation de type énergétique [1]. Au début des années 1970, l'argument mathématique vient enrichir les échanges : l'ajout aléatoire d'espèces dans un réseau d'interactions diminue la stabilité, alors que les observations tendent à prouver le contraire [2]. Une réponse encore vague mais prometteuse émerge : les interactions ne sont pas distribuées aléatoirement dans un réseau.

L'imprécision de cette réponse a pour origine le nombre élevé de questions qu'elle soulève, avec, en premier lieu, la nature des distributions d'interactions favorisant la stabilité. Découlent alors des questions (i) pratiques : comment mesurer les interactions entre espèces sur le terrain ? (ii) théoriques : comment représenter des interactions et comment quantifier leurs effets sur la stabilité ? (iii) conceptuelles : à quelle notion de stabilité faisons-nous référence ? Cette dernière question est aussi à l'origine d'une différence de tradition. Alors qu'il est plus aisé pour l'expérimentation de parler de persistance des communautés et de résilience, les écologues théoriciens préféreront la notion de stabilité d'un système dynamique (*i.e.* un écosystème) au sens de Lyapunov [3]. Les notions sont proches mais suffisamment différentes pour demander des précisions de nature mathématique.

Les interrogations des écologues concernant la stabilité des écosystèmes *a priori* simples requièrent, dans les faits, un traitement mathématique rigoureux, débouchant sur des résultats peu intuitifs donnés par la théorie des systèmes dynamiques. Ce champ de la mathématique attire actuellement l'attention, notamment grâce à la médaille Fields attribuée en 2014 au franco-brésilien A. Avila [jdC14]. Les outils dérivés sont certes complexes mais continuent de percoler chez les écologues théoriciens, à l'exemple des travaux du célèbre mathématicien T. Tao¹ [4] cités par S. Allesina et S. Tang dans un article généralisant le critère de stabilité des écosystèmes publié en 2012

1. T. Tao a reçu la médaille Fields en 2006.

dans la prestigieuse revue *Nature* [5]. Les avancées en écologie théorique nécessitent aujourd'hui de robustes connaissances en mathématique. Ces dernières sont aussi un rempart face à l'écueil d'une utilisation outrancière des puissants outils informatiques pour justifier des propriétés qui sont en réalité bien connues.

Dans son numéro de fin juillet 2014, le célèbre magazine *Science* publie un article intitulé "*On the structural stability of mutualistic systems*"² de R. P. Rohr, S. Saavedra et J. Bacompte [6]. Les auteurs y démontrent la pertinence d'un changement dans le questionnement relatif à la stabilité des écosystèmes. En utilisant le concept de stabilité structurelle, les auteurs décrivent une méthode pour quantifier la largeur du domaine des paramètres, au sein duquel la stabilité dynamique³ d'un point d'équilibre positif (faisable) est préservée. Ces chercheurs troquent ainsi la question classique de la stabilité des points d'équilibre non triviaux d'un réseau écologique donné pour une approche quantitative : à quel point un système peut voir ses paramètres modifiés sans pour autant perdre son caractère stable ? Les auteurs analysent alors 23 réseaux plantes-pollinisateurs et mettent en évidence que, dans la plupart des cas, leur architecture maximise l'étendue du domaine des paramètres, permettant la persistance de la communauté.

Dans le présent document, je m'efforce de mettre ce dernier article en contexte à la lumière des travaux en écologie, mais aussi à l'appuie de l'histoire des concepts en théorie des systèmes dynamiques. Je débute par introduire, dans les grandes lignes, la naissance du concept de système dynamiques. Je montre ensuite comment ces derniers sont devenus essentiels pour questionner la relation qu'il existe entre la diversité des écosystèmes et leur stabilité. En m'appuyant sur ces éléments historiques et conceptuels, j'analyse le travail de R. P. Rohr *et al.* [6] afin d'en faire comprendre la portée. Je prolonge la discussion faisant un travail de prospection au sujet des travaux qui pourraient rapidement voir le jour. Je termine en proposant une réflexion sur le rôle que pourrait jouer la stabilité structurelle dans les prédictions des extinctions d'espèces. Enfin, je montre que cette propriété pourrait être utilisée pour comprendre l'émergence de l'architecture des réseaux mutualistes.

2. Que j'ai traduit dans le titre de mon document.

3. le système retourne à l'équilibre suite à une perturbation en abondance/biomasse

1 Les systèmes dynamiques entre écologie et mathématique

Dans cette première partie, je présente certains éléments historiques et conceptuels attachés aux systèmes dynamiques traités par la mathématique. Il me semble que ces quelques précisions sont utiles pour appréhender l'article de R. P. Rohr *et al.* [6]. Les définitions mathématiques données sont souvent peu précises, j'espère compenser ce manque de rigueur par une lecture plus accessible. Pour comprendre les notions-clefs des systèmes dynamiques, j'ai souvent croisé le formalisme de divers cours d'université avec les documents vulgarisés que les mathématiciens ont le bon goût de mettre à la disposition de tous sur l'Internet ⁴.

1.1 Quelques généralités sur les systèmes dynamiques

1.1.1 Quelques idées sur la genèse du concept

Le point de départ que j'ai choisi pour aborder le concept de systèmes dynamiques est l'émergence du calcul différentiel à la fin du XVII^{ème} siècle, avec notamment P. de Fermat (1607-1665), I. Barrow (1630-1677), I. Newton (1642-1727) et G. W. Leibnitz (1646-1716) ⁵ et la recherche d'une généralisation de la tangente d'un cercle à une courbe, dont la solution est apportée par le mouvement et ultimement, le calcul de la dérivée première [7]. La puissance du formalisme lié aux équations différentielles continue à être souligné, par le biais des travaux, entre autres, de B. Taylor (1685-1731), L. Euler (1707-1783) et J-L. Lagrange (1736-1813), les piliers de l'intégration numérique et de la linéarisation locale des équations différentielles. L. Euler sera le premier à résoudre les équations différentielles du premier ordre à coefficients constants en 1739. Au milieu du XVIII^{ème} siècle, lors de l'écriture de *L'Encyclopédie*, le calcul différentiel est déjà bien institué, ce dont témoigne l'article dédié à l'équation de Riccati [Wik14a]. Au XIX^{ème} siècle, avec J. L. Cauchy (1789-1857), K. T. W. Weierstrass (1815-1897) et R. Lipschitz (1832-1903), arrive la formalisation du concept limite et ainsi, le traitement des équations différentielles tel que nous le connaissons aujourd'hui. Il est d'ailleurs important de noter pour la suite que le théorème de Cauchy-Lipschitz assure l'unicité d'une trajectoire pour une condition initiale donnée [Wik14c].

4. Les pages personnelles de E. Ghys [Ghy14] et M. Chaperon [Cha14] sont pour cela de vraies mines d'or.

5. Les dates de ces illustres scientifiques me permettent de donner facilement des repères chronologiques à l'émergence des systèmes dynamiques.

La résolution des équations consistait jusqu'alors en une recherche des solutions par l'analyse. Avec L. I. Fuchs (1833-1902) et H. Poincaré (1854-1912), l'étude devient plus qualitative et s'inspire de la géométrie. Cette approche peut être considérée comme une réponse aux difficultés rencontrées dans la recherche des solutions aux équations différentielles même simples (voir l'habilitation à diriger des recherches de E. Ghys, disponible sur l'Internet [[Ghy14](#)]). C'est ainsi que naît l'espoir d'obtenir des résultats généraux sur les systèmes dynamiques, grâce aux outils de la géométrie différentielle. Cet espoir a rapidement été mis de côté face aux nouveaux problèmes rencontrés, qui marquent également un tournant dans l'étude des systèmes dynamiques. Il existe en effet des systèmes de dimension 3 pour lesquels les trajectoires ne convergent pas et ne sont pas périodiques, elles sont chaotiques. Le cas le plus célèbre est le système dynamique présenté par le météorologue E. Lorenz (1907-2008), qui, avec seulement trois variables et trois paramètres, possède un attracteur étrange [[8](#)]⁶.

La théorie du chaos⁷ est aujourd'hui bien connue en écologie, en dépit de sa complexité mathématique. Pour mémoire, le projet emblématique *Tribolium* a montré que la manipulation des paramètres de croissance d'un coléoptère du genre *Tribolium* pouvait changer la nature des dynamiques de population, et notamment engendrer expérimentalement des dynamiques chaotiques [[10](#)]. Un rapprochement peut être fait avec une autre branche des systèmes dynamiques, dont l'écho en biologie a été moins retentissant, certes, mais tout aussi déroutante : la théorie des catastrophes. Cette théorie est une formalisation des ruptures générant des nouvelles formes (e.g. la mitose, voir les documents de philosophie et histoire des sciences proposés par M. Chaperon [[Cha14](#)]). Ces idées sont dues au mathématicien R. Thom (1923-2002)⁸, qu'il décrit dans son ouvrage "Stabilité structurelle et morphogénèse". La notion de stabilité structurelle⁹ est alors une propriété centrale pour aborder le risque de rupture au sein des formes. Cette notion sera reprise dans les travaux de S. Smale¹⁰, qui décrira une famille importante de champs de vecteurs, pour lesquels la stabilité structurelle est conservée. Enfin, je signale pour le lecteur désireux d'en

6. Cet article fondateur est cité près de 14000 fois. Le film mathématique "Chaos" développe de manière forte intéressante cet exemple des chapitres 7 à 9 [[Ley14](#)]

7. Le terme "chaos" est employé pour la première fois en 1975 dans un article cité plus de 3000 fois [[9](#)].

8. R. Thom fut lauréat de la médaille Fields en 1958 à sa grande surprise.

9. Le concept fut introduit en 1937 par A. Andronov (1901-1952) et L. Pontryagin (1908-1988).

10. S. Smale a reçu la médaille Fields en 1966.

connaître davantage, que l'étude des *feuilletages*¹¹ généralise l'étude des systèmes dynamiques avec des espaces bien différents de ceux utilisés en écologie.

1.1.2 Quelques précisions mathématiques

Je désire ici donner aux lecteurs les résultats mathématiques nécessaires pour bien comprendre l'article commenté. Je concède volontiers au mathématicien chevronné que les définitions manquent souvent de précision. Pour décrire un système dynamique, trois éléments sont nécessaires, dont deux ensembles : un pour le temps que je note de manière générale T et un autre pour les variables d'état (ou variables dynamiques) M ainsi qu'une application f qui représente l'action de T sur M . Dans la suite du document, je me place dans le cas simple où le temps t appartient aux réels positifs (soit $T = \mathbb{R}_+$), les n variables dynamiques sont également réelles et positives (donc $M = \mathbb{R}_+^n$). L'application f d'évolution de notre système est ici régulière¹². Pour la suite de l'exposé, je note de façon générale l'équation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} = f(x; \theta) \tag{1}$$

où $t \in \mathbb{R}, x \in \mathbb{R}^n, f$ est suffisamment régulière

Dans cette formulation, θ désigne le vecteur de paramètres du système dynamique étudié. Pour les situations qui m'intéressent dans la suite, il me suffit de considérer les systèmes autonomes, c'est pour cela que f ne fait pas intervenir le temps. L'objet obtenu répond bien aux besoins de l'exposé et même plus généralement à une grande partie des applications en écologie. Avant de regarder les propriétés d'un tel objet, je définis deux concepts clefs : le champ de vecteur et le flot. Le champ de vecteur associe à chaque point de l'espace M un vecteur dont les coordonnées sont données par l'équation différentielle. Le flot est une application $\phi : (T, M) \rightarrow M ; (t, x) \rightarrow \phi_t(x)$ qui associe à t la valeur de la trajectoire dont l'origine est x . La connaissance fine du flot permet de connaître le système dynamique étudié. L'enjeu des paragraphes suivants est de comprendre

11. Le terme fut introduit par C. Ehresmann (1905-1979) et développé en 1951 dans la thèse G. H. Reeb (1920-1993), son étudiant de l'époque [Ghy14].

