



Influence des interactions et des contraintes environnementales sur la distribution des espèces : vers une théorie intégrative en biogéographie

Année universitaire : 2011/2012

Kévin Cazelles

- Elève-ingénieur AgroParisTech
- Master : Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement
- Mention : Espace, Ressources, Milieux
- Spécialité : Ecologie Biodiversité Evolution
- Parcours : Ecologie Théorique et Modélisation
- Soutenance le 18 juin 2012



Encadrants et laboratoires d'accueil :

- **Dominique Gravel**, Ecologie des Ecosystèmes continentaux, Université du Québec à Rimouski, Canada
- **Nicolas Mouquet**, Ecologie et Evolution des Communautés, UMR 5554 Institut des Sciences de l'Evolution, Université Montpellier 2
- **David Mouillot**, ECOlogie des SYstèmes Marins et côtiers, UMR 5519, Université Montpellier 2

Remerciements

Le stage marquant la fin du second cycle universitaire est un moment important pour constater ce que l'ensemble de nos études nous a apporté. J'ai pris conscience que ma formation a porté ces fruits, elle m'a permis de ne jamais me sentir démuni tout au long de ce stage. Ainsi, je commencerais par remercier l'ensemble des personnes qui, tout au long de mes études, se sont efforcés de m'apporter leur savoir. Bien que munis d'un certain nombre d'outils et de connaissances, j'ai appris énormément au cours de ce stage. J'ai accumulé des connaissances en écologie mais également sur la recherche de manière générale. Je souhaite remercier l'ensemble des personnes que j'ai croisé durant cette période intense de plus de 4 mois, ils m'ont tous donné un peu, ce qui fait beaucoup. Durant ces semaines au Québec et en France, j'ai été très bien entouré par trois chercheurs dont les qualités dépassent largement le cercle professionnel. Je remercie David Mouillot, Dominique Gravel et Nicolas Mouquet, qui m'ont tous extrêmement apporté par leur expérience, leurs connaissances et l'enthousiasme qu'ils ont à faire de la recherche. Dans les derniers instants de ma rédaction, j'ai eu la chance de trouver une critique constructive de mon travail. Pour toutes ces précieuses remarques, je remercie Nicolas Casajus et Sonia Kéfi. Enfin, je ne peux achever cette brève parenthèse personnelle sans remercier tous ceux qui ne connaissent pas nécessairement mon travail mais sans qui je ne l'aurais jamais fourni. Je remercie donc mon entourage, ma famille et mes amis qui ont toujours su m'apporter le soutien espéré sans même qu'un mot ne soit prononcé.

Table des matières

Introduction	2
1 Modèle et Simulations	4
1.1 Le modèle de MacArthur et Wilson	4
1.2 Relier la biogéographie des îles et les réseaux écologiques	5
1.3 Ajouter des contraintes environnementales	8
1.4 Vers une approche communauté-centrée grâce aux chaînes de Markov	9
1.5 Exploration du modèle	11
1.5.1 La théorie des îles pour des communautés	11
1.5.2 Un modèle aux potentialités multiples : deux applications	13
2 Résultats	14
2.1 Influence des interactions entre espèces sur les relations aire-espèces	14
2.2 Influence des interactions sur les présences d'espèces	16
2.3 Effet des interactions et de l'environnement sur la distribution des espèces : applications	20
3 Discussions	23
3.1 Extension de la théorie de MacArthur et Wilson	23
3.2 Les interactions façonnent les probabilités d'assemblage	24
3.3 Niches fondamentales et niches réalisées	26
Conclusion	26
Bibliographie	26
Annexe	31
Processus aléatoires dans de modèle de MacArthur et Wilson	31
Relier la TBI et les réseaux	32
Relier la TBI et les gradients environnementaux	34

Introduction

Décrire l'organisation spatiale des êtres vivants et comprendre les mécanismes sous-jacents, tels sont les objectifs ambitieux de la biogéographie [1]. Par son essence, cette discipline possède une place particulièrement adaptée pour décrire les conséquences des changements globaux sur la diversité des êtres vivants [2]. Cependant, pour y parvenir, des défis techniques et théoriques majeurs à surmonter ont été mis en évidence par Beck *et al.* 2012 [3]. Alors que les contraintes environnementales sont classiquement utilisées dans les modèles de distribution des organismes [4, 5], l'introduction des interactions entre espèces et la limitation de la dispersion sont des éléments cruciaux pointés par plusieurs auteurs [6, 7, 8]. En dépit d'une volonté émergente d'une biogéographie plus intégrative [9] pour faire face aux enjeux actuels de la biodiversité, le corpus théorique reste encore très succinct [10] [11].

Il est aujourd'hui reconnu que la composition d'une communauté à l'échelle locale est influencée par des facteurs biotiques et abiotiques, mais également par les processus régionaux tels que l'histoire évolutive des espèces et la dispersion des individus [12, 13]. La relation entre diversité locale et régionale a été largement étudiée et documentée [14]. La relation entre l'aire considérée et la richesse en espèces est un des patrons les plus communs en écologie et les mieux documentés [9]. Cette relation a été massivement utilisée en conservation pour estimer la richesse spécifique de divers territoires [15], déterminer ainsi des aires de protection [16, 17] et estimer des taux d'extinction [18]. Bien que des explications théoriques à ce patron ont été proposées très tôt [19], la contribution relative des processus locaux et régionaux n'est pas encore bien comprise [20]. Récemment, la théorie des métacommunautés [13, 21, 22] a proposé des mécanismes de structuration des communautés que la biogéographie doit s'approprier. De plus, des rétroactions entre les deux échelles ont été mises en avant [23], réaffirmant ainsi la nécessité de l'incorporation de ces mécanismes au sein d'une théorie de la biogéographie.

Les interactions intra et inter spécifiques constituent un facteur important rapidement pressenti comme responsable de la distribution spatiale des espèces [24, 25]. Récemment, des efforts ont été réalisés pour mettre en évidence l'importance de tels phénomènes à de larges échelles spatiales [26, 27]. On trouve actuellement dans la littérature une grande motivation pour les intégrer dans les modèles de distribution d'espèces [7, 28]. Etant donné l'impossibilité pour un prédateur de survivre sans proie, les interactions trophiques ont rapidement canalisé l'attention [29, 30], menant aux prémices théoriques d'une biogéographie trophique [31]. Néanmoins, les espèces interagissent sous des formes multiples qui dépassent les seuls liens entre consommateurs et consommés [32]. La compétition [33], le mutualisme [34] s'ajoutent, et des effets indirectes plus complexes apparaissent [35]. La représentation en réseau des inter-

actions est un outil puissant pour synthétiser la complexité des écosystèmes [36, 37]. L'outil mathématique associé à cette représentation est la matrice de communauté. Chacun de ses éléments représente une interaction dont le signe et la valeur reflètent l'action exercée par un acteur du réseau sur un autre (ainsi qu'éventuellement sur lui-même). La matrice de communauté renferme des informations précieuses telles que la connectance (mesure du nombre de liens constatés rapportée au nombre de liens possibles), la topologie des interactions entre espèces [36] et les effets indirects [38, 35]. En prenant appui sur le foisonnement d'études réalisées au cours de la dernière décennie, ainsi que sur des outils empruntés à d'autres disciplines telles la physique et la théorie des graphes, l'approche par réseaux apparaît aujourd'hui comme un très bon prisme pour revisiter les théories classiques en écologie, et de surcroît en biogéographie. À titre d'exemple, les études de co-occurrence ont déjà montré le bénéfice tiré de la connaissance des réseaux [39]. Ainsi, il nous apparaît important que la biogéographie puisse profiter d'un tel concept.

Enfin, une biogéographie intégrative ne saurait être complète sans l'intégration explicite des contraintes environnementales. De grands progrès ont été réalisés dans le but de prédire les impacts des changements globaux sur les modifications des aires de répartition des espèces, les risques d'extinction et des scénarios de biodiversité [40, 41]. Ces études reposent sur la relation qui existe entre les êtres vivants et le milieu abiotique, la recherche des facteurs abiotiques les plus pertinents [42]. Le fondement de ces travaux repose sur la théorie de la niche écologique de Hutchinson [43]. L'évolution façonne les besoins et aptitudes des organismes et à un instant donné, une espèce donnée possède un hyper volume dans l'hyper espace des variables d'environnement (niche fondamentale abiotique que nous opposons à niche réalisée qui prend en considération les facteurs biotiques) où elle peut maintenir une population.