12. Au point de vue mathématique, cela signifiera que f est continue sur un compact et localement lipschitzienne par rapport aux variables spatiales. Dans le problème abordé, les transformations abordées sont encore plus régulières.

le comportement asymptotique du flot. Autrement dit, quelle que soit la valeur de x , qu'est-il possible de connaître sur la limite de la quantité $\phi_t(x)$, quand t tend vers plus l'infini? La figure 1 illustre les deux concepts avec l'équation classique de Lotka-Volterra et le modèle généralisé utilisé comme exemple didactique dans l'article de R. P. Rohr *et al.* (2014). Je précise les systèmes d'équations différentielles associés ci-dessous.

Modèle de Lotka-Volterra classique [11] : Modèle de Lotka-Volterra généralisé [6] :

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = ax_1 - bx_1x_2 \\ \frac{dx_2}{dt} = cx_1x_2 - dx_2 \end{cases} \quad (2)$$

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(\alpha_1 - \beta_{1,1}x_1 - \beta_{1,2}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(\alpha_2 - \beta_{2,1}x_1 - \beta_{2,2}x_2) \end{cases} \quad (3)$$

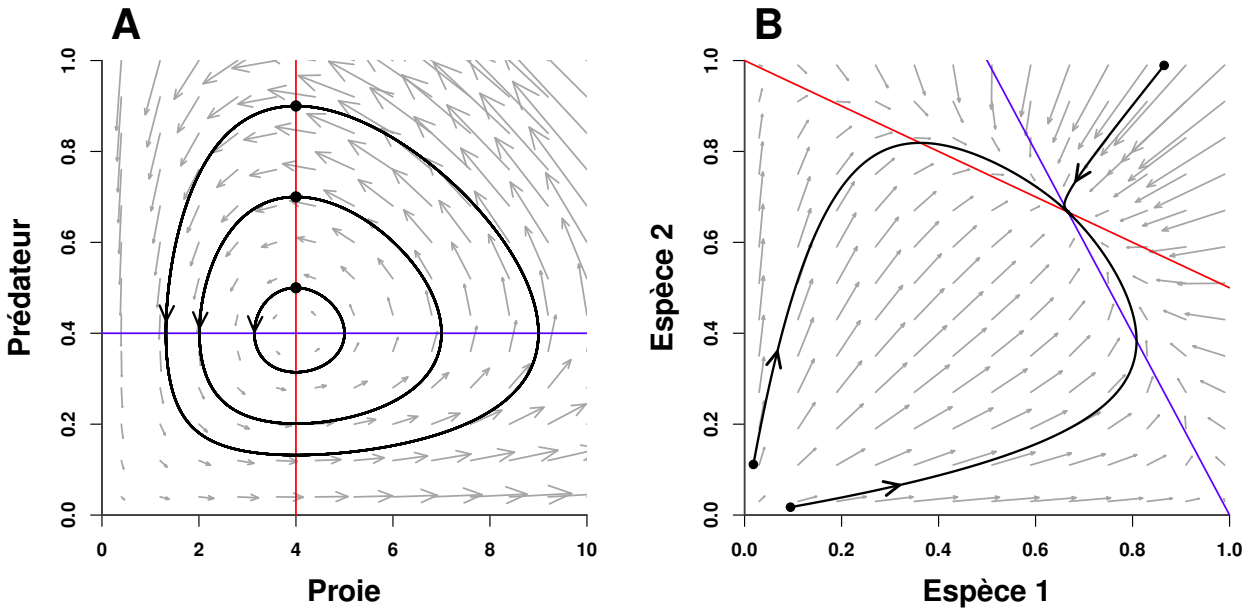


FIGURE 1 – **Champs de vecteurs, trajectoires et flots.** Ces trois éléments sont matérialisés pour A- l'équation classique de Lotka-Volterra avec les valeurs de paramètres suivantes : $a = 1$, $b = 2.5$, $c = 0.25$, $d = 1$ et pour B- la formulation généralisée avec les paramètres données par [6] $\alpha_1 = \alpha_2 = 1$, $\beta_{11} = \beta_{22} = 1$, $\beta_{12} = \beta_{21} = 0.5$ qui conduisent à un équilibre stable. Les champs de vecteurs associés sont matérialisés par l'ensemble des flèches grises dont la direction indique le sens d'évolution du système et la longueur est proportionnelles aux valeurs prises par le champ de vecteur (la vitesse d'évolution) au point de départ des flèches. Les droites bleues représentent les solutions non triviales de l'équation $\frac{dx_1}{dt} = 0$, de même que les droites rouges sont les solutions non triviales de $\frac{dx_2}{dt} = 0$. Pour les deux graphiques, trois trajectoires distinctes sont tracées. Leur parcours dans l'espace des phases est calculé entre $t = 0$ et $t = 100$. Les 3 conditions initiales différentes sont représentées par les points noirs. Enfin, les flèches noires indiquent la valeur que prennent les flot associés à $t=1.5$.

Cette figure nous donne également l'illustration d'un énoncé fondamental de l'étude des systèmes dynamiques : le théorème de Poincaré-Bendixson. L'approche qualitative de H. Poincaré l'a amené à conclure sur la relative simplicité du comportement à l'infini du flot en dimension 2 : sous la condition que la solution maximale (c'est-à-dire la solution qui n'admet pas de prolongement) reste bornée, soit elle converge (figure 1-A), soit elle a une trajectoire périodique (figure 1-B) [Wik14e]. "H. Poincaré s'est immédiatement rendu compte que ce théorème ne pouvait être vrai que sur la sphère de dimension deux." (voir l'habilitation à diriger des recherches de E. Ghys, [Ghy14]). En dimension supérieure, les choses se compliquent en effet, il perdure néanmoins des cas où nous sommes en mesure de conclure (en ajoutant des hypothèses de régularité). Bien que je considère simplement des cas simples avec des applications f régulières [12], la diversité des applications f reste telle qu'il est illusoire de penser décrire l'ensemble des champs de vecteurs associés. L'optimisme pour une compréhension générale du comportement des systèmes dynamiques dont il est ici question réside alors dans l'existence de propriétés valides pour une classe assez grande de champs de vecteurs. Le problème est aujourd'hui toujours ouvert et les résultats portent sur des catégories spécifiques de champs de vecteur¹³. Pour parvenir à relier cette vue d'ensemble des systèmes dynamiques avec les problèmes auxquels se confrontent l'écologie, je traite, dans le paragraphe suivant, d'une des propriétés essentielles des systèmes dynamiques : leur stabilité.

1.1.3 Notion de stabilité

La notion de stabilité pour un système dynamique est en fait peu précise. Pour une trajectoire donnée représentant une solution maximale, il est tentant d'affirmer que le système est stable lorsque cette trajectoire, au bout d'un certain temps, atteint une orbite ou est assimilable à un point. Encore une fois, ce qui est vrai en dimension 2, pose de nombreuses questions pour les dimensions supérieures. Alors que faire pour préciser la question qui ne semble pas avoir de réponse générale ? Devons-nous chercher les **points d'équilibre** x_{eq} , c'est-à-dire les point qui vérifient $f(x_{eq}) = 0$ et étudier le comportement des trajectoires autour ? Est-il préférable de regarder ce

13. Ne désespérons pas, beaucoup de travaux améliorent actuellement notre connaissance du domaine, j'en veux pour preuve la médaille Fields de A. Avila, mais aussi celle de E. Lindenstrauss en 2010 pour ses travaux sur la théorie ergodique.

qui se passe si nous perturbons les conditions initiales ou encore le système tout entier ? Et alors si nous perturbons le système, quel type de transformation peut-il supporter ? Toutes ces questions sont valables et font appel à différentes notions de stabilité. Pour appréhender la notion de stabilité, j'ai choisi d'évoquer le travail du grand mathématicien russe A. Lyapunov (1857-1918) [3]. Son travail longtemps mésestimé ¹⁴ est en fait une référence souvent implicite à l'emploi du terme "stabilité" en écologie [Wik14b]. Je présente ci-dessous quelques définitions simplifiées certes, mais bien utiles pour ne pas se perdre dans le vocabulaire usité en l'écologie.

Attracteur. Pour un champ de vecteurs donné, il s'agit lorsqu'il existe, d'un sous-ensemble limite de M vers lequel évolue une partie non négligeable des trajectoires. Un champ de vecteur donné peut avoir plusieurs attracteurs. Un attracteur peut être un point (figure 1-A), une orbite périodique (figure 1-B) ou encore étrange (dans le cas de l'attracteur de Lorenz) ¹⁵. Le sous-ensemble de M contenant les origines des trajectoires qui évoluent vers un attracteur est son **bassin d'attraction**. Dans la suite de l'exposé, le lecteur rencontrera seulement des ensembles limites ponctuels ou bien des orbites périodiques.

Stabilité locale d'un point d'équilibre au sens de Lyapunov ^{16 17}. Un point x_{eq} est localement stable si il existe un ouvert U autour de x_{eq} dans lequel l'ensemble des trajectoires mènent au point x_{eq} . La stabilité est **globale** si l'ouvert U est l'ensemble M au complet. La stabilité globale est donc un cas particulier de la stabilité locale. En écologie théorique, il est souvent question de stabilité locale et c'est la stabilité au sens de Lyapunov qui est utilisée.

Stabilité structurelle. En regardant une définition rigoureuse mathématique, il sera question de conjugaison topologique de systèmes dynamiques (voir l'habitation à diriger des recherches de E. Ghys [Ghy14]). Ce qui est plus intéressant et plus pertinent pour la suite de l'exposé, c'est qu'il y a équivalence entre cette conjugaison topologique et la capacité du système à conserver

14. Le travail dont il est question a été publié en russe en 1892 puis traduit en 1907 par un ingénieur français, E. Davaux, puis traduit en anglais en 1992 à l'occasion du centenaire de la publication originale [3].

15. Pour comprendre l'absence d'attracteur étrange en dimension 2, une piste intéressante est de se demander comment placer un tel objet sous la condition que les trajectoires ne se croisent en dimension

16. Cette précision est utile pour comprendre l'abondance de ce nom dans l'article de R. P. Rohr et collègues.

17. Le mathématicien russe montre dans ces travaux que l'existence d'une certaine fonction dite de Lyapunov avec certaines propriétés permet de conclure que le système est stable, il envisage ce résultats pour de nombreux type de systèmes qui ne sont pas considérés dans l'exposé.

son comportement qualitatif sous une perturbation régulière [Cha14]. Ainsi, je propose de retenir cette dernière définition. Pour être plus concret, la figure 2 présente un système structurellement stable et un autre structurellement instable (je me suis inspiré du chapitre 1 de [13] pour trouver des exemples simples).

Système dynamique A :

$$\begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$$

que je note :

$$\dot{X} = \mathbf{A}X \quad (4)$$

Système dynamique B :

$$\begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}$$

que je note :

$$\dot{X} = \mathbf{B}X \quad (5)$$

Je profite de ces quelques clarifications pour anticiper un peu sur les prochaines sections. Deux idées ayant trait à la stabilité sont très fréquentes en écologie. Le besoin de quantifier mène souvent les écologues des communautés à utiliser la persistance [14] qui mesure le nombre d'espèce co-existant à l'équilibre¹⁸. Nous sommes alors dans le cas où les conditions initiales (qui constituent l'origine de la trajectoire étudiée) conduisent à un point d'équilibre stable pour lequel une partie des abondances sont nulles. Ma deuxième remarque concerne l'approche commune qui consiste en l'analyse des conséquences dynamiques de changements soudains dans les variables dynamiques (le terme associé en anglais est *press perturbations*, pour une application voir [15]). Avec cette approche, la déformation peut même être l'ajout ou le retrait d'une espèce et ainsi il est possible de s'intéresser aux conséquences de l'invasion d'une extinction ou encore explorer les différents états stables alternatifs (voir la figure 1 de [16]). Lorsqu'il s'agit de s'intéresser au temps de retour à l'équilibre, nous faisons appel à la notion de résilience du système perturbé. La figure 3 de la partie 3 permet d'illustrer et de relier les définitions précédentes. Enfin, je précise que l'enjeu des états stables alternatifs est en fait celui du changement de bassin d'attraction (figure 3-B) et je repars de cette idée dans la section 3.2.

18. Parfois l'équilibre est donné par une faible différence dans les résultats après un grand nombre de simulations numériques.

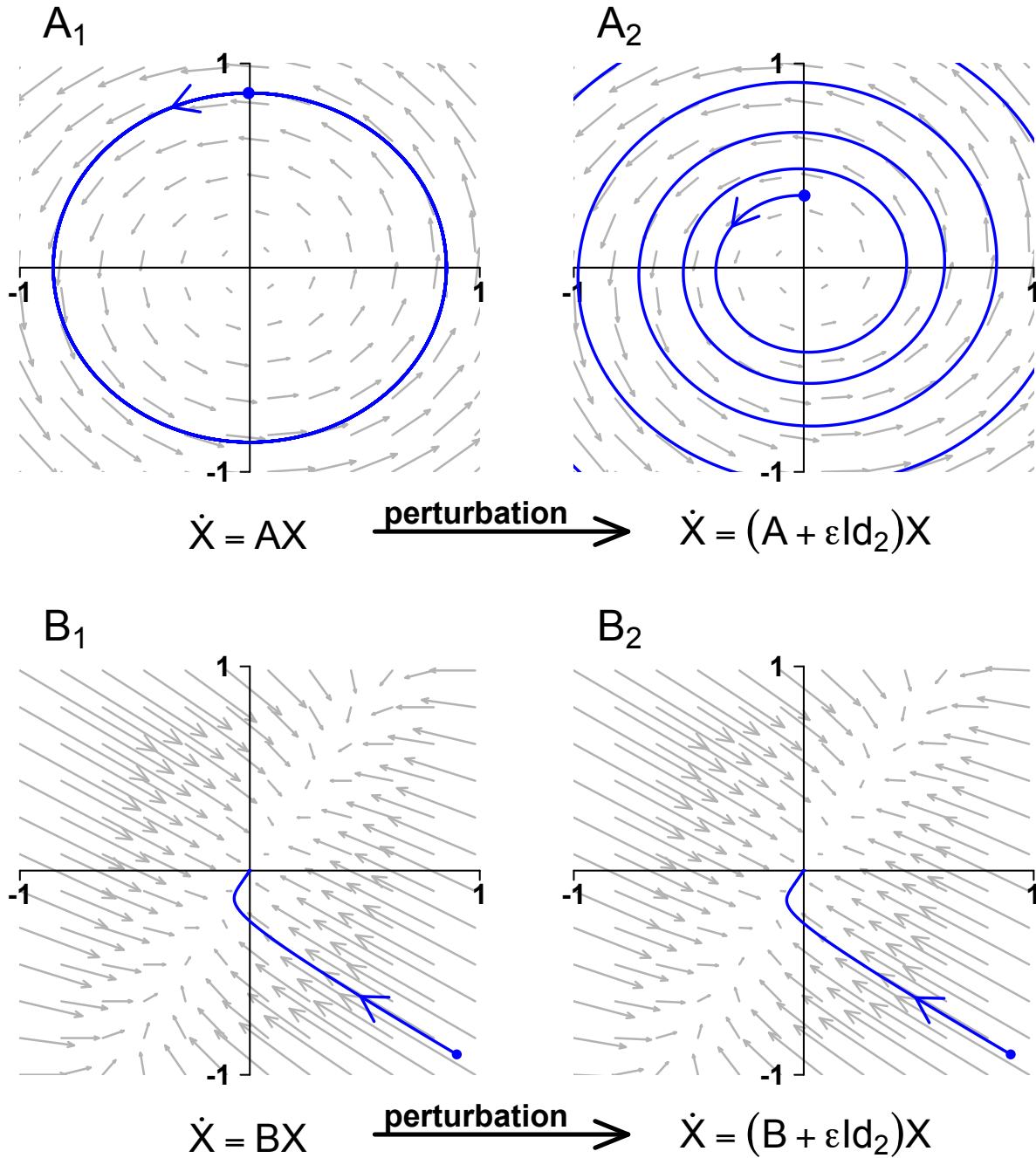


FIGURE 2 – **Système structurellement stable et système structurellement instable.** Pour cette figure je considère deux systèmes dynamiques A et B, linéaires de dimension 2. Les champs de vecteurs et une trajectoire sont représentés pour chacun de ces systèmes (graphique A₁ et B₁ respectivement). Ces systèmes sont ensuite perturbés par l'ajout de la quantité ϵId_2 (où Id_2 représente la matrice identité de dimension 2). Les graphiques A₂ et B₂ correspondent aux systèmes perturbés. Dans le cas du système associé à la matrice A, la perturbation transforme le centre (0,0) (A₁) en un foyer instable (A₂), ce système est structurellement instable. En revanche, suite à cette même perturbation, le système associé à la matrice B, demeure un nœud stable (B₁ et B₂), il est structurellement stable.

1.2 Les systèmes dynamiques en écologie

La stabilité des points d'équilibre est une clef pour comprendre comment l'écologie et les systèmes dynamiques se sont rejoints et continuent à le faire, notamment par le biais de publications montrant le bénéfice des concepts mathématiques appliqués en écologie. Je recentre, dans les prochaines lignes, le débat historique portant sur la relation qu'il existe entre la richesse spécifique des écosystèmes et leur stabilité. Je m'appuie sur le très bon bilan donné par K. McCann en 2000 [14] et l'article de synthèse proposé en 2007 par A. R. Ives et R. Carpenter [16] qui discute de la notion de stabilité en écologie (il n'y est cependant pas question de stabilité structurelle).

1.2.1 De la mathématique des populations à l'écologie

La représentation des fluctuations temporelles des individus au sein d'une population est certainement le champ de l'écologie qui a le plus bénéficié de l'apport mathématique [17]. Les raisons de cette situation sont à chercher dans la nature des questions posées aux fondements de la discipline et dans l'identité de ses pionniers. Nous devons le modèle fondamental de croissance exponentielle des populations à l'économiste T. Malthus (1766-1834), qui s'interrogeait alors sur les conséquences d'une éventuelle limite des ressources. V. Volterra (1860-1940) a bâti son modèle pour répondre à une interrogation portant sur les stocks de sardines et de requins de l'Adriatique après la première guerre mondiale [18]. Ce modèle, dit de Lotka-Volterra, a marqué et marque encore des générations d'écologues. Au-delà des espoirs de prédictions cohérentes du modèle (en l'occurrence des cycles dans la dynamique des populations [19]), je pense que la force du modèle est de montrer : (i) comment une idée peut-être mise en équation pour (ii) se donner un cadre claire de réflexion et (iii) cerner les limites du modèle afin de (iv) trouver des modèles plus à même de reproduire les observations. C'est ainsi que le modèle classique a été prolongé avec le travail sur la croissance expérimentale de levure par G. F. Gause (1910-1986) [20] et les réponses fonctionnelles de C.S. Holling [21], qui proposent des ajustements au modèle de Lotka-Volterra pour le rendre plus cohérent face aux observations.

L'importance des mathématiques en écologie prend, depuis le milieu du XX^{ème} siècle, une importance croissante et contamine bien d'autres domaine que la seule dynamique des populations. Que ce soit les méthodes statistiques et numériques (voir la préface de [22]) ou encore l'utilisation de nouveaux concepts mathématiques comme la réactivité [23]), l'écologie et plus généralement la

biologie s'imprègne de la mathématique. Après avoir fortement contribué à l'intégration de cette dernière en écologie, R. May en 2001 nous livre son opinion sur cette transformation. Son constat est double : (i) la mathématique a énormément contribué aux grandes avancées en biologie et doit continuer à percoler et (ii) nous met en garde contre un usage parfois ésotérique qui consiste à se réfugier derrière la complexité ou la technique pour valider une approche [24]. Au sujet de la complexité de la biologie révélée au siècle dernier, R. May souligne que *“the virtue of mathematics in such a context is that it forces clarity and precision upon the conjecture, thus enabling meaningful comparison between the consequences of basics assumptions and the empirical facts. Here mathematics is seen in its quintessence : no more, but no less, than a way to think clearly.”*(p. 791, [24]). À mon sens, c'est avec cette conception de la mathématique que les biologistes en feront un allié puissant et c'est aussi dans cette optique qu'il faut aborder le travail de R. P. Rohr [6].

1.2.2 Diversité spécifique et stabilité des écosystèmes

En 1970, M. R. Gardner et W. R. Ashby (1903-1972) publient un article montrant, par le calcul numérique, une instabilité accrue par la taille du système [25]. Plus précisément, ils mettent en évidence qu'en augmentant la dimension de M , la zone de connectance¹⁹ pour laquelle la probabilité de stabilité du système bascule de 0 à 1 devient de plus en plus étroite [25]. Deux ans après, R. May reprend et prolonge ces résultats. Pour cela, il envisage un système écologique non linéaire d'un nombre quelconque d'espèce en interaction qu'il propose de linéariser autour d'un point d'équilibre dont l'existence est supposée²⁰. C'est ainsi qu'il retrouve le système proposé par M. R. Gardner et W. R. Ashby donné par le système relativement simple $\frac{dx}{dt} = \mathbf{B}x$ où x est de dimension n et \mathbf{B} est une matrice de dimension $n \times n$. Plus précisément, dans le contexte présenté par R. May, le coefficient $b_{i,j}$ de \mathbf{B} reflète l'impact de l'espèce j sur la démographie de l'espèce i autour du point d'équilibre²¹. Dans la suite, cette **matrice des communautés**²² est alors considérée aléatoire, ce qui peut être considéré comme la conséquence d'interactions aléatoires.

19. Il s'agit du ratio entre le nombre de liens observés dans un réseau et le nombre de liens possibles.

20. *“The stability of the possible equilibrium or time-dependent configurations of such system may be studied by Taylor-expanding in the neighbourhood of the equilibrium, [...]”* [2]

21. Dans la région autour du point où l'hypothèse de linéarité reste acceptable.

22. Il s'agit de la matrice jacobienne du système considéré, à ne pas confondre avec la matrice qui enregistre les interactions, voir 2.2.1.

Avec ce formalisme en main, R. May insiste alors en utilisant des arguments plus formels et un discours dédié aux écologues : si les interactions sont distribuées au hasard²³, alors l'augmentation du nombre n d'espèces déstabilise l'écosystème [2]. L'argument mathématique utilisé est le suivant : la probabilité que l'ensemble des valeurs propres de la matrice \mathbf{B} soient négatives tend vers 0 lorsque n tend vers l'infini²⁴. Cet article est un pilier de l'écologie théorique (plus de 1300 citations), R. May y oppose l'intuition empirique des grands écologues parmi lesquels H. T. Odum (1924-2002) et R. H. MacArthur (1930-1972)²⁵ et un formalisme adéquat pour penser la relation entre stabilité et diversité au sein des systèmes biologiques. Il parvient ainsi à une conclusion inverse à celle des travaux théoriques de l'époque [1]. Cependant, R. May ne remet pas en cause les observations disponibles et, à la fin de son article, il s'appuie sur des simulations pour donner deux raisons possibles à une telle contradiction : (i) les espèces fortement connectées interagissent faiblement et (ii) une répartition des interactions doit être modulaire au sein du réseau.

À la suite de la publication de R. May (et de son livre qui prolonge la réflexion [26]), l'idée que les interactions ne sont pas aléatoirement distribuées au sein des réseaux écologiques devient fondamentale. L'étude du problème se résume alors souvent à l'étude des propriétés des matrices communautés \mathbf{B} (le cœur de l'écologie des réseaux et en premier lieu les réseaux trophiques [27]) dans un système dynamique écrit de manière générale ainsi :

$$\frac{dx}{dt} = \text{diag}(x)(\mathbf{A} - \mathbf{B}x) \quad (6)$$

Dans cette formulation (présente dans l'article étudié [6]), la matrice diagonale \mathbf{A} contient les taux de croissance par individu en l'absence d'interaction et la matrice \mathbf{B} quantifie les conséquences des interactions sur ces taux [28]. P. Yodzis montre alors que les valeurs estimées à partir des ob-

23. Ces résultats sont donnés pour une connectance C (rapport entre le nombre de liens possibles et le nombre de liens réalisés), les éléments de la diagonale de \mathbf{B} sont fixés à -1 (ce qui donne une échelle aux paramètres du système), une proportion C des coefficients en dehors de la diagonale sont les réalisations de variables aléatoires de moyenne 0 et de variance α .