Nous pensons que la discipline de la biogéographie doit intégrer la dynamique spatiale, les interactions et l'environnement abiotique au sein d'une unique théorie afin d'avoir une compréhension cohérente de la distribution de la biodiversité et d'améliorer les prédictions sur sa réponse aux changements globaux. Ce cadre théorique devrait également permettre de mieux cerner la part relative de ces différents processus, et leurs possibles interférences. De telles combinaisons entre processus sont en effet de plus en plus pointées du doigt. Ainsi, de l'expérimentation [45] aux études de terrain [46], la réponse des communautés aux changements environnementaux se révèle plus complexe que la somme des réponses individuelles [10, 47]. Ces éléments renforcent la pertinence de l'assimilation des interactions dans la prédiction du changement d'aire de répartition des espèces face au changement global et donc de la dynamique de la biodiversité aux grandes échelles.

Dans le présent travail, nous construisons un modèle en vue d'une telle théorie unificatrice. En

première approximation, nous utilisons le modèle classique de MacArthur et Wilson présenté dans leur Théorie de la Biogéographie des Îles (abrégée dans la suite TBI) [19, 1]. Les auteurs expliquent la variation de richesse sur les îles à partir d'un équilibre dynamique entre deux forces opposées, soit la colonisation à partir d'un continent et l'extinction locale. La TBI est une métaphore, le cas simple d'un territoire isolé où les flux d'individus sont facilement représentables. Le modèle peut être étendu à de nombreux cas où un territoire isolé est colonisé par les organismes à proximité, par exemple après un incendie ou une fragmentation de l'habitat [48]. Plus généralement, on peut adapter un tel modèle à un territoire quelconque avec l'hypothèse que le pool régional d'espèces est indépendant des conditions locales (aucune rétroaction de la communauté locale sur la métacommunauté). Ainsi, ce modèle a déjà été utilisé avec succès par Gravel *et al.* 2011 pour l'élaboration de leur théorie trophique de la biogéographie des îles.

Notre objectif, dans cette étude, est d'alimenter les fondements théoriques nécessaires au développement d'une théorie générale de la biogéographie des îles qui tient compte de tous les types d'interactions possibles et de l'effet de l'hétérogénéité environnementale. Nous avons d'abord amélioré le modèle TBI afin de tenir compte de l'ensemble des relations possibles entre les êtres vivants. Nous analysons l'effet de la structure des réseaux sur la probabilité de présence et les probabilités d'assemblages pour des communautés structurées par la prédation, la compétition et le mutualisme. Nous utilisons ce modèle afin de proposer une approche communauté-centrée de la distribution. Nous avons ensuite intégré l'effet de la niche fondamentale abiotique de chacune des espèces sur la dynamique insulaire. Pour finir nous illustrons notre modèle autour de deux exemples, l'un théorique, l'autre tiré de la littérature [49]. Le modèle met en évidence, avec les mécanismes simples de la TBI, le rôle fondamental des niches réalisées dans la distribution des espèces.

1 Modèle et Simulations

1.1 Le modèle de MacArthur et Wilson

Le succès de la TBI est principalement lié à sa simplicité et son pouvoir prédictif [1]. Dans cette théorie on considère que la richesse spécifique locale (sur l'île) est le résultat d'un équilibre dynamique entre l'immigration du continent (pool régional d'espèce) et l'extinction locale. La diversité locale est prédite en fonction des caractéristiques physiques de l'île. Ainsi, le taux d'immigration est une fonction décroissante de la distance séparant l'île et le continent et le taux d'extinction est une fonction

décroissante de la taille de l'île. La relation liant l'extinction et l'aire de l'île suppose de manière implicite que la taille de l'île est reliée à la taille de population présente et donc son risque d'extinction par stochasticité démographique ou environnementale. Ainsi, pour une île aux caractéristiques connues (distance au continent et taille), l'extinction et la colonisation (c'est-à-dire l'installation avec succès par immigration sur l'île) déterminent la richesse locale à l'équilibre. La TBI est formalisée mathématiquement au moyen de l'équation différentielle (1) qui décrit la probabilité d'occurrence p_i pour une espèce i quelconque. Le paramètre c_i est le taux de colonisation pour l'espèce i et le paramètre e_i est son taux d'extinction. L'équilibre (2) nous renseigne sur la probabilité de présence de chaque espèce, et lorsque l'on tient compte de l'ensemble des espèces du pool régional P , sur la richesse à l'équilibre S (3).

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i(1 - p) - e_i p \quad (1)$$

$$p_{i,eq} = \frac{c_i}{c_i + e_i} \quad (2)$$

$$S = \sum_{i \in P} p_{i,eq} \quad (3)$$

D'apparence déterministe, cette équation (1) a été bâtie sur des processus stochastiques [1]. Nous pouvons les retrouver en considérant c_i comme le nombre d'évènements de colonisation attendu, en espérance, par unité de temps ; de même e_i représente le nombre d'évènements d'extinction par unité de temps. En considérant un pas de temps s assez petit pour qu'un seul évènement survienne, $e_i s$ et $c_i s$ deviennent respectivement les probabilités d'extinction et de colonisation de l'espèce i pendant la durée s . Nous pouvons alors définir la variable aléatoire de présence X_i , où $X_i = 1$ si l'espèce i est présente sur l'île et $X_i = 0$ si i est absente. Nous pouvons définir cette variable à un instant quelconque $t > 0$, avec $X_{i,t>0}$ définissant alors un processus stochastique markovien (cf. annexe). La règle d'évolution du processus est donnée dans l'équation (4) :

$$P(X_{i,t+s} = 1) = c_i s (1 - P(X_{i,t} = 1)) + (1 - e_i s) P(X_{i,t} = 1) \quad (4)$$

Ainsi l'espèce i sera présente sur l'île au temps $t + s$ si à l'instant t elle était absente et a réussi à coloniser l'île ou si elle était déjà présente et ne s'est pas éteinte.

1.2 Relier la biogéographie des îles et les réseaux écologiques

Comme nous l'avons souligné dans l'introduction, il est aujourd'hui primordial d'intégrer les interactions entre espèces [10]. La présence d'un organisme peut être nécessaire pour un autre, comme dans le cas d'une relation trophique ou dans le cas du mutualisme. Elle peut également profondément affecter sa dynamique si par exemple, les deux espèces sont en compétition pour une ressource donnée. La

théorie trophique de biogéographie des îles [50] a été une fondation pour généraliser l'incorporation des réseaux écologiques dans notre modèle et pour faire le passage d'une approche espèce-centrée vers une approche communauté centrée.

Prenons un pool régional P de n espèces qui s'installent sur l'île selon l'équilibre régi par l'équation (4). L'enjeu est de développer une fonction qui donne la probabilité de présence de ces espèces selon la composition de l'île à l'instant t . Nous souhaitons donc modifier les processus $\mathbf{X}_{i,t>0}$ par toutes les interactions envisageables. Ainsi, comme dans la théorie trophique de biogéographie des îles, un prédateur a besoin de sa proie pour survivre sur l'île. A cette relation trophique, nous ajoutons que la présence de compétiteurs et de mutualistes affecte le processus. Nous avons alors besoin de connaître à tout instant la probabilité de présence de toutes les espèces. La définition d'un nouveau processus couvrant l'ensemble des informations est nécessaire : $\mathbf{Y}_{t>0} = \{\mathbf{X}_{1,t>0}, \mathbf{X}_{2,t>0}, \dots, \mathbf{X}_{n,t>0}\}$. Ce processus décrit à tout instant les probabilités de présence de l'ensemble des espèces ; nous nommerons les différentes valeurs possibles par le terme état, en faisant référence à l'état biotique de l'île. Nous les noterons S_k , par exemple avec trois espèces, $S_1 = \{1, 1, 1\}$ est l'état où les trois espèces sont présentes sur l'île. Etant donné que chaque espèce peut prendre les valeurs 0 ou 1, il y a 2^n différentes valeurs possibles. Pour que les espèces soient en interactions nous devons les relier à travers la notion de réseau.

Nous définissons ici une règle simple pour exploiter la matrice des communautés. Cette matrice \mathbf{A} qui est une représentation mathématique du réseau, renferme l'ensemble des espèces du pool régional. À la manière d'une approche Lotka-Volterra généralisée, chaque élément $\alpha_{i,j}$ de \mathbf{A} caractérise l'influence dynamique qu'exerce l'espèce j sur l'espèce i . Ainsi la valeur 0 indique l'absence de liens entre deux espèces, une forte valeur positive une grande contribution de l'espèce j au maintien de i , et s'il s'agit d'une faible valeur négative, elle indique une légère augmentation du risque d'extinction sur i par la présence de j . De plus, en l'absence de tout lien avec d'autres espèces, nous considérons que chaque espèce présente des capacités propres de dispersion, des besoins qui peuvent être (ou non) comblés par les ressources abiotiques disponibles sur l'île (nutriments, lumière). Ainsi, à chaque espèce nous associons une valeur β_i qui, si elle est positive diminuera le risque d'extinction sur une île déserte et l'augmentera pour des valeurs négatives. Toutes ces valeurs sont regroupées au sein du vecteur colonne \mathbf{B} . De cette manière nous pouvons, par exemple, caractériser des producteurs primaires qui coloniseront l'île déserte et des consommateurs incapables de coloniser un territoire sans proie.

À un instant donné, les espèces présentes sur l'île constituent un échantillon du pool régional d'espèces. Nous considérons que les interactions entre les espèces présentes sont toujours données par la matrice \mathbf{A} , autrement dit \mathbf{A} est inchangée par la structure locale du réseau. Cependant, lorsque les espèces sont

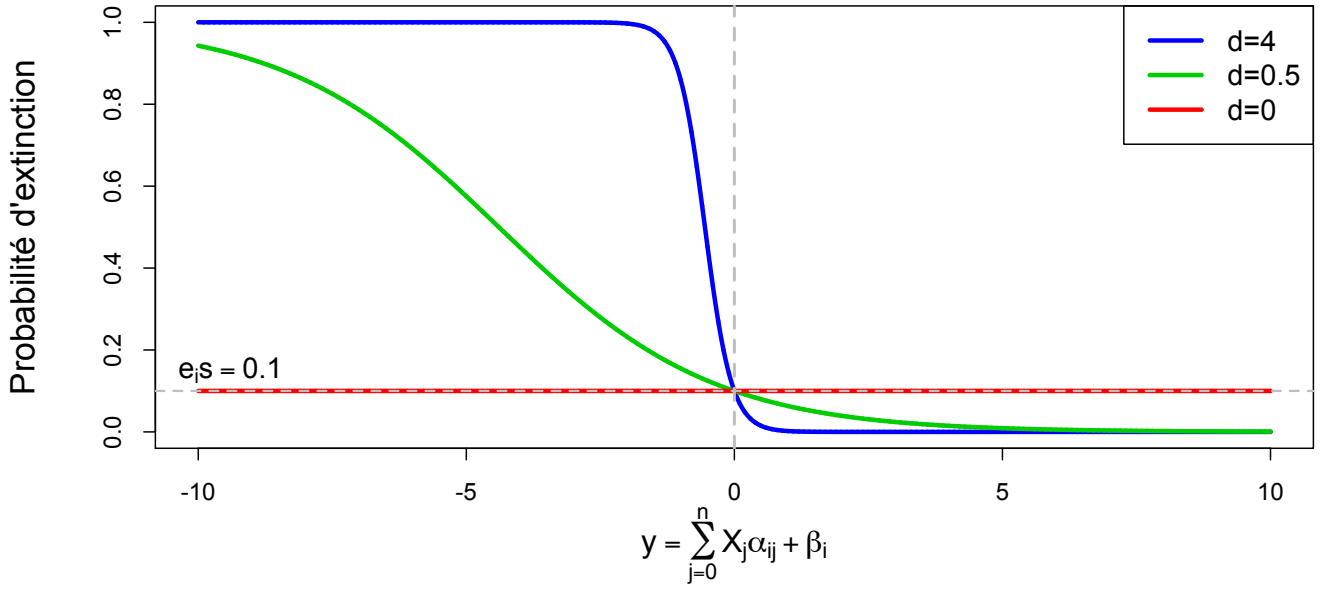


FIGURE 1 – Allure de la fonction f utilisée pour trois valeurs du paramètre de forme d . Cette fonction relie la probabilité d’extinction d’une espèce donnée à la somme des interactions qu’elle subie pour un sous-réseau donné. Lorsque la composition de la communauté sur l’île est favorable, la probabilité d’extinction diminue. À l’inverse cette probabilité augmente lorsque l’espèce subit de fortes interactions négatives (e.g. prédation et compétition). Sans interaction, la probabilité d’extinction est $e_{i,s}$ et liée à l’aire de l’île à la manière de la TBI classique.

absentes, leurs effets sur les autres acteurs du réseau n’existent plus, nous mettons donc les coefficients $\alpha_{i,j}$ à 0. C’est alors la somme y des interactions locales ($\alpha_{i,j}X_j$) ajoutées aux capacités individuelles de survie sans les autres espèces (β_i) qui détermineront la probabilité de présence :

$$y = (\mathbf{A}Y_t + \mathbf{B})_i = (\mathbf{A}S_k + \mathbf{B})_i = \sum_{j=0}^n \alpha_{ij}X_j + \beta_i \quad (5)$$

En première approximation, nous supposons que la somme des interactions affecte seulement le processus d’extinction. Ainsi, par exemple, un consommateur incapable de se maintenir sur l’île en absence de proies ($\beta_i < 0$) le deviendra grâce à la présence de celles-ci ($\alpha_{i,j} > 0$). L’immigration reposant en grande partie sur des capacités individuelles de dispersion, et sur l’action d’un petit nombre d’individus, cette hypothèse est donc raisonnable. Une telle hypothèse permet également de rendre notre modèle plus clair en dissociant les effets des interactions (agissant sur l’extinction) et des contraintes environnementales (agissant sur la colonisation) introduites dans la suite.

Nous définissons alors une fonction f permettant de relier les sommes d’interactions avec la probabilité d’extinction et de varier la contribution des interactions au taux d’extinction. Si la somme est positive, la composition de l’île est favorable avec, par exemple, suffisamment de proies pour un prédateur, ou encore des mutualistes qui atténuent la compétition, la valeur de l’extinction tend alors vers 0. En revanche,

sur une île où la composition est très défavorable pour une espèce donnée, la probabilité d'extinction est fortement accrue. Nous utilisons une fonction dont l'expression est la suivante :

$$f(y, e_i s) = 1 - \frac{1}{1 + \exp(-dy + \ln(\frac{e_i s}{1 - e_i s}))} \quad (6)$$

$$p_{i,eq}(y) = \frac{c_i s}{c_i s + f(y, e_i s)} \quad (7)$$

Cette fonction comprend le paramètre de forme d qui contrôle l'effet des interactions sur le taux d'extinction. Il n'y a pas de différence avec la TBI lorsque $d = 0$. L'importance des interactions augmente avec d (figure 1). Nous pouvons alors calculer la probabilité d'occurrence pour une espèce qui subirait des forces d'interaction constantes y sur l'île (7), autrement dit si toutes les espèces avec qui elle interagit étaient toujours présentes sur l'île. Néanmoins, cela nous donne seulement une indication ; l'équilibre n'est pas aisé à calculer car y n'est pas constant étant donné que la communauté change continuellement de composition, ce qui nous amène, après avoir intégré les gradient environnementaux, à aller vers une approche communauté centrée.

1.3 Ajouter des contraintes environnementales

Après avoir intégré les contraintes liées aux réseaux écologiques à la TBI, nous souhaitons ajouter les contraintes environnementales. Le concept de niche développé par Grinnell (1917), Elton (1928) et Hutchinson [43] a obtenu un grand succès pour comprendre l'organisation des communautés [22]. La connaissance des niches fondamentales permet, en effet, de prédire les distributions d'espèces le long de gradients environnementaux (*e.g.* [5]). À l'instar de la modification de la probabilité d'extinction par une fonction f de la somme des interactions, nous considérons la probabilité de colonisation comme une fonction g d'un gradient environnemental quelconque. Nous pouvons retrouver des effets similaires en diminuant la probabilité d'extinction ou en augmentant la probabilité de colonisation (eq. 1b). Néanmoins, les contraintes environnementales doivent nécessairement affecter l'établissement de populations avant leur extinction, et par conséquent il s'agit d'une première approximation raisonnable. Cette hypothèse est faite surtout dans le but d'améliorer la clarté du modèle, tout en conservant l'effet souhaité c'est-à-dire affecter *in fine* la probabilité de présence en fonction de l'environnement abiotique. Pour chaque espèce, nous proposons une niche théorique dont la forme est donnée par :