24. Le résultat fondamental stipule que la densité de probabilité asymptotique associée aux valeurs propres d'une matrice aléatoire quand sa taille tend vers l'infini est la loi du cercle de V. Girko et pour les matrices aléatoires symétriques, la loi du demi-cercle de E. P. Wigner (1902-1995).

25. R. H. MacArthur aborde le problème avec un formalisme très différent, quasiment thermodynamique, qui l'amène à montrer une corrélation positive [1].

servations sur 40 réseaux observés²⁶ de la matrice **B** donnent des résultats de stabilité supérieurs à ceux obtenus avec des matrices aléatoires. Cela conforte les idées énoncées dans l'article de R. May [2]. De plus, dans ce même article, P. Yodzis souligne que des interactions intraspécifiques fortes stabilisent le système, ce que nous retrouvons dans le critère de stabilité d'un tel système [6]. Par la suite, des études ont montré le caractère stabilisant des interactions faibles [30, 31]. La théorie attachée à ces dernières (en anglais *weak-interaction effect* [14]) pointe le rôle majeur des interactions indirectes d'un réseaux [32] dans la régulation des flux énergétiques liés aux interactions fortes (de type proie-prédateur) déstabilisantes [31, 33]. Nous parvenons alors à une tentative prometteuse de coupler l'architecture d'un réseau et les relations allométriques pour dénouer le débat [34].

Enfin, avec les changements globaux, la question théorique a des conséquences pratiques capitales. Les écosystèmes subissent actuellement de fortes perturbations (e. g. changements climatiques [35], fragmentation et perte de l'habitat [36], prélèvement intensif d'espèces [37]) conduisant à des bouleversements d'abondance et de composition d'espèce difficile à prédire [38]. La disparition ou l'introduction (voir la réintroduction) d'une seule espèce peut avoir de grandes conséquences [39] sur l'ensemble de l'écosystème. Si nous étions en mesure de bien comprendre la relation entre la structure des réseaux et leur stabilité, nous serions capables de comprendre si les perturbations actuelles des écosystèmes changent peu leur fonctionnement ou au contraire, les affectent drastiquement [40]. Je pense qu'en dépit de la diversité et la richesse des travaux actuels, une synthèse sur la notion de stabilité est nécessaire ainsi qu'une exploration de ses autres facettes (voir 3.2). Il me semble que l'article de R. P. Rohr *et al.* [6] est un support approprié pour aborder ces questions.

26. À l'époque il s'agit de "[...] *the most thorough existing community food web collection*" selon P. Yodzis [29].

2 À propos de la stabilité structurelle des systèmes mutualistes

Dans cette partie, je m'appuie sur le cadre général développé précédemment pour proposer une analyse de l'article de Rohr *et al.* [6]. Je commence par préciser certains résultats théoriques fondamentaux des cinq dernières années concernant la relation stabilité-diversité, puis je développe l'argumentaire de l'article pour en expliciter l'intérêt. L'article de R. P. Rohr *et al.* est dense, je m'efforce donc de rendre l'argumentaire qui y est développé accessible au lecteur non spécialiste. Je termine par exposer clairement mon avis sur l'article suivi de quelques commentaires mineurs.

2.1 Résultats fondamentaux récents

En 2012, S. Allesina et S. Tang généralisent le critère de stabilité explicité par R. May en 1972 [41]. Les auteurs s'appuient sur les travaux de T. Tao et collègues [42] pour affirmer qu'étant une matrice des communautés B , les interactions trophiques sont stabilisantes, alors que la compétition et le mutualisme diminuent la stabilité. Encore une fois, l'argument mathématique repose sur la probabilité que l'ensemble des valeurs propres de la matrice B sont négatives. Un an plus tard, T. Säterberg et collègues questionnent la répartition des extinctions dans les réseaux trophiques [43]. Pour ce faire, les auteurs utilisent le concept d'extinction fonctionnelle dans l'exploration d'un modèle de Lotka-Volterra généralisé doublé de relations allométriques, pour montrer que les premières espèces à s'éteindre ne sont pas nécessairement celles qui connaissent les taux de mortalité les plus importants (après perturbations). En cette année 2014, S. Tang et collègues démontrent qu'en préservant (i) la distribution des forces d'interaction et (ii) la structure des corrélations entre ces dernières au sein d'un réseau écologique, la stabilité des systèmes est accrue. Les auteurs précisent dans cette étude que la corrélation négative qui existe entre l'effet d'un prédateur sur ses proies et celui des proies sur leur prédateur dépend de la taille corporelle [44]. Ils précisent ainsi le rôle de la distribution des forces d'interaction dans la stabilité des systèmes écologiques. Les deux derniers articles cités sont aussi les témoins de l'influence de la théorie métabolique de l'écologie [45], dans l'étude et la justification de la stabilité des écosystèmes.

En 2009, Bastolla et collègues montrent que l'emboîtement²⁷ (que je note N) des réseaux mu-

27. *nestedness* en anglais

tualistes permet de diminuer la compétition interspécifique et promeut ainsi la diversité au sein de ces systèmes. L'année suivante, E. Thébault et C. Fontaine utilisent une analyse des pistes causales²⁸ pour mettre en évidence de fortes différences dans la structure des réseaux mutualistes et trophiques [46]. Ils remarquent alors que la modularité déstabilise les réseaux mutualistes, alors que dans le cas trophique, c'est l'emboîtement qui a un effet négatif. Encore une année et S. Saavedra et collègues montrent qu'au sein des réseaux de pollinisation, les espèces ne contribuent pas de manière homogène à l'architecture du réseau et qu'en retour, elles ne sont pas exposées également aux risques d'extinction [47]. Alors que l'emboîtement semble être une piste forte pour expliquer la diversité des systèmes mutualistes, A. James et collègues en 2012, utilisent 59 réseaux empiriques pour démontrer que le nombre de partenaires mutualistes se révèle plus pertinent que la mesure d'emboîtement [48]²⁹. Ces articles, en plus de l'importance des résultats présentés, témoignent de l'engouement assez récent des écologues pour l'étude théorique de la stabilité des réseaux non trophiques [50], qui sont également le sujet de l'article de Rohr *et al.*.

Toujours en 2014, S. Tang et S. Allesina reprennent le concept de réactivité appliqué aux écosystèmes pour dériver, à la manière de leur article de 2012 [5], leur critère de réactivité des écosystèmes [51]. La réactivité quantifie le taux d'amplification instantané d'une perturbation autour d'un point d'équilibre. En d'autres termes, un point d'équilibre sera réactif, si lorsqu'on s'en éloigne un peu (à la suite, par exemple, d'une perturbation), on s'en éloigne durablement avant, éventuellement, d'y revenir. Une bonne illustration est donnée par la figure 3 (p. 658) de l'article pionnier de M. G. Neubert et H. Caswell [52]. Un point d'équilibre instable est nécessairement réactif alors qu'un point d'équilibre stable peut l'être ou non. Au point de vue mathématique, il s'agit de regarder la plus grande valeur propre de la matrice symétrique $H = \frac{A^t + A}{2}$ (A est toujours la matrice d'interaction et A^t sa transposée). Si elle est positive, le système est réactif, autrement il ne l'est pas. Pour l'écologue, la réactivité permet de comprendre les conséquences de perturbations stochastiques : si le système est réactif, de petites perturbations peuvent engendrer de grands changements et terme d'abondance, ce qui a une conséquence directe sur les risques d'extinction.

L'article de R. P. Rohr *et al.* [6] présente des similarités avec celui de S. Tang et S. Allesina [5] : les auteurs utilisent un outil mathématique peu répandu en écologie pour aborder une facette

28. *path analysis* en anglais

29. Cet article sera suivi par des échanges entre les auteurs de [48] et S. Saavedra et D. Stouffer [49]

de la stabilité reliant la structure du réseau et la persistance de la communauté considérée. Ces travaux développent ainsi un outil pour interroger le comportement face aux perturbations de ses propres paramètres. En partant de la différence entre la stabilité et la faisabilité des points d'équilibres des écosystèmes (toutes les composantes de θ n'ont pas le même rôle), R. P. Rohr *et al.* montrent comment ce changement de perspectives dans le questionnement sur la stabilité, est une clef pour étudier les propriétés des systèmes mutualistes. C'est ainsi qu'en ne cherchant plus un point d'équilibre particulier mais en s'intéressant à la quantification du domaine des paramètres permettant de préservant la stabilité, les auteurs montrent que les systèmes mutualistes maximisent la taille de ce domaine.

2.2 De l'analyse classique de stabilité à la stabilité structurelle en écologie théorique

2.2.1 Analyse de stabilité en écologie théorique

L'approche classique en écologie de l'étude de la stabilité des écosystèmes consiste en 4 étapes : 1- décrire le système au moyen d'un système d'équation différentielle puis 2- en chercher les points d'équilibre dont 3- on examine la stabilité locale (ce qui implique, dans les cas non linéaires, des développements limités et donc l'emploi de jacobien) et enfin 4- en réaliser une exploration numérique dédiée parfois à la calibration du modèle. Je reprends maintenant le système à deux espèces décrit à l'équation (3). Pour en faire une analyse classique, je recherche donc les points d'équilibre (x_1^*, x_2^*) pour lesquels j'évalue la jacobienne suivante :

$$J_{(x_1^*, x_2^*)} = \begin{pmatrix} \frac{\partial x_1}{\partial x_1} & \frac{\partial x_2}{\partial x_1} \\ \frac{\partial x_1}{\partial x_2} & \frac{\partial x_2}{\partial x_2} \end{pmatrix}_{(x_1^*, x_2^*)} = \begin{pmatrix} \alpha_1 - 2\beta_{1,1}x_1^* - \beta_{1,2}x_2^* & -\beta_{1,2}x_1^* \\ -\beta_{2,1}x_2^* & \alpha_2 - \beta_{2,1}x_1^* - 2\beta_{2,2}x_2^* \end{pmatrix} \quad (7)$$

Suite à cette analyse, il est possible de conclure que le point d'équilibre étudié est localement stable, si toutes les valeurs propres de la jacobienne sont négatives³⁰. Nous réalisons en fait une linéarisation du système linéaire que nous sommes en mesure de traiter analytiquement³¹. L'article

30. Dans le cas de valeurs propres négatives, il est question de la partie réelle dans le cas des valeurs propres imaginaires.

31. A ce sujet, il est intéressant de souligner que le résultat nous permettant de conclure énonce que le système

de R. P. Rohr *et al.* [6] commence par exposer les faiblesses d’une telle approche et les dérives qui en découlent. Les auteurs proposent ainsi une clarification entre la stabilité et la faisabilité d’un point d’équilibre.

2.2.2 Démêler la stabilité d’un point d’équilibre de sa faisabilité

L’étude du système (3) révèle l’existence d’une condition de stabilité : le point d’équilibre non trivial (c’est-à-dire pour lequel les populations à l’équilibre sont non nulles) est localement stable si le produit des interactions intraspécifiques est supérieur à celui des interactions interspécifiques, soit : $\beta_{11}\beta_{22} > \beta_{12}\beta_{21}$. Les auteurs soulignent alors que ce résultat ne permet pas de conclure quant à la faisabilité de ce point d’équilibre. Il est en effet possible d’obtenir un point d’équilibre stable présentant des populations négatives, ce qui n’a pas de sens biologique. Cette idée est illustrée par les graphiques A à C de la figure 1 [6]. Les auteurs montrent alors comment ce problème de sens peut être distingué de celui de la stabilité pour le système (3) et dans la suite, pour un système plus général (voir (10)).