$$g(w, c_i s, u, r) = c_i s * \exp(\frac{-(w - u)^2}{r}) \quad (8)$$

$$p_{i,eq}(y) = \frac{g(w, c_i s, u, r)}{g(w, c_i s, u, r) + e_i s} \quad (9)$$

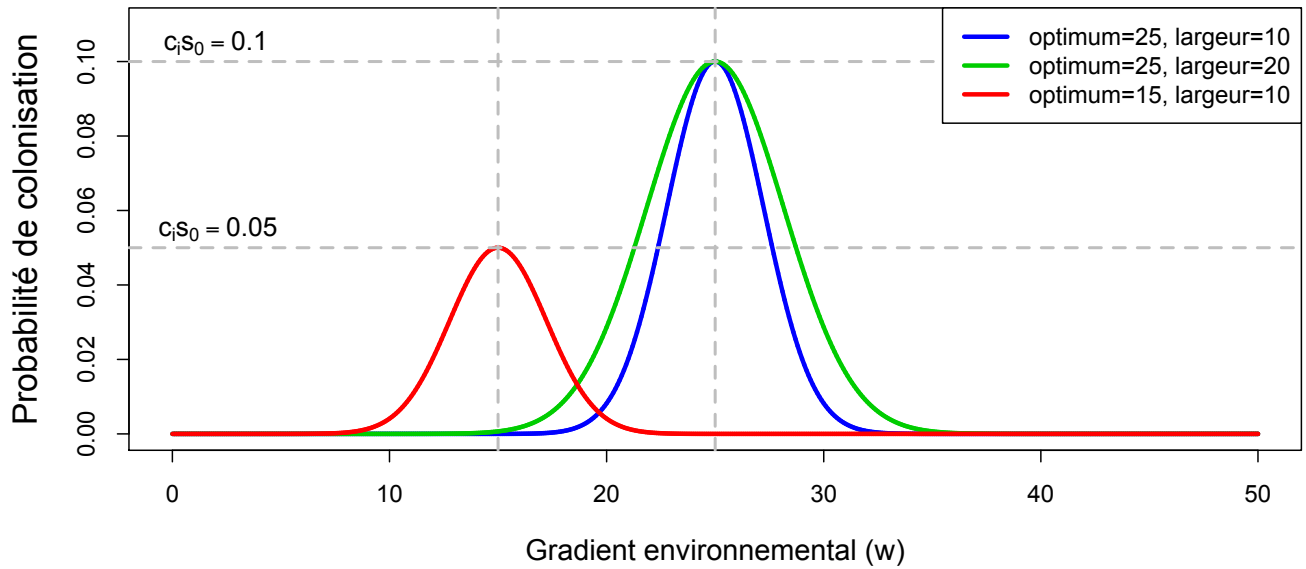


FIGURE 2 – Relation entre la probabilité de colonisation et l’environnement. Il s’agit de la relation décrite par la fonction g pour différents paramètres de niche. Les optimums (u) et les probabilités de colonisation maximales sont soulignées par les lignes pointillées. La probabilité de colonisation maximale peut-être reliée à la distance entre l’île et le continent à la manière de la TBI classique. Le paramètre de largeur de niche (r) permet d’ajuster la largeur des niches. Nous intégrons ainsi la niche fondamentale qui additionnée aux interactions formera la niche réalisée.

La fonction g employée possède la qualité de distinguer un optimum u et un paramètre d’amplitude r . Ce dernier détermine l’étendue de la niche autour de u . La probabilité de colonisation à l’optimum écologique est celle qui est utilisée dans le modèle de MacArthur et Wilson. Nous établissons le nouvel équilibre (9) pour une valeur donnée w du gradient environnemental (qui est donc fixé pour chaque calcul d’équilibre) et à une valeur du risque de colonisation $e_i s$ fixée. Pour illustrer la fonction g , La figure 2 représente différentes niches. Les formes des fonctions g et f employées ici sont simples et permettent une représentation didactique des idées développées. Il est important de relever qu’un grand nombre de fonctions conviendraient (cf. annexe). Dans chacune d’entre elles, on retrouve facilement les paramètres du modèle classique (mis en évidence par les tirets), c’est-à-dire sans les éléments récemment ajoutés.

1.4 Vers une approche communauté-centrée grâce aux chaînes de Markov

Pour tirer profit du travail effectué sur les interactions nous devons changer de perspective en passant de l’espèce à la communauté. Pour y parvenir, nous allons considérer les probabilités d’assemblage d’une communauté au cours du temps, c’est-à-dire que nous allons étudier le processus $\mathbf{Y}_{t>0}$. Travailler en temps continu soulève un certain nombre de problèmes (cf. annexe), dont nous nous affranchissons

TABLE 1 – Construction de la matrice \mathbf{M} . Nous montrons comment les valeurs d’extinction $E_{i,j}$ et de colonisation $C_{i,w}$ sont utilisées pour édifier la matrice de transition de notre chaîne de Markov. Nous nous plaçons dans le cas de deux espèces en interaction au long d’un gradient environnemental w . Nous calculons, en accord à nos hypothèses, la probabilité de passer à un état S_k du processus stochastique $\mathbf{Y}_{t>0}$ à un instant t (Y_t) à un autre état S_l à l’instant $t + s$.

Y_{t+s_0}	$S_1 = (1, 1)$	$S_2 = (1, 0)$	$S_3 = (0, 1)$	$S_4 = (0, 0)$
Y_t				
(1, 1)	$(1 - E_{1,1})(1 - E_{2,1})$	$(1 - E_{1,1})E_{2,1}$	$E_{1,1}(1 - E_{2,1})$	$E_{1,1}E_{2,1}$
(1, 0)	$(1 - E_{1,2})C_{2,w}$	$(1 - E_{1,2})(1 - C_{2,w})$	$E_{1,2}C_{2,w}$	$E_{1,2}(1 - C_{2,w})$
(0, 1)	$C_{1,w}(1 - E_{2,3})$	$C_{1,w}E_{2,3}$	$(1 - C_{1,w})(1 - E_{2,3})$	$(1 - C_{1,w})E_{2,3}$
(0, 0)	$C_{1,w}C_{2,w}$	$C_{1,w}(1 - C_{2,w})$	$(1 - C_{1,w})C_{2,w}$	$(1 - C_{1,w})(1 - C_{2,w})$

en utilisant un temps discret $s = s_0$. Le choix de s_0 n’est pas sans conséquence, ce temps doit être petit pour que la probabilité d’évènement multiple demeure négligeable (cf. annexe). Nous avons alors une chaîne de Markov [51] avec un nombre d’états correspondant à 2^n (n , le nombre d’espèces dans le pool régional). Les chaînes de Markov décrivent les probabilités de rencontrer au cours du temps les différent états d’un système dont la connaissance des probabilités à l’instant t suffit pour obtenir celles à $t + s$. Ceci est possible grâce à la connaissance de la matrice de transition qui quantifie la probabilité de passer d’un état à l’autre durant l’intervalle de temps s_0 . Dans notre cas, nous appellerons cette matrice \mathbf{M} , où les coefficients $m_{k,l}$ sont donnés par :

$$m_{k,l} = P(Y_{t+s_0} = S_l | Y_t = S_k) \quad (10)$$

Ils nous faut maintenant des règles pour construire cette matrice. Nous savons que la probabilité de colonisation d’une espèce c_i est modifiée par l’écart entre l’optimum de sa niche fondamentale et les conditions sur l’île. Nous noterons $C_{i,x}$ une telle probabilité. De même, le risque d’extinction e_i dépend de la somme des interactions donc de l’état S_k du réseau, nous le noterons $E_{i,k}$. Pour une espèce donnée, le risque d’extinction dépend du réseau au temps t . Pendant la durée s_0 les évènements d’extinction et de colonisation surviennent de manière indépendante pour chaque espèce. Ainsi, leur conséquence ne se feront sentir qu’à l’instant $t + s_0$. Cette hypothèse est exacte pour un pas de temps nul et l’approximation reste acceptable dès lors que nous choisissons un s_0 petit, c’est-à-dire des valeurs de c_i et e_i faibles. La table 1 décrit une telle construction.

Notons \mathbf{Q}_t , le vecteur de probabilités associées à chaque état à l’instant t . La multiplication $\mathbf{Q}_0\mathbf{M}$ nous donne alors \mathbf{Q}_{s_0} . La matrice \mathbf{M} est celle d’une chaîne de Markov régulière, c’est-à-dire qu’il existe une valeur de n telle que \mathbf{M}^n n’est pas de zéro (ici \mathbf{M} n’a pas de zéro). De fait, il existe un équilibre \mathbf{Q}_{eq}

tel que $\mathbf{Q}_{eq}\mathbf{M} = \mathbf{Q}_{eq}$ [51]. Cette valeur peut être obtenue par des multiplications matricielles successives, ce qui peut exiger de lourds calculs pour de larges matrices. La solution est cependant simplifiée par le fait que ce vecteur de probabilité correspond également à un vecteur propre de \mathbf{M} . Il s'agit du vecteur propre à gauche associé à la valeur propre 1 et normé \mathbf{V}_1 , égalité donnée à l'équation (11).

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Q}_0 \mathbf{M}^n = \mathbf{Q}_{eq} = \mathbf{V}_1 \quad (11)$$

Le vecteur \mathbf{V}_1 est très informatif, il nous donne à l'équilibre les probabilités associées à l'ensemble des 2^n états possibles de la communauté sur l'île. Imaginons une île initialement vide où très tôt des espèces pionnières la colonisent. Celles-ci sont peu dépendantes des autres pour s'établir ($\beta_i > 0$). De nouvelles espèces qui ne peuvent s'établir seules ($\beta_i < 0$) vont ensuite tirer profit des pionnières et s'installer ($\alpha_{ij} > 0$). Un équilibre dynamique va alors se mettre en place. La moyenne d'occupation des différents assemblages au cours d'une longue période ($\gg s_0$) ou encore la moyenne sur un grand nombre d'îles équivalentes correspondent au vecteur \mathbf{V}_1 . De la connaissance de \mathbf{V}_1 nous pouvons connaître la probabilité de tous les assemblages. La somme des assemblages contenant une espèce ciblée nous donne sa probabilité de présence. De même, de l'ensemble des assemblages nous pouvons obtenir la probabilité d'une communauté ayant un nombre donné d'espèces, ce qui permet de calculer la richesse spécifique espérée sur l'île. Ainsi, les équations (4), (6), (8), et (10) nous permettent de réunir les trois aspects de la biogéographie abordés en introduction (dynamique spatiale, interactions et environnement abiotique) dans un seul modèle stochastique et spatialement implicite utilisant une approche communauté-centrée.

1.5 Exploration du modèle

1.5.1 La théorie des îles pour des communautés

Dans un premier temps, nous examinons les conséquences de l'intégration des communautés sans considérer de gradient environnemental. Pour exposer les prédictions de notre modèle, nous avons pris un pool régional avec un nombre limité à 10 espèces. Nous discutons ce choix dans la dernière section 3. Nous considérons que dans ce réseau, cinq espèces sont des producteurs primaires et cinq autres des consommateurs. Pour faciliter les interprétations, nous imposons que le vecteur \mathbf{B} , utilisé pour contraster la capacité des espèces à ne pas s'éteindre sur une île déserte, soit nul. C'est-à-dire que pour une matrice \mathbf{A} nulle nous sommes exactement dans le cas de la TBI. Nous montrons dans la suite comment utiliser le vecteur \mathbf{B} .

Nous définissons quatre scénarios d'interactions représentatifs des grands types de réseaux étudiés [36], autrement dit quatre formes de la matrice de communauté \mathbf{A} . Dans le premier cas, le modèle 0, les

espèces n'interagissent pas et \mathbf{A} est la matrice nulle. Pour les autres cas, nous avons généré de manière aléatoire des matrices de connectance (nombre de liens existant dans \mathbf{A} rapporté au nombre de liens possibles) égale à 0.20 en espérance dont les valeurs des éléments sont tirés de manière uniforme entre 0 et 1 et dont le signe sera en accord avec l'action exercée par une espèce sur l'autre. Dans un scénario de prédation (+/-), la matrice est construite à partir du modèle de niche décrit par Williams and Martinez [52]. Dans ce modèle, chaque espèce a une valeur de niche aléatoire, ces valeurs sont placées sur un axe. Pour chaque prédateur, on tire alors un optimum écologique entre l'origine de l'axe et sa valeur de niche ainsi qu'une taille d'intervalle. Avec ces deux éléments, on obtient un segment sur l'axe de niche. Ce segment a pour centre l'optimum écologique précédemment tiré et pour longueur la taille d'intervalle ; l'ensemble des espèces sur ce segment sont les proies du prédateur considéré. Une proie i consommée par un prédateur j correspond à un coefficient $\alpha_{i,j}$ entre -1 et 0 et à l'inverse, $\alpha_{i,j}$ sera positif, entre 0 et 1. Deux contraintes supplémentaires ont été introduites : les espèces de plus faibles valeurs de niche sont les producteurs primaires et ces derniers ne peuvent pas être consommateurs. Ensuite, nous générons des réseaux mutualistes et de compétition en séparant les producteurs primaires et les consommateurs. Dans le cas de la compétition, les consommateurs sont en compétition entre eux et les producteurs interagissent seulement entre eux, toutes les interactions sont négatives. A l'inverse dans le cas des réseaux mutualistes, les producteurs primaires interagissent avec les consommateurs seulement, l'ensemble des $\alpha_{i,j}$ sont positifs. La distribution des liens est déterminée à nouveau à partir du modèle de niche. Cette dernière supposition n'est pas peut être pas très pertinente pour des réseaux de compétition ou de mutualisme [53, 34]. Néanmoins cela permet de comparer l'impact de la structure et des signes (0/0, +/-, -/-, +/+) de \mathbf{A} sur les probabilités d'assemblage pour des distributions de liens proches.

Avec ces scénarios, nous nous intéressons aux prédictions des relations aire-espèces. Pour cela, nous fixons la probabilité de colonisation à $c_i s_0 = 10^{-5}$. Nous faisons alors varier la probabilité d'extinction $e_i s_0$ de 0.1 à 10^{-15} . Nous rappelons que ce paramètre correspond au risque d'extinction lorsque la somme des interactions est nulle (voir définition de la fonction f (6)). Cette probabilité est reliée à l'aire de l'île dans la TBI classique [1]. Pour chaque valeur de $e_i s_0$, 200 matrices sont simulées pour chaque scénario et pour chaque valeur de d utilisée.

Lorsque la probabilité d'extinction égale la probabilité de colonisation (situation repérée par des pointillés sur la figure 3), nous examinons les simulations pour connaître l'influence des interactions sur la probabilité de présence et sur la co-occurrence. Pour cette dernière, nous utilisons l'indice $I_{i,j}$ présenté à l'équation (12). Cet indice compare la probabilité de présence de l'espèce i sans l'espèce j observée et celle attendue pour des espèces indépendantes, c'est-à-dire des espèces qui ne sont pas en

TABLE 2 – Ensemble des données utilisées dans les deux applications du modèle. Pour les deux cas, l'ensemble des valeurs des matrices **A** et **B** ainsi que les paramètres u et r sont présentés. Les valeurs des optimums u sont représentées par la réalisation du tirage aléatoire effectué. La seconde ligne correspond au réseau théorique, la troisième reprend l'exemple de Paine [49].

Espèces	B	A	u (°C)	r
1-Producteur primaire	$\begin{pmatrix} 4 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 0 & -2 & -2 & 0 & 0 & 0 & 2 \end{pmatrix}$	24.2	20
2-Producteur primaire	4	$\begin{pmatrix} -3 & 0 & 0 & -2 & 0 & 0 & 2 \end{pmatrix}$	21.4	20
3-Prédateur	-4	$\begin{pmatrix} 8 & 0 & 0 & 0 & -2 & -1 & 0 \end{pmatrix}$	25.7	20
4-Prédateur	-4	$\begin{pmatrix} 0 & 8 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \end{pmatrix}$	28.8	20
5-Prédateur	-4	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 8 & 0 & 0 & -0.5 & 0 \end{pmatrix}$	29.6	20
6-Super prédateur	-4	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 4 & 4 & 2 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	22.8	20
7-Mutualiste	$\begin{pmatrix} -4 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 4 & 4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	27.1	20
1- <i>Katherina</i>	$\begin{pmatrix} 2 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & -4 & 0 & -4 & 0 & 6 \end{pmatrix}$	9.8	6
2- <i>Patella</i>	2	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & -4 & 0 & -4 & 0 & 6 \end{pmatrix}$	9.5	6
3- <i>Mytilus</i>	2	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -0.5 & -2 \end{pmatrix}$	11.7	6
4- <i>Balanus</i>	4	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & -2 & 0 & -4 & -1 & 2 \end{pmatrix}$	8.1	6
5- <i>Mitella</i>	2	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & -2 & 0 & 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}$	9.9	6
6- <i>Thais</i>	-4	$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 2 & 6 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	8.2	6
7- <i>Pisaster</i>	$\begin{pmatrix} -4 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 1 & 1 & 4 & 6 & 2 & 0 & 0 \end{pmatrix}$	9.3	6

interaction directe ou indirecte dans le réseau. L'indice prend une valeur nulle pour des espèces qui ont une distribution indépendante, une valeur positive pour des espèces qui « s'attirent » et négative pour des espèces qui se « repoussent ». Pour l'ensemble de ces résultats deux valeurs du paramètre d sont utilisées ($d = 0.5$ et $d = 4$). Enfin, nous nous intéressons pour ces mêmes valeurs de probabilité d'extinction et de colonisation à la distribution des assemblages à nombre d'espèces donné et l'influence de d dont nous utilisons sept valeurs différentes.