J’aimerais ajouter ici une réflexion naïve mais utile, pour saisir l’enjeu de la distinction entre stabilité et faisabilité. Considérons que les composantes du point d’équilibre soient indépendantes et qu’elles aient autant de chance d’être positives ou négatives. Dans une telle situation, la probabilité que l’équilibre soit faisable tend vers 0 quand le nombre d’espèce tend vers $+\infty$. Le problème de la stabilité souligné par R. May [26] est alors doublé d’un défi similaire sur le sens biologique du point d’équilibre. Les contraintes sur le vecteur de paramètres θ se multiplient, la calibration devient alors un problème paradoxalement distinct de la construction du modèle. Si nous sommes en mesure de séparer les problèmes, de bien comprendre quelle sont les rôles des composantes de θ , nous avons l’espoir de mener une calibration plus efficace et dans le meilleur des cas, plus rationnelle.

La condition de faisabilité système (3) est tout simplement donnée en cherchant les conditions telles que $x_1^* > 0$ et $x_2^* > 0$. Dans le cas du système dynamique à deux espèces (3), cela se traduit

linéarisé et le système non linéaire sont topologiquement conjugués, il contient donc la notion de stabilité structurelle (voir le théorème de Hartman-Grobman [Wik14d])

par une condition sur les composantes de θ :

$$\frac{\beta_{21}\alpha_1}{\beta_{11}} \leq \alpha_2 \leq \frac{\beta_{22}\alpha_1}{\alpha_{12}} \quad (8)$$

Cette condition³² est représentée par le domaine blanc du graphique D de la figure 1 de l'article de R. P. Rohr. Les problèmes qui nous concernent sont alors séparables dans le système (3) : si les coefficients β_{ij} engendrent un point d'équilibre stable, sa faisabilité peut alors être traitée comme une contrainte relative aux composantes α de θ . Comme il est montré dans l'article étudié, le choix des taux de croissance intrinsèques est tout indiqué pour le système (3) :

$$\frac{dx_1}{dt} = 0 \Leftrightarrow x_1 = 0 \text{ ou } \alpha_1 = \beta_{11}x_1^* + \beta_{12}x_2^* \quad (9)$$

En construisant le vecteur de croissance avec un point d'équilibre tel que $x_1^* > 0$ et $x_2^* > 0$ nous sommes assurés de sa stabilité. L'analyse ordonnée des éléments de θ permet donc de séparer le problème en deux étapes. Mais dès l'instant où il est montré que le choix adéquat des α permet toujours de conclure que les espèces coexistent, la question devient caduque et laisse place à une interrogation plus pertinente : quelle est la taille du domaine des α ³³ permettant de conserver la stabilité du point d'équilibre ?

2.2.3 La stabilité structurelle en écologie des réseaux

Un problème important face à des modèles avec un grand nombre d'espèces est l'absence de résultats analytiques complets dès que le champ de vecteurs est de grande dimension et non linéaire. Cela conduit souvent les écologues à avoir recours à l'outil informatique pour générer des simulations numériques. Seulement, comme le soulignent R. P. Rohr *et al.* sur la figure 3 [6], la calibration d'un modèle mène à des résultats très différents (en terme de coexistence d'espèces) lorsqu'elle est employée pour un système même très similaire. En conséquence, les conclusions peuvent être très contrastées pour deux systèmes proches, ce qui est un obstacle majeur pour des prédictions efficaces dans un monde en changement rapide. Ce constat pose également la question fondamentale suivante : par quels changements et en quelle quantité, les systèmes écologiques peuvent être affectés avant de changer de comportement qualitatif ? Cela amène alors, à

32. J'ai simplement dérivé l'inégalité (8) en partant du résultats donnant l'expression analytique de l'équilibre non trivial réécrit à la première page de l'article de R. P. Rohr *et al.* [6].

33. La question n'est pas posée pour l'ensemble des paramètre θ , voir 2.4.2

l’instar de la réflexion générale sur les systèmes dynamiques de S. Smale [Ley14], à se pencher sur la stabilité structurelle du système considéré.

Après que les auteurs aient rappelé la définition de la stabilité structurelle d’un système dynamique, ils proposent de la reformuler pour l’adapter à leur cas d’études³⁴. Il s’agit de quantifier la taille d’un domaine de certains paramètres du système pour lequel un comportement qualitatif, en l’occurrence la stabilité globale, est conservée. Ce basculement vers une mesure quantitative d’un comportement binaire (structurellement stable ou pas) permet aux auteurs de comparer différentes architecture d’un même système mais interroge sur la validité du terme (voir 2.4.2).

L’illustration de la notion retravaillée de stabilité structurelle proposée par les auteurs est bien illustrée par la figure 3 de l’article. Pour cette figure, le système (3) a été légèrement modifié : $\beta_{11} = \beta_{22} = 1$ et $\beta_{12} = \beta_{21} = \rho$. La figure 3 illustre alors que la distribution des coefficients β modifie la taille du domaine. Les auteurs ont alors réussi à troquer la recherche d’un point d’équilibre particulier éventuellement stable pour une quantification d’une partie de \mathbb{R}_+ dans lequel les R_n . La quantification repose sur deux concepts : le vecteur structurel et la déviation. L’idée appliquée (3) est simple et représentée à la figure 4-A de l’article [6]. Considérons le vecteur définissant le centre du domaine : la déviance est alors l’angle entre ce vecteur et les bords du domaine. Dans l’article, les auteurs développent une méthode pour un système mutualiste présentant un nombre arbitraire d’espèces.

2.3 La stabilité structurelle et la structure des réseaux mutualistes

J’ai repris ci-dessus le cheminement logique qui a conduit les auteurs à utiliser la stabilité structurelle. Le dernier point marquant du travail de R. P. Rohr *et al.* est d’avoir réussi à relier stabilité structurelle et structure des réseaux mutualistes.

34. [...], we recast the mathematical definition of structural stability to that in which a system is more structurally stable, the greater the area of parameter values leading to both a dynamically stable and feasible equilibrium. (voir p.2 section “Structural stability” [6]).

2.3.1 La méthode développée

La première étape est la recherche d'un modèle pertinent pour les réseaux mutualistes. Les auteurs utilisent alors le système de U. Bastolla et collègues (voir les méthodes, équation (7) de [53] et l'équation (2) des méthodes de [54] pour l'expression de γ_{ij}).

$$\begin{cases} \frac{dP_i}{dt} = P_i \left(\alpha_i^{(P)} - \sum_j \beta_{ij}^{(P)} P_j + \frac{\sum_j \gamma_{ij}^{(P)} A_j}{1 + h \sum_j \gamma_{ij}^{(P)} A_j} \right) \\ \frac{dA_i}{dt} = A_i \left(\alpha_i^{(A)} - \sum_j \beta_{ij}^{(A)} A_j + \frac{\sum_j \gamma_{ij}^{(A)} P_j}{1 + h \sum_j \gamma_{ij}^{(A)} P_j} \right) \end{cases} \quad (10)$$

Avec $\gamma_{ij} = \frac{\gamma_0 y_{ij}}{k_i^\delta}$, où $^{(A)}$ = Animal et $^{(P)}$ = Plante. De plus, $\beta_{i,j} = \rho$ pour $i \neq j$ et $\beta_{i,i} = 1$. Dans cette description, les coefficients α_i demeurent les taux de croissances intrinsèques, les coefficients β_{ij} mesurent la compétition. Ce modèle introduit également des coefficients de mutualismes γ_{ij} dont l'effet bénéfique est saturant. Cette saturation est donnée par le paramètre h , les γ_{ij} sont décrits par :

- l'enregistrement des interactions y_{ij} (1 si il y a interaction entre i et j , 0 sinon),
- une force d'interaction commune γ_0 à tous les liens mutualistes
- et le coefficient δ est compromis mutualiste, une valeur élevée augmente le bénéfice mutualiste des spécialistes [54]

Je rappelle que les réseaux mutualistes de type plantes-pollinisateurs sont bipartites : les plantes interagissent positivement avec les pollinisateurs et sont en compétition entre elles (la situation est symétrique pour les pollinisateurs). Par conséquent, la matrice \mathbf{B} peut-être traitée par bloc, ce que font R. P. Rohr *et al.* pour développer leur méthode.

Utiliser le système précédent pour en décrire la stabilité structurelle est un défi autrement plus technique que celui surmonté pour (3). L'enjeu de la première étape est de trouver la relation entre la stabilité locale et la stabilité globale car ensuite, les auteurs cherchent les conditions sous lesquelles cette stabilité globale est préservée. Pour surmonter cette obstacle, les auteurs utilisent une approximation linéaire de leur système et des résultats existant sur les classes de matrices et leur stabilité [12]. Ils parviennent finalement à conjecturer que tant que le paramètre γ_0 est inférieur à γ_0^r , la stabilité locale au sens classique (voir 2.2.1), garantit la stabilité globale. Les auteurs peuvent alors passer à la quantification du domaine de faisabilité.

La mesure de stabilité structurelle est un problème technique traité dans la section S5 du ma-

tériel supplémentaire de [6]. Le premier défi est de localiser le vecteur structurel. Le résultat de cette investigation une méthode pour dériver un vecteur à droite et un vecteur à gauche pour les plantes et les pollinisateurs, soit quatre vecteurs. En perturbant ces vecteurs et en enregistrant la déviation de ces derniers, puis en recalculant l'équilibre pour vérifier si une espèce s'est éteinte ou non, les auteurs sont en mesure de connaître l'ordre de grandeur des perturbations menant à une extinction. Ils obtiennent ainsi une mesure de stabilité structurelle. La méthode est complétée par des analyses statistiques. La première témoigne que plus l'angle entre le vecteur perturbé et le vecteur structurel est élevé, plus la probabilité de coexistence de toutes les espèces est faible (figure 4-B de [6]). La seconde relie la mesure de déviance (donc ici, la mesure de stabilité structurelle) à la structure du réseau : c'est-à-dire les paramètres δ , $\bar{\gamma}$ (la moyenne des interactions mutualistes) et la mesure d'emboîtement N (voir 2.1).

2.3.2 Analyse des réseaux mutualistes empiriques

Avec leur approche, R. P. Rohr *et al.* présentent à la figure 5 leurs résultats pour l'un des réseaux empiriques étudiés. Une exploration de la robustesse des résultats pour différentes valeurs de ρ et h dans le matériel supplémentaire (voir section 8) est également disponible. Le message essentiel de cette exploration est que l'architecture influence la stabilité structurelle. De leur exploration ressort un ensemble de règles communes aux réseaux étudiés : un emboîtement N maximal, des valeurs faibles pour le compromis mutualiste δ et une forte moyenne des interactions mutualistes $\bar{\gamma}$ (voir section *Results* à la page 6 de l'article).

Après leurs efforts pour expliquer comment étudier la stabilité structurelle des réseaux mutualistes, les auteurs appliquent leur méthode sur 23 réseaux mutualistes. Pour cela, ils dérivent δ et N , pour les réseaux et ne pouvant calculer aisément $\bar{\gamma}$, ils utilisent différentes valeurs ce dernier. Ils montrent alors que leur mesure de stabilité structurelle des réseaux empiriques a toujours une valeur supérieur à celle de la moitié de la valeur maximale espérée pour le réseau considéré, ce qui est l'objet de la figure 6. Les auteurs finissent en discutant des pistes pour étudier une telle propriété dans des réseaux de différentes natures et en donnant quelques pistes que je reprend au début de la troisième section.

2.4 Mon regard sur l'article

2.4.1 Une réflexion pertinente sur la modélisation en écologie théorique

J'ai grandement apprécié ma lecture de l'article de R. P. Rohr *et al.* et je pense que l'argumentaire qui y est développé permet de mener une réflexion très générale sur la modélisation en écologie. La revue *Science* étant l'une des plus prestigieuses tous domaines confondus, il est cohérent d'y trouver un article d'une telle qualité. Les articles des grandes revues scientifiques sont souvent assez techniques dans les détails et l'article de R. P. Rohr *et al.* [6] ne déroge pas à cette règle. J'ai cependant certaines réserves sur l'application donnée dans la dernière partie de l'article, que j'explicite dans le dernier paragraphe de cette partie.