$$I_{i,j} = \log\left(\frac{P(X_i = 1) - P(X_i = 1)P(X_j = 1)}{P(X_i = 1) - P(X_i = 1 \cap X_j = 1)}\right) \quad (12)$$

1.5.2 Un modèle aux potentialités multiples : deux applications

Précédemment, nous n'avons pas mélangé les types d'interactions et nous avons supposé que toutes les espèces étaient à leur optimum écologique. Pour illustrer l'ensemble des nouveautés du modèle, nous illustrons l'utilisation du modèle au moyen de 2 réseaux types. Dans un premier temps nous générons un

réseau de sept espèces qui inclut l'ensemble des types d'interaction précédemment étudiées (-/- ; +/- ; +/-). Ce réseau est schématisé à la figure 7 et l'ensemble des paramètres utilisés sont présentés à la table 2. La température est le gradient environnemental utilisé et les optimums climatiques sont les réalisations d'un échantillonnage uniforme dans l'intervalle de température [20°C, 30°C]. Nous examinons alors les conséquences de l'existence d'interactions sur la biodiversité en comparant le cas où la matrice **A** est nulle avec celui décrit dans la table 2.

Dans un second temps, nous faisons appel à l'exemple classique présenté par Paine [49]. Nous utilisons le réseaux décrit dans la baie de Mukkaw, sur la côte nord pacifique des Etats-Unis. Il s'agit d'un ensemble de sept entités : chitons, patelles, bivalves, balanes, pouce-pieds du Nord-ouest pacifique, escargots marins et étoiles de mer. Les liens trophiques sont tracés à la figure 8. Dans ce réseaux sont présents différents mollusques et arthropodes prédatés par un gastéropode (*Thais*) et une étoile de mer prédateur apical (*Pisaster*). L'ensemble des données sont référencées dans la table 2 ; la température est à nouveau le gradient environnemental considéré et les optimums sont les valeurs obtenues par tirage uniforme dans l'intervalle [8°C, 12°C] (intervalle proche de celui des températures ambiantes du milieu considéré [49]). Toujours dans la table 2, les entités du réseaux sont repérées par le nom de genre de l'une des espèce en présence, les numéros correspondent à la figure 8. Dans l'étude de Paine, il est montré que l'absence de *Pisaster* dans la baie de Mukkaw conduit à une forte baisse de la diversité. Nous montrons que notre modèle permet de retrouver de tels résultats et permet d'aborder des questions relatives aux conséquences des changements globaux sur la biodiversité.

2 Résultats

2.1 Influence des interactions entre espèces sur les relations aire-espèces

Les interactions modifient de manière intuitive les relations aire-espèces (figure 3) relativement au modèle classique de la TBI. Nous retrouvons le résultat de la TBI pour le cas sans interaction, c'est-à-dire avec une matrice **A** nulle. Dans cette situation, lorsque l'île est trop petite, la probabilité de colonisation ($c_i s_0$ fixée à 10^{-5}) ne peut compenser le phénomène d'extinction massive et la richesse spécifique locale est nulle. Avec une aire plus élevée, les ressources augmentent ainsi que les densités de populations, la colonisation est donc favorisée au détriment de l'extinction. Lorsque les risques d'extinction et de colonisation s'équilibrent la probabilité de présence pour chacune des espèces est de 0.5, la richesse spécifique attendue est de 5 (la moitié des espèces potentielles). Enfin, lorsque l'île est très étendue, c'est-

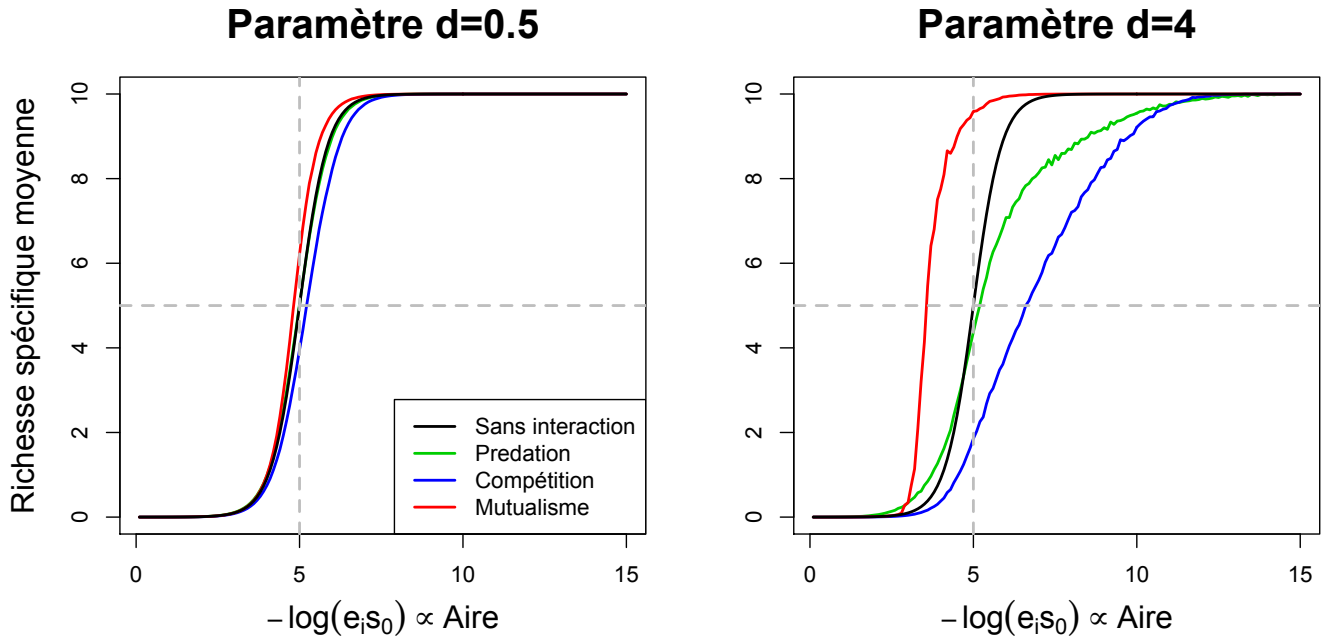


FIGURE 3 – Relation Aire-Espèces. Il s’agit de la correspondance entre l’aire d’un territoire et sa richesse spécifique pour deux valeurs du paramètre d . La probabilité d’extinction est le reflet de cette aire, à mesure que l’aire augmente, $e_i s_0$ diminue, $c_i s_0$ étant fixé à 10^{-5} . La ligne noire représente le cas sans interaction. Les autres lignes renvoient aux moyennes de richesse pour 200 matrices stochastiques de prédation (verte), mutualisme (rouge) et compétition (bleue). Le cas où la probabilité d’extinction égale la probabilité de colonisation est signalée par les lignes en pointillées.

à-dire lorsque la probabilité d’extinction devient très faible, l’ensemble des espèces du pool régional s’établit sur l’île. La diversité locale est alors directement reliée à la taille du pool régional et dans notre cas, avec un faible nombre d’espèces, on arrive rapidement à une limitation de la diversité locale par la diversité régionale. L’ensemble des courbes présente cette allure quelles que soient les interactions.

Le signe, la position et la valeur absolue des éléments de la matrice \mathbf{A} affectent fortement les relations aire-espèces. Le paramètre d affectant la forme de la fonction f , amplifie le rôle des interactions en prédisant des niveaux de richesse différents pour une aire donnée (hors extrêmes) entre les quatre scénarios d’interactions. La prédation (courbe verte de la figure 3), pour des îles de petite taille, augmente la richesse spécifique par rapport à la courbe de référence (sans interaction). Les prédateurs pouvant s’installer grâce à leurs proies, on observe alors une plus grande richesse que celle prévue par la TBI. Néanmoins, dans le cas de la prédation la relation sature avec l’aire moins rapidement que la référence, ce que l’on peut relier à une augmentation du risque d’extinction des proies affectées par des prédateurs plus abondants. Ainsi, à mesure que le réseau se structure et s’enrichit il devient plus fragile du fait de la pression qu’amènent les prédateurs sur les proies, ce qui est indirectement défavorable à ces

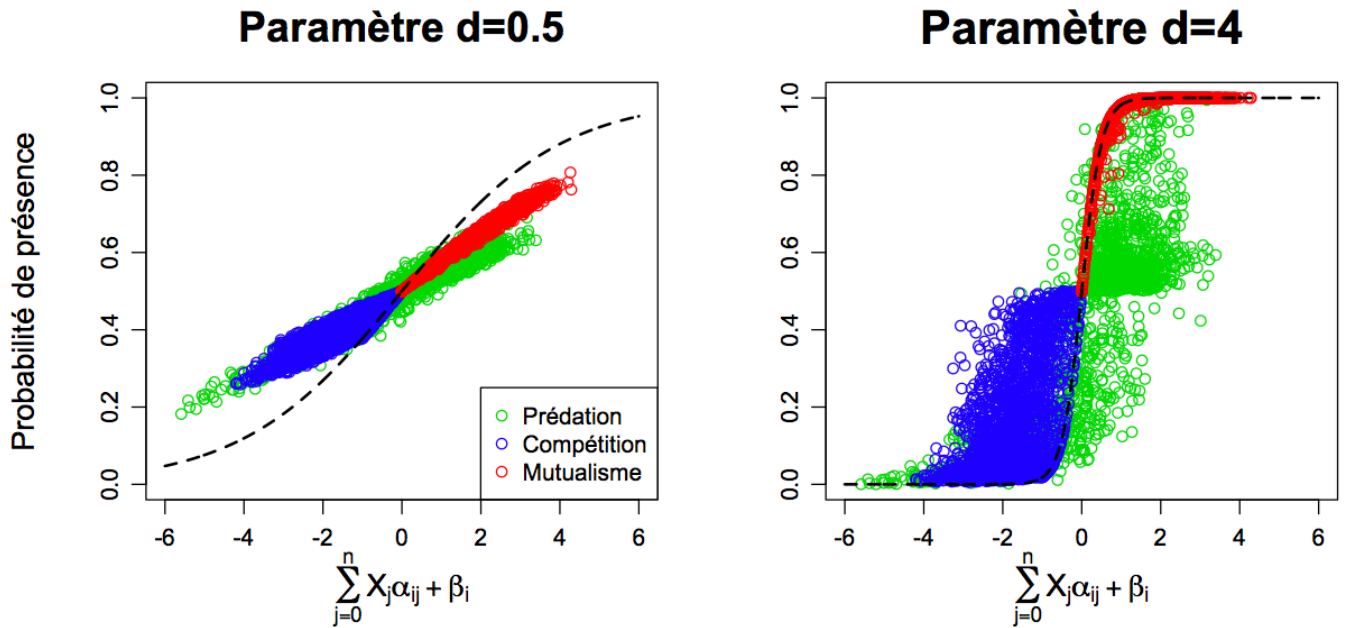


FIGURE 4 – Probabilité de présence d’espèce en interaction. Pour deux différentes valeurs de d , nous montrons comment les interactions entre espèces affectent leurs présences dans le cas de réseaux trophiques (points verts), de réseaux de compétition (points bleus) ou mutualistes (points rouges). Les courbes pointillées représentent la relation théorique, c’est-à-dire l’équilibre attendu dans le cas où les forces d’interactions sont toujours les mêmes sur l’île.

mêmes prédateurs. Dans les réseaux mutualistes, les organismes accroissent leur probabilité de présence d’où une accélération rapide de la richesse avec l’aire. La courbe rouge sature bien plus rapidement en espèces que les autres, permettant une diversité locale bien plus élevée sur des îles de petites tailles. A l’inverse, les organismes en situation de compétition sur l’île augmentent les risques d’extinction par les liens négatifs qu’ils entretiennent. Cela diminue la richesse spécifique (en comparaison avec le cas sans interaction) et la courbe bleue est alors bien en-dessous de la courbe de référence de la TBI.

2.2 Influence des interactions sur les présences d’espèces

Nous nous attardons maintenant sur la probabilité de présence des espèces (figure 4) pour les 200 simulations, pour le cas où la colonisation équilibre l’extinction, cas matérialisé par les pointillés sur la figure 3. L’analyse est à nouveau réalisée pour deux valeurs de d . Les probabilités de présence sont dispersées autour de celles obtenues pour la relation théorique. Cette relation est obtenue lorsque les espèces en interaction avec l’espèce considérée sont présentes sur l’île de manière permanente (7). Cela s’explique par le fait que les forces d’interactions correspondent à celles du réseau au grand complet. Or l’île ne contient pas l’ensemble de la diversité régionale à chaque instant et donc le réseau n’est pas

nécessairement complet. Ainsi, dans le cas du mutualisme (points rouges), et avec une faible interaction ($d = 0.5$), les probabilités de présence sont légèrement inférieures à celles de la courbe théorique, les espèces mutualistes n'étant pas toujours toutes présentes. En revanche, lorsque les forces d'interaction sont plus importantes ($d = 4$), les espèces mutualistes sont plus souvent présentes, le réseau est alors presque systématiquement complet et donc les probabilités de présence sont très proches de la courbe théorique. Les mêmes analyses peuvent être menées pour la compétition et la prédation. Dans le premier cas, la force de compétition diminue les probabilités de présence car les compétiteurs parviennent difficilement à s'installer. De cet effet découle une diminution de richesse sur l'île et donc le réseau y est très souvent partiel. Les espèces rencontrent ainsi moins fréquemment leurs compétiteurs, les probabilités de présence sont alors supérieures à ce qui est attendue pour des forces de compétition constantes (courbes en pointillés, figure 4). Les valeurs observées sont donc très souvent au-dessus de la courbe théorique. Pour la prédation, différents effets indirects se combinent, élargissant l'enveloppe de probabilité de présence. Les points se répartissent au-dessus et en-dessous de la courbe théorique et cette variabilité est d'autant plus forte que les forces d'interactions sont importantes. Ce résultat montre que pour un réseau trophique, l'absence d'une proie ou d'un prédateur peut avoir des conséquences, par cascades plus ou moins complexes, sur la richesse spécifique du réseau et ce d'autant plus que les interactions sont fortes.

Pour l'ensemble des simulations, nous étudions maintenant l'impact des valeurs des liens d'interaction $\alpha_{i,j}$ sur la co-occurrence des couples d'espèces. L'étude de la co-occurrence est une première étape pour un passage d'une approche espèce-centrée à une approche communauté-centrée. De manière générale, la co-occurrence $I_{i,j}$ (12) est une fonction décroissante de la force de lien $\alpha_{i,j}$. Plus une relation inter-espèces est défavorable, plus les espèces s'évitent et inversement. Ce résultat intuitif diffère néanmoins selon le type d'interaction. Par exemple, alors que les pentes entre compétition et mutualisme sont proches dans le cas $d = 0.5$ (respectivement 0.88 et 0.95), elles sont très différentes pour $d = 4$ (0.24 contre 0.048). Dans le cas du mutualisme, il semble donc qu'une saturation apparait pour une forte valeur de d , les mutualistes ont alors de tous de fortes probabilités de présence, ce qui diminue la force de la relation entre la co-occurrence et la force d'interaction. De même, nous remarquons que les bénéfices tirés par les prédateurs de leurs proies (pentes en trait plein pour les valeurs de $\alpha_{i,j}$ positives) plafonnent très vite au contraire des désavantages que les proies manifestent en présence des prédateurs (pentes en trait plein pour les valeurs de $\alpha_{i,j}$ négatives). On observe également une forte variabilité autour des relations décrites. Si nous considérons le cas $\alpha_{i,j} = 0$, l'indice $I_{i,j}$ devrait être nul car les espèces n'ont pas de lien direct et sont *a priori* indépendantes. Cependant, dans de nombreux cas ce n'est pas vérifié