J'ai souvent croisé le chemin d'écologues non modélisateurs³⁵ peu enclins à toucher aux mathématiques et qui ont souvent le goût de me rappeler que, par essence, un modèle est faux. Je profite de cette remarque pour rappeler qu'en modélisation mathématique, ce sont les hypothèses du modèle qui sont critiquables. Le traitement mathématique, s'il est correct, est la conséquence d'axiomes auxquels nous nous référons par l'acte de modélisation et donc des hypothèses du modèle. Cette étape est cruciale pour ne pas tomber dans les travers décriés par R. May. Ses propos repris dans la partie 1.2.1 [24] sont à garder en permanence à l'esprit. Nous devons toujours avoir du recul par rapport à nos pratiques de modélisation et aussi un regard critique sur la pertinence des outils mathématiques employés face à une question donnée. Ainsi, au fur et à mesure des développements en écologie, les outils se diversifient, les tentatives d'application révèlent ou non leur pertinence. Certains ne sont pas employés alors qu'ils pourraient se révéler très pertinents. Le problème souligné en 1972 par R. May [2] a demandé des développements qui utilisent diverses branches de la mathématique. N'oublions pas que, malgré nos progrès, de nouveaux concepts peuvent fortement changer nos perspectives. C'est pour moi le message essentiel de l'article de R. P. Rohr et collègues et ce qui motive l'utilisation de la stabilité structurelle.

L'article demeure sous certains aspects très technique, bien que didactique. J'ai le sentiment qu'à la lecture de certaines équations du supplément (*e.g.* l'équation (S5) de la section S5), la rela-

35. Ils le sont en réalité, autant dans leur démarche expérimentale que dans leur utilisation de la statistique pour satisfaire les critères de la publication scientifique actuelle.

tive difficulté prive peut-être certains empiristes de s'intéresser à l'article³⁶. Cela dit, l'abondance des équations et la nécessité croissante de les comprendre peut avoir sur le long terme des conséquences sur la formation des écologues (à l'instar de celle des physiciens). J'ai grandement aimé me pencher sur le concept de stabilité structurelle et le traitement des systèmes dynamiques en mathématiques. Je suis convaincu que l'approche qualitative des systèmes dynamiques donnera lieu à des développements en écologie qui iront au-delà de l'article de R. P. Rohr *et al.*. Comme en témoigne leur article, il est important d'avoir des chercheurs en écologie ayant une formation en mathématiques pour comprendre et appliquer des outils inusités, mais pourtant bel et bien pertinents. Les systèmes dynamiques biologiques sont de vrais challenges pour la mathématiques. Leur propriété d'interaction, leur ancrage dans le temps et l'espace, les processus évolutifs, nécessiteront le développement de concepts subversifs, à l'instar de ceux développés par R. Thom en morphogenèse.

2.4.2 Stabilité structurelle ?

Il est important de relever qu'il y a une grande différence entre le concept mathématique de stabilité structurelle et ce qui est utilisé dans l'article de R. P. Rohr et collègues. Cela ne nuit pas, à mon sens, à l'intérêt de l'étude mais peut 1- en limiter la portée et 2- ouvrir la porte aux critiques.

Montrer qu'un système est structurellement stable (voir la figure 2) permet, en effet, de se rattacher à des résultats relatifs à une classe de systèmes dynamiques. Dans l'étude de R. P. Rohr et collègues, pour appliquer cette notion aux systèmes mutualistes complexes, les auteurs substituent une quantité à la recherche d'une réponse binaire relative à la nature du système dynamique. De plus dans leur étude, il existe un traitement différentiel des paramètres. Seul les taux de croissances intrinsèques sont utilisés pour mesurer la stabilité structurelle et les auteurs observent les valeurs obtenues pour différents paramètres dits d'architecture. Cette approche suscite deux remarques³⁷. La première : qu'obtient-on dans un traitement différent des paramètres ? La seconde remarque tient du fait que les auteurs comparent des valeurs de stabilité structurelle d'un même système et qu'en dépit de l'approche quantitative développée, il n'est pas possible de comparer

36. Bien que dans le magazine scientifique *Science*, le message soit livré par un autre auteur (en l'occurrence S. Pawar) sans détails techniques, pour en préciser la portée [55].

37. Ces remarques m'ont été suggérées lors de ma soutenance par B. Haegeman.

deux systèmes différents.

Bien qu'une approche quantitative soit, sous bien des égards, précieuse, je relève que cela a considérablement éloigné les auteurs du concept mathématique employé. Certains lecteurs avertis pourront alors se demander si ce n'est de la stabilité structurelle, qu'est-ce? Je pense que la mesure de stabilité structurelle utilisée est bien liée à la robustesse. Cependant, il m'apparaît important d'évaluer ce qu'elle apporte par rapport aux autres mesures disponibles comme la résilience ou la réactivité [52]. Il ne s'agit pas du tout d'une remarque sceptique mais plutôt d'un souhait : que les écologues moins au fait des travaux théoriques puissent être capables de choisir de manière éclairée la méthode la plus appropriée au regard de leur question.

2.4.3 Importance de l'emboîtement des réseaux dans les résultats ?

Je termine en indiquant que je n'ai pas totalement été convaincu par les conclusions portant sur les 23 réseaux empiriques. Bien que j'adhère à la méthode développée, à l'examen des figures de la partie S7 du matériel supplémentaire je me suis demandé si l'emploi des trois variables d'architecture des réseaux (δ , $\bar{\gamma}$ et N) était justifié. Plus précisément, je me suis dit que l'emboîtement N seul suffisait pour expliquer les résultats indépendamment des autres variables étudiées.

Premièrement, comme le rappellent les auteurs, les valeurs possibles d'emboîtement sont relatives au réseau. Deuxièmement, la valeur de la stabilité structurelle elle-même est, par définition, relative au système étudié. Enfin, on constate que l'emboîtement est toujours supérieur à la moitié du range estimé. Ainsi, si l'on est assuré que pour avoir un effet supérieur à un effet maximal donné, il suffit d'avoir un emboîtement supérieur à la moitié de l'intervalle considéré (ce dont j'ai l'impression), la conclusion serait que l'emboîtement maximisé dans les réseaux mutualistes, favorisent la stabilité structurelle. Cela nuance légèrement le message principal de l'article et pourrait être un peu plus compliqué si toutes les valeurs de N étudiées pour réseau ne sont pas équiprobables. Une preuve de ce que j'avance pourrait être donnée par le calcul systématique de l'effet sur la stabilité structurelle (indépendamment de δ et $\bar{\gamma}$) pour la valeur de N à la moitié de l'ensemble des valeurs étudiées.

2.4.4 Commentaires mineurs

Il est difficile d'intégrer logiquement des remarques ponctuelles. C'est pour cette raison que j'ai décidé de rassembler ici mes commentaires mineurs. Je suis simplement la chronologie de l'article et numérote mes remarques.

1. Il me semble que sur la figure 1, les points A, B et C ne correspondent pas exactement entre les différents graphiques. Même si cette remarque est fausse, je pense que dans le cas de l'équilibre stable, les auteurs auraient pu conserver l'ensemble des valeurs proposées en haut de la troisième colonne de la page 1, les droites bleues et rouges couperaient alors respectivement l'axe des abscisses et celui des ordonnées en 2.
2. Sur la figure 2, j'aurais souhaité que les dynamiques pour les plantes et les animaux soient distinguées, pour confirmer que dans le cas où les équilibres sont regroupés en deux ensembles, il s'agit bien des plantes et des pollinisateurs.
3. À la page 4, j'ai eu un doute sur la signification de k_i : s'agit-il du nombre d'interactions mutualistes, ce que je pense, ou alors de l'ensemble des interactions incluant donc la compétition ? Je n'ai pas trouvé la réponse dans [54].
4. À la figure 5, dans la troisième ligne nous pouvons lire : "*colored by partial fitted residuals*", il devrait être écrit "*colored by partial fitted values*".
5. Dans le dernier paragraphe des discussions, page 8, je ne suis pas sûr que les concepts développés par R. Thom aient eu de grands échos en biologie du développement. Je pense que cela pose un certain nombre de difficultés conceptuelles aux biologistes de l'évolution, notamment que certaines formes soient "privilégiées" du fait de leur stabilité structurelle plus importante.
6. Dans le matériel supplémentaire, page 9, dans l'expression du coefficient $\tilde{\alpha}_i^{(A)}$, si j'ai raison, le \tilde{A} devrait être un A^* .
7. En haut de la page 13 du matériel supplémentaire, il est écrit "(see Figure ??)", il me semble que la référence aurait dû être la figure 2 du texte principal.

3 Stabilité en écologie et réseaux en construction

3.1 Quelques idées sur les perspectives de l'article étudié

Étant donné l'influence de la revue *Science*, il est très probable que l'article de Rohr *et al.* sera abondamment lu et cité. Bien que l'article soit très récent et que son impact véritable ne sera connu que dans les prochains mois, nous pouvons essayer d'anticiper sur les travaux qui s'en inspireront. Ainsi, le perfectionnement des méthodes développées pour l'ensemble des réseaux en écologie pourrait à elle seule être le sujet de nombreux articles. Les pistes données par les auteurs au sujet des espèces en compétition et des systèmes trophiques (le cas le plus difficile) pourraient nous indiquer si des résultats généraux existent sur l'optimisation de la stabilité structurelle. Tous les domaines qui font intervenir les réseaux sont susceptibles de bénéficier de l'approche de R. P. Rohr *et al.*. Les mêmes auteurs et L. J. Gilarranz ont d'ailleurs publié, en août 2014, un article traitant de la stabilité structurelle des systèmes socio-économiques dans la revue *Interface* [56].

Un axe important qui donnera certainement des développements intéressants est d'étudier la stabilité structurelle sous un angle spatial. Les réseaux varient dans l'espace [57], les jeux de données considérés sont souvent des "metaweb", c'est-à-dire l'ensemble des interactions observées pour une zone d'étude donnée. Intégrer l'aspect spatial en écologie des communautés est une clef pour certains auteurs [58] et il est possible que d'intégrer cette composante affecte les résultats sur la stabilité structurelle. De même, il me semble judicieux d'analyser le rôle que place occupent les relations allométriques dans l'architecture du réseau et donc dans la stabilité structurelle.

Pour ma part, je désire explorer, dans les deux prochains paragraphes, deux pistes pour prolonger le travail de R. P. Rohr *et al.*. Ma première idée poursuit le travail que j'ai commencé à la section 1.1.3, pour essayer de clarifier les définitions et enjeux de la stabilité en écologie tentant d'y inclure le travail de R. P. Rohr *et al.*, notamment autour du problème de l'extinction des espèces. Cela peut être interprété comme le début d'un article de perspective soulignant ce que pourrait apporter de nouveaux outils mathématiques dans la prédiction d'extinction des espèces. J'essaye alors de montrer que la question du démantèlement des communautés (pour un exemple voir [59]) aurait besoin d'un tel apport. Je prends ensuite le raisonnement inverse en partant des processus évolutifs et l'outil de stabilité structurelle pour étudier de manière théorique si l'on peut faire émerger l'architecture observée des systèmes plantes-pollinisateur.

3.2 Stabilité en écologie et extinction

Pour cette partie, une partie de la proposition est contenue dans ma tentative de rapprochement entre la théorie qualitative des systèmes dynamiques et les systèmes en écologie exposée dans la première partie de l'exposé. N'étant pas mathématicien moi-même, j'imagine qu'une collaboration avec un mathématicien pourrait être très fructueuse. La réflexion menée ci-dessous se fonde sur le système (6).

3.2.1 Quel est le nombre de points d'équilibre stables ?

L'étude du système (6) est souvent une recherche de coexistence de l'ensemble des espèces et R. P. Rohr *et al.* montrent qu'il faut dépasser cette question [6]. Au regard de la figure 4-B, étant donné que la proportion des espèces varie avec la déviance entre 0.6 et 1, nous pouvons dire qu'il y a un certain nombre de points d'équilibre pour lesquels des espèces coexistent, mais pas toutes. Ce simple fait, basé sur la figure 4-B, révèle que le système (6) (et donc, la version linéaire du modèle (10)) peut posséder des états d'équilibre pour un nombre d'espèce inférieur³⁸. La question que je pose est alors la suivante : quel est le nombre de points d'équilibre stables que renferme le système (6) et qui n'incluent pas nécessairement toutes les espèces ? Plus encore, comment est-il possible de passer de l'un à l'autre ?

Cette question, comme il a été rappelé dans la partie 1.1.3, connaît divers développements en écologie. Il est notamment question des états stables alternatifs et des conséquences des “*press perturbations*” [16]. Dans le cas des “*press perturbations*”, il est question de changer les variables dynamiques, c'est-à-dire l'abondance des espèces. Par exemple, à la figure 3-A, je perturbe aléatoirement, à chaque pas de temps, le système classique de Lotka-Volterra. Il est alors constaté que cela induit le changement d'orbites, la question est alors quel est le nouveau risque d'extinction provoqué par ce changement ? En termes géométriques, ce changement nous rapproche-t-il de l'axe des abscisses ou de celui des ordonnées ? Si je fais le même type de perturbations pour le système utilisant des effets d'Allee [60] autour du point (0.2, 0.2) de la figure 3-B), il est clair que ce changement peut nous mener dans 4 directions possibles. Car un léger changement autour de

38. Cela peut être abordé d'autres manières, mais je souhaitais indiquer que je me suis inspiré de la figure de l'article de R. P. Rohr *et al.*

(0.2, 0.2) peut nous faire changer de bassin d'attraction.

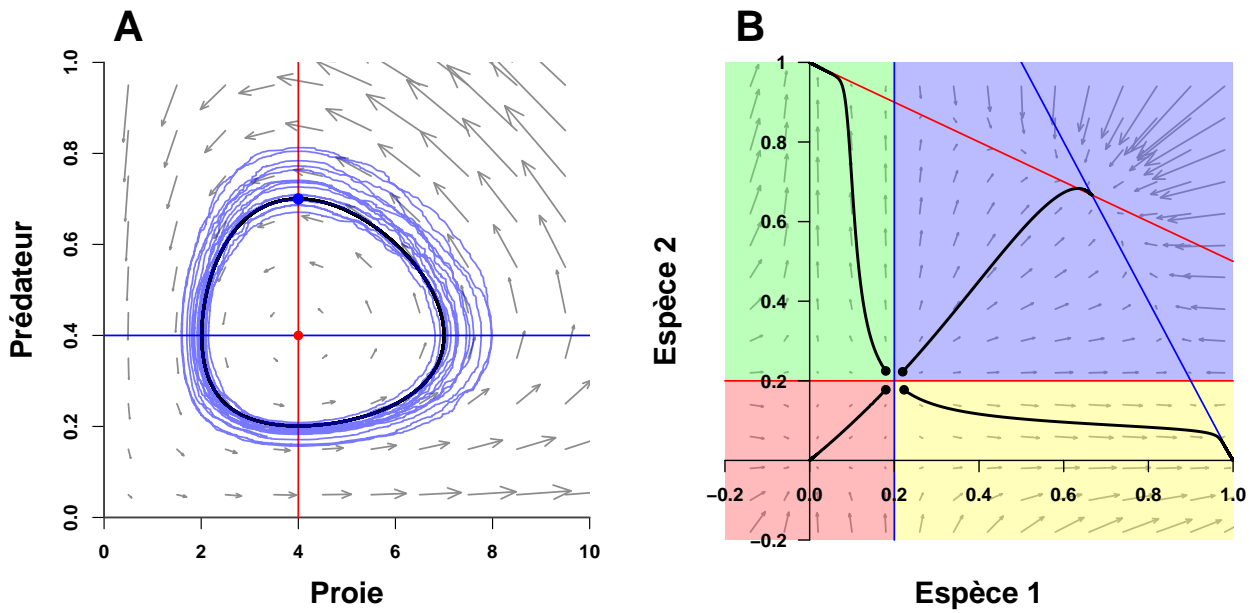


FIGURE 3 – **Stabilité, attracteurs, bassins d'attraction et perturbation des variables dynamiques.** En A je représente à nouveau l'équation classique de Lotka Volterra (2) et en B le système d'équation (6) auquel j'ai ajouté un effet d'Allee [60] en multipliant par $(x_1 - 0.2)$ la première et par $(x_2 - 0.2)$ la seconde. Une nouvelle fois, le champ de vecteurs est matérialisé par l'ensemble des flèches grises donnant direction et vitesse d'évolution du système, associées à leur point de départ. Les droites bleues et rouges correspondent respectivement aux solutions non triviales des équations $\frac{dx_1}{dt} = 0$ et $\frac{dx_2}{dt} = 0$. Pour A, je trace en noir une trajectoire calculée entre $t=0$ et $t=100$ dont l'origine est matérialisée par le point bleu. Pour ces mêmes conditions initiales, je recalcule une trajectoire affichée en bleu, pour laquelle j'ajoute à chaque pas de temps une petite perturbation. Ces perturbations ont pour conséquence un changement d'orbite, cela dit le point d'équilibre reste le même, et dans ce cas, on change constamment d'orbite, le point rouge correspond à leur centre. Pour ce qui est du graphique B, j'ajoute quatre rectangle de couleur correspondant aux quatre bassins d'attractions de autre attracteur point. De plus, en calculant quatre trajectoires dont les origines sont proches du point d'équilibre instable (0.2,0.2) mais menant au quatre attracteur, j'indique au lecteur montre que de très petites perturbations autour de ce point d'équilibre peuvent conduire à états stables très différents.

Dans le dernier exemple, nous pouvons quantifier la proximité de l'état du système au temps t et connaissant l'ampleur vraisemblable des perturbations ϵ et mieux, leur direction, nous pouvons estimer la probabilité de changer de bassin d'attraction. Dans ce cas précis, cela nous donnera la probabilité d'extinction des espèces étudiées. Le travail de R. P. Rohr *et al.* nous permet de reposer la question, mais sous l'angle de la stabilité structurelle. La question alors la suivante : étant donné

un changement du vecteur de paramètre θ , dans le bassin d'attraction de quel point d'équilibre serrons-nous? C'est en fait cette question qui a été posée par [43] avec des résultats surprenant, la perturbation de θ_i (en l'occurrence le taux de mortalité de l'espèce i) *a priori* négative pour l'espèce i mène à un point d'équilibre stable où ce sont en fait d'autres espèces qui s'éteignent les premières.

3.2.2 Améliorer l'analyse des risques d'extinction

La question de la section précédente amène à espérer une analyse beaucoup plus fine des risques d'extinction. En se basant sur le travail de R. P. Rohr *et al.*, nous pouvons envisager des perturbation non plus aléatoires mais ciblées du vecteur structurel. Nous pouvons alors, au regard des perturbations existantes, quantifier la probabilité d'extinction d'une espèce. Ce sera l'espèce dont la perturbation est minimale (et vraisemblable). Il ne s'agit plus la même quantification que celle décrite pour les perturbations des variables dynamiques. Nous pouvons espérer obtenir des résultats encore plus généraux que ceux de [43]. De plus, l'analyse est facilement envisageable pour les sous-systèmes. Si nous envisageons la première extinction, l'analyse est reproductible sur le système initial auquel il faut retirer l'espèce éteinte. Nous pouvons ainsi espérer une analyse robuste et prédictive des extinctions en cascade [61] basée sur (i) la robustesse du système (au sens de la stabilité structurelle) et (ii) une analyse des perturbations existantes.

Je pense qu'il est possible d'appliquer la méthode de R. P. Rohr *et al.* sur les sous-systèmes de (6). Cela implique simplement d'enlever systématiquement une espèce et de recalculer la stabilité structurelle. Nous pourrions ainsi arriver à l'idée de contributeur à la stabilité structurelle des réseaux et mettre en relation avec leur probabilité de s'éteindre. Je fais un parallèle avec l'étude [47] et je me demande si les résultats seront les mêmes. J'ai aussi le sentiment qu'il est envisageable de regarder quel espace des paramètres est favorable pour l'établissement d'une nouvelle espèce, cela pourrait être essentiel pour alimenter le débat stabilité-diversité. Cela pourrait également avoir des conséquences dans le traitement des invasions d'espèces. Il est, à mon avis, important d'envisager l'enjeu des espèces invasives sous un angle nouveau car il est probable qu'elles ne peuvent pas totalement bouleverser un écosystème pour s'y implanter [62]. Ces espèces ont, d'une certaine manière, besoin d'un réseau assez robuste pour pouvoir se maintenir.

3.3 Stabilité structurelle des réseaux mutualistes en formation

3.3.1 Contexte

En écologie comme en biologie, il est important de raisonner en incluant les processus évolutifs. Le célèbre aphorisme de T. Dobzansky (1900-1975) nous le rappelle brillamment : “*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*”. Au constat de la puissance de la théorie néosynthétique de l’évolution³⁹, il est aisé de comprendre que les travaux en écologie tentent de plus en plus de se rapprocher de ceux en évolution [63]. Bien que cette idée soit à la racine même de l’écologie par le biais de l’idée de sélection naturelle, dans les faits, les résultats en écologie ne sont pas toujours directement reliés à l’évolution. L’une des meilleures études illustrant ce constat est, je pense, la mise en évidence par T. Yoshida d’une dynamique de population (rotifères/algue vertes) affectée par les processus évolutifs [64]. L’interprétation de leurs résultats est simple, mais le formalisme mathématique adéquat pour formaliser une telle dynamique n’est pas encore complètement développé, à mon avis. Je pense que l’unification de l’écologie et de l’évolution sur des points très concrets tels que celui de la dynamique des populations est une grande promesse [65, 66].

L’écologie des réseaux ne déroge pas à ce besoin d’unification. Le travail sur l’émergence des réseaux trophiques de N. Loeuille et M. Loreau en témoigne [67]. L’évolution est un cadre tout à fait approprié pour expliquer la structure des réseaux. R. P. Rohr et J. Bascompte ont récemment proposé une méthode pour capturer un signal phylogénétique dans les réseaux antagonistes et mutualistes [68]. Les auteurs montrent alors que le signal phylogénétique est plus fort dans les réseaux antagonistes que dans les systèmes mutualistes. Cependant, le signal capté pour les réseaux plantes-pollinisateurs est plus fort que celui constaté au sein des ensembles plantes-frugivores. Si un signal phylogénétique existe, il indique que la structure n’est pas aléatoire et qu’elle est marquée par l’histoire évolutive des espèces. Je pense que c’est une piste qui peut être exploitée en utilisant les résultats de [6].

En partant du travail sur la stabilité structurelle, je propose de prendre l’article de Rohr *et al.* à l’envers. Dans cette étude, il y est argumenté que l’évolution est l’une des pistes pour expliquer que l’architecture des réseaux mutualistes optimise la stabilité structurelle. La stabilité structurelle fa-

39. T. Dobzansky en fut un acteur majeur.

vorisant la résistance aux changements (ceux de θ), elle peut être un atout clef pour conserver une structure donnée. Elle peut alors être un très bon critère de sélection de réseau dans un modèle de type extinction/spéciation. Je propose alors de montrer (i) qu'en modélisant un assemblage aléatoire sous la contrainte impliquant la mesure de stabilité structurelle de [6], cela permet d'obtenir des réseaux bipartites très emboîtés avec des valeurs importantes pour $\bar{\gamma}$. Dans un dernier temps (ii), nous pourrions regarder si le signal phylogénétique final est cohérent avec les résultats de [68].

3.3.2 Méthodes

Pour y arriver, je considérerais le système (10) et travaillerais avec un nombre arbitraire de plantes constant (15 pour rester dans l'ordre de grandeur des réseaux empiriques de [6]). Pour chacune des plantes, j'utiliserais un trait T_1 mesurant la performance dans l'environnement considéré (un axe de niche, comme celui utilisé dans [69]). Cela me permettrait de dériver la probabilité $\mathbb{P}(X_{ij} = 1)$ de compétition entre deux plantes : plus elle se ressemblent, plus cette probabilité est élevée, $\mathbb{P}(X_{ij} = 1) = f(|T_{1,i} - T_{1,j}|)$. J'utiliserais ensuite deux traits supplémentaires T_2 et T_3 pour calculer la probabilité d'interactions mutualistes entre deux espèces. Cette idée repose sur celle du "*matching centrality model*" [70]. Le trait de *matching* T_2 serait, par exemple, la forme des pièces florales et l'appareil buccal de l'insecte considéré. Les traits T_2 et T_3 permettraient donc de déterminer les coefficients $y_{i,j}$. Le trait T_3 refléterait le caractère généraliste des espèces considérées. Le trait T_2 pourrait aussi être utilisé comme T_1 pour calculer les coefficients de compétition entre les insectes.