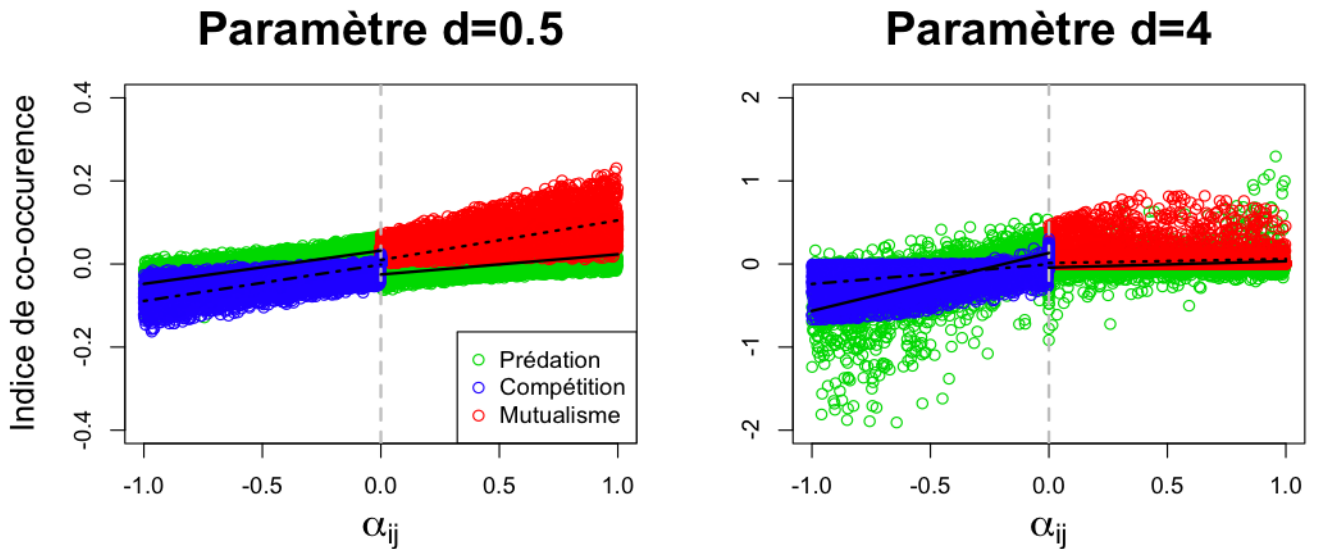


FIGURE 5 – Co-occurrence en interaction. Relation entre l'indice de co-occurrence d'une espèce i et d'une espèce j ($I_{i,j}$) et leur force de lien fournie par $\alpha_{i,j}$ si ce lien est nul, c'est-à-dire si les espèces sont indépendantes. Les résultats correspondent aux 200 simulations menées pour les scénarios de prédation (points verts), de mutualisme (points rouges) et de compétition (points bleus). Les droites représentent les pentes calculées sur le critère des moindres carrés pour les différents scénarios. Les traits pleins représentent les pentes associées aux situations de prédation avec un effet différent pour les proies et les prédateurs. Les tirets de petites tailles sont associés aux réseaux de mutualistes et enfin, les derniers tirets marquent la pente associée aux réseaux de compétition.

car l'influence des autres espèces dans le réseau modifie les co-occurrences même entre les espèces qui n'entretiennent pas de liens directs. Ce sont vraisemblablement les interactions indirectes (*e.g.* l'effet positif d'un prédateur sur une plante via le contrôle de l'herbivore) qui sont responsables de la forte variabilité autour de la co-occurrence attendue.

Les interactions influencent la probabilité de présence des espèces, leur co-occurrence mais aussi les probabilités des différents assemblages possibles, c'est-à-dire la fréquence des différentes communautés sur l'île. Nous sommes à nouveau dans le cas où la colonisation équilibre l'extinction (pointillés de la figure 3) et les résultats sont obtenus pour 200 simulations par valeur de d et par scénario. En absence d'interaction, la distribution de fréquences de richesse est centrée autour de l'assemblage à 5 espèces ; à mesure qu'on s'écarte de cet assemblage, les probabilités diminuent et s'annulent presque pour les cas extrêmes (0 et 10). Il s'agit d'un résultat de probabilité classique : \mathbf{B} étant nulle et $c_i s_0 = e_i s_0$ les espèces indépendantes ici ont toutes une probabilité de présence de 0.5, on obtient alors la distribution d'une variable binomiale $\mathcal{B}(10, 0.5)$. Ceci est également valable pour n'importe quelle matrice de communauté en utilisant un paramètre d nul. Pour les interactions de types mutualistes, lorsque d augmente, les proba-

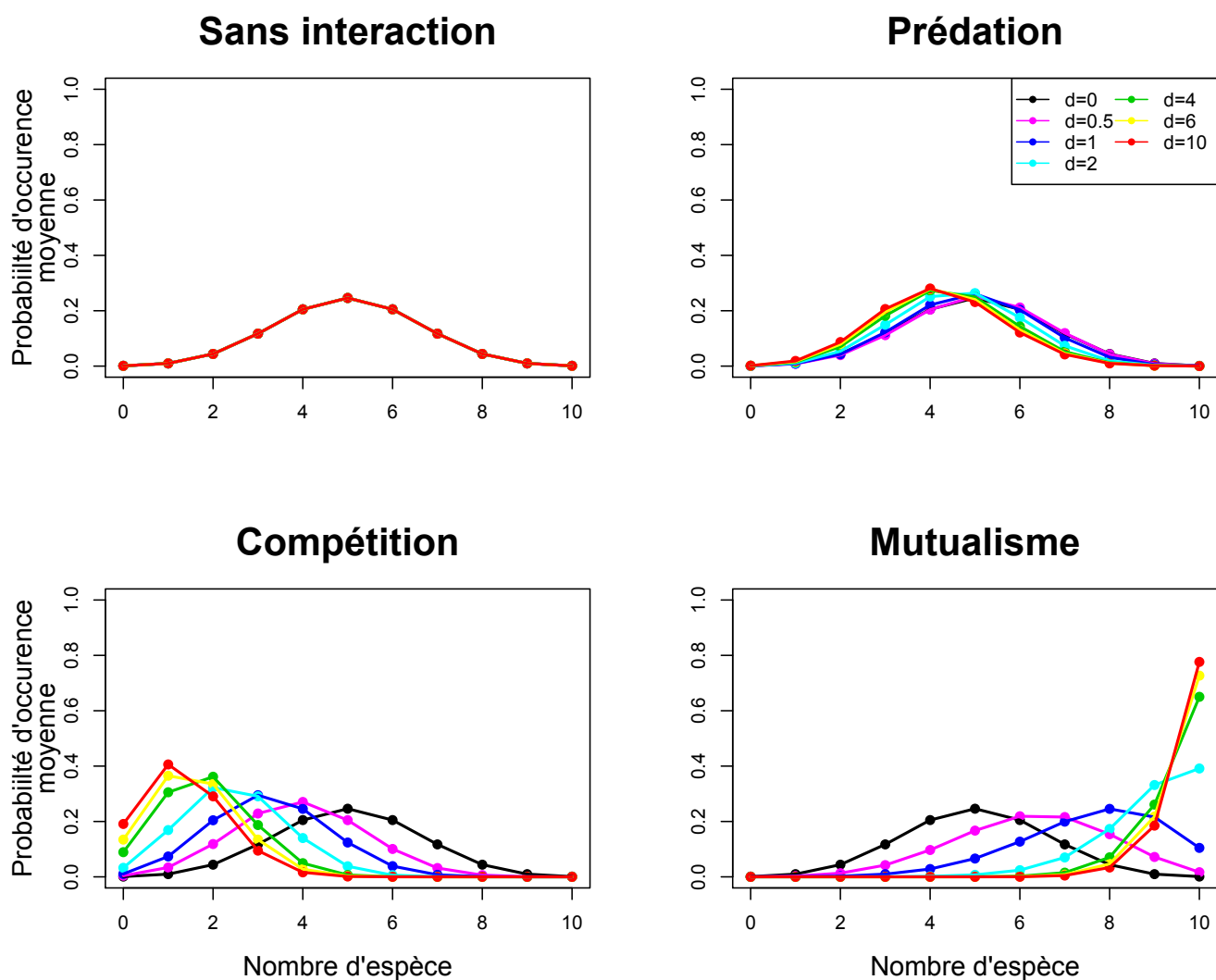


FIGURE 6 – Probabilité d’assemblage. Influence des interactions entre espèces sur la probabilité de présence de richesse des communautés. Les courbes sont les moyennes pour 200 simulations pour chacun des scénarios et pour chacune des valeurs de d considérés.

bilités des communautés les plus riches augmentent rapidement grâce à la collaboration des organismes qui diminue la probabilité d’extinction. Pour les valeurs de d élevées, la communauté complète est fortement majoritaire. L’analyse opposée peut être conduite pour les réseaux de compétition, à ceci près que ce n’est pas le réseau sans espèce le plus fréquent mais les réseaux à 1 espèce. En effet, pour cette seule espèce il n’y a pas de compétiteur, elle a donc une probabilité de 0.5 de présence sur l’île. Enfin, pour les réseaux trophiques, il n’y a qu’un faible effet négatif de d sur la richesse des communautés. Nous l’expliquons par le fait que les proies favorisent certes la présence des prédateurs mais les prédateurs augmentent également le risque d’extinction de ces dernières. Ces deux mécanismes se contrebalancent et conduisent à une telle distribution.

2.3 Effet des interactions et de l'environnement sur la distribution des espèces : applications

Après avoir montré comment les grands types d'interactions entre espèces pouvaient influencer leur