En suivant les résultats, de [6], j'utiliserais $\delta = 0.5$ et $h = 0.1$. De plus, les coefficients de compétition seraient donnés par $\beta_{i,i} = 1$ et $\beta_{i,j} = \rho$ lorsque l'interaction est réalisée. Il est très vraisemblable que ρ et γ_0 seraient à faire varier. L'idée serait alors d'introduire un premier pollinisateur et, à chaque pas de temps, une nouvelle espèce serait introduite avec des traits légèrement perturbés. La règle de sélection serait construite ainsi : 1- la génération d'un nombre important de pollinisateurs potentiels dont les traits serait aléatoires avec une moyenne donnée par les traits d'une des espèces ancestrales et pour une variance donnée et 2- je conserverais le pollinisateur qui garantit la plus grande stabilité structurelle. Une fois que 20 espèces seraient établies, je mettrais fin aux simulations pour étudier l'architecture des réseaux obtenus et le signal phylogénétique et ainsi répondre à nos objectifs (i) et (ii).

Références

- [1] MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36 :533 il considère dans les premières lignes un systèmes en régime permanant. [1](#), [13](#)
- [2] May RM (1972) Will a large complex system be stable? *Nature* 238 :413–414. [1](#), [12](#), [13](#), [14](#), [23](#)
- [3] Lyapunov AM (1992) The general problem of the stability of motion. *International Journal of Control* 55 :531–534. [1](#), [8](#)
- [4] Tao T, Vu V, Krishnapur M (2010) Random matrices : Universality of esds and the circular law. *The Annals of Probability* 38 :2023–2065. [1](#)
- [5] Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483 :205–208. [2](#), [16](#)
- [6] Rohr RP, Saavedra S, Bascompte J (2014) On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345 :1253497–1253497. [2](#), [3](#), [6](#), [12](#), [13](#), [14](#), [15](#), [16](#), [18](#), [19](#), [20](#), [22](#), [23](#), [28](#), [31](#), [32](#)
- [7] Stoll A (1998) Tangente à une courbe : résoudre des problèmes par le mouvement. *Repères - IREM* 30 :95–109. [3](#)
- [8] Lorenz EN (1963) Deterministic nonperiodic flow. *Journal of the Atmospheric Sciences* 20 :130–141. [4](#)
- [9] Li Ty, Yorke JA (1975) Period three implies chaos. *The American Mathematical Monthly* 82 :985. [4](#)
- [10] Costantino RF (1997) Chaotic dynamics in an insect population. *Science* 275 :389–391. [4](#)
- [11] Volterra V (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118 :558–560. [6](#)
- [12] Logofet DO (2005) Stronger-than-lyapunov notions of matrix stability, or how “flowers” help solve problems in mathematical ecology. *Linear Algebra and its Applications* 398 :75–100. [7](#), [21](#)
- [13] Auger P, Lett C, Poggiale J (2010) *Modélisation mathématique en écologie : Cours et exercices corrigés*, Mathématiques appliquées pour le Master/SMAI (Dunod). [9](#)
- [14] McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405 :228–33. [9](#), [11](#), [14](#)

- [15] Montoya JM, Woodward G, Emmerson MC, Solé RV (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90 :2426–2433. [9](#)
- [16] Ives AR, Carpenter SR (2007) Stability and diversity of ecosystems. *Science (New York, N.Y.)* 317 :58–62. [9](#), [11](#), [28](#)
- [17] Bacaër N (2008) *Histoire de mathématiques et de populations* p 211. [11](#)
- [18] Etchécopar P (2013) Des prédateurs et leurs proies. *Acromath* 8 :12–15. [11](#)
- [19] Elton BYC, Nicholson M (1942) The ten-year cycle in numbers of the lynx in canada. *Journal of Animal Ecology* 11 :215–244. [11](#)
- [20] Gause G (1932) Experimental studies on the struggle for existence i. mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology* 9 :389–402. [11](#)
- [21] Holling CS (1959) The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. [11](#)
- [22] Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical ecology* (Elsevier, Oxford,UK), p 990. [11](#)
- [23] Caswell H, Neubert MG (2005) Reactivity and transient dynamics of discrete-time ecological systems. *Journal of Difference Equations and Applications* 11 :295–310. [11](#)
- [24] May RM (2004) Uses and abuses of mathematics in biology. *Science (New York, N.Y.)* 303 :790–3. [12](#), [23](#)
- [25] Gardner MR, Ashby WR (1970) Connectance of large dynamic (cybernetic) systems : Critical values for stability. *Nature* 228 :784–784. [12](#)
- [26] May RM (1973) Stability and complexity in model ecosystems. *Monographs in population biology* 6 :1–235. [13](#), [18](#)
- [27] Dunne J (2006) *The network structure of food webs* (Oxford University Press), pp 27–86. [13](#)
- [28] Pimm SL, Lawton JH (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275 :542–544. [14](#)
- [29] Yodzis P (1981) The stability of real ecosystems. *Nature* 289 :674–676 on a ici un choix avec des matrices random ou sur la diagonal on a 0 sauf pour les producteurs primaire. [14](#)
- [30] McCann K, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395 :794–798. [14](#)

- [31] Berlow EL (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398 :330–334. [14](#)
- [32] Wootton JT (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 :443–466. [14](#)
- [33] Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC (2006) Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442 :265–9. [14](#)
- [34] Schneider FD, Scheu S, Brose U (2012) Body mass constraints on feeding rates determine the consequences of predator loss. *Ecology letters* 15 :436–443. [14](#)
- [35] Thomas CD, et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427 :145–8. [14](#)
- [36] Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM (1995) The future of biodiversity. *Science (New York, N.Y.)* 269 :347–50. [14](#)
- [37] Jackson JB, et al. (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science (New York, N.Y.)* 293 :629–37. [14](#)
- [38] Estes JA, et al. (2011) Trophic downgrading of planet earth. *Science (New York, N.Y.)* 333 :301–6. [14](#)
- [39] Ripple WJ, Beschta RL (2003) Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in yellowstone national park. *Forest Ecology and Management* 184 :299–313. [14](#)
- [40] Kéfi S, et al. (2007) Spatial vegetation patterns and imminent desertification in mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449 :213–7. [14](#)
- [41] Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483 :205–208. [15](#)
- [42] Tao T, Vu V (1991) Random matrices : the circular law. pp 1–46. [15](#)
- [43] Säterberg T, Sellman S, Ebenman B (2013) High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature* 499 :468–70. [15](#), [30](#)
- [44] Tang S, Pawar S, Allesina S (2014) Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks supporting information organization of the supporting information. [15](#)
- [45] Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85 :1771–1789. [15](#)

- [46] Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329 :853–856. [16](#)
- [47] Saavedra S, Stouffer DB, Uzzi B, Bascompte J (2011) Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature* 478 :233–235. [16](#), [30](#)
- [48] James A, Pitchford JW, Plank MJ (2012) Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature* 487 :227–30. [16](#)
- [49] Saavedra S, Stouffer DB (2013) Disentangling nestedness" disentangled. *Nature* 500 :E1–2. [16](#)
- [50] Kéfi S, et al. (2012) More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters* 15 :291–300. [16](#)
- [51] Tang S, Allesina S (2014) Reactivity and stability of large ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2 :1–8. [16](#)
- [52] Neubert MG, Caswell H (1997) Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology* 78 :653–665. [16](#), [25](#)
- [53] Bastolla U, et al. (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458 :1018–1020. [21](#)
- [54] Saavedra S, Rohr RP, Dakos V, Bascompte J (2013) Estimating the tolerance of species to the effects of global environmental change. *Nature communications* 4 :2350. [21](#), [26](#)
- [55] Pawar S (2014) Ecology. why are plant-pollinator networks nested? *Science (New York, N.Y.)* 345 :383. [24](#)
- [56] Saavedra S, Rohr RP, Gilarranz LJ, Bascompte J (2014) How structurally stable are global socioeconomic systems? *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society* 11 :20140693. [27](#)
- [57] Poisot T, et al. (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology letters* 15 :1353–61. [27](#)
- [58] Massol F, et al. (2011) Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology letters* 14 :313–323. [27](#)
- [59] Lomolino MV, Perault DR (2000) Assembly and disassembly of mammal communities in a fragmented temperate rain forest. *Ecology* 81 :1517–1532. [27](#)

- [60] Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* 14 :405–410. [28](#), [29](#)
- [61] Knight TM, McCoy MW, Chase JM, McCoy Ka, Holt RD (2005) Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437 :880–3. [30](#)
- [62] Davis MA, et al. (2011) Don't judge species on their origins. *Nature* 474 :153–4. [30](#)
- [63] Mouquet N, et al. (2012) Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87 :769–85. [31](#)
- [64] Yoshida T, Jones LE, Ellner SP, Fussmann GF, Hairston NG (2003) Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424 :303–6. [31](#)
- [65] Thuiller W, et al. (2013) A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters* 16 :94–105. [31](#)
- [66] Pelletier F, Garant D, Hendry aP (2009) Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 364 :1483–9. [31](#)
- [67] Loeuille N, Loreau M (2005) Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 :5761–6. [31](#)
- [68] Rohr RP, Bascompte J (2014) Components of phylogenetic signal in antagonistic and mutualistic networks. *The American naturalist* 184 :556–64. [31](#), [32](#)
- [69] Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404 :180–183. [32](#)
- [70] Rohr RP, Naisbit RE, Mazza C, Bersier LF (2013) Matching-centrality decomposition and the forecasting of new links in networks. [32](#)

Médiagraphie

- [Cha14] M. Chaperon. Page personnelle de marc chaperon, 2014. (En ligne ; page consultée le 20-novembre-2014). URL : <http://webusers.imj-prg.fr/~marc.chaperon/>.
- [Ghy14] E. Ghys. Page personnelle d'Étienne ghys, 2014. (En ligne ; page consultée le 20-novembre-2014). URL : <http://perso.ens-lyon.fr/ghys/index.html>.

- [jdC14] Le journal du CNRS. Artur avila, médaille fields 2014, 2014. (En ligne; Page consultée le 12-novembre-2014). URL : <https://lejournald.cnrs.fr/articles/artur-avila-medaille-fields-2014>.
- [Ley14] Ghys E. Alvarez A. Leys, J. Chaos, une aventure mathématique, 2014. (En ligne; page et support audio-visuel consultés le 10-novembre-2014). URL : <http://www.chaos-math.org/fr>.
- [Wik14a] Wikipédia. Histoire des équations — wikipédia, l'encyclopédie libre, 2014. (En ligne; page consultée le 14-novembre-2014). URL : http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Histoire_des_%C3%A9quations&oldid=108412746.
- [Wik14b] Wikipédia. Stabilité de lyapunov — wikipédia, l'encyclopédie libre, 2014. (En ligne; page consultée le 25-novembre-2014). URL : http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Stabilit%C3%A9_de_Lyapunov&oldid=109337040.
- [Wik14c] Wikipédia. Théorème de cauchy-lipschitz — wikipédia, l'encyclopédie libre, 2014. (En ligne; page consultée le 12-novembre-2014). URL : http://fr.wikipedia.org/wiki/Th%C3%A9or%C3%A8me_de_Cauchy-Lipschitz.
- [Wik14d] Wikipédia. Théorème de hartman-grobman — wikipédia, l'encyclopédie libre, 2014. (En ligne; Page disponible le 16-décembre-2014). URL : http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Th%C3%A9or%C3%A8me_de_Hartman-Grobman&oldid=102262572.
- [Wik14e] Wikipédia. Théorème de poincaré-bendixson — wikipédia, l'encyclopédie libre, 2014. (En ligne; Page disponible le 4-décembre-2014). URL : http://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Th%C3%A9or%C3%A8me_de_Poincar%C3%A9-Bendixson&oldid=102262582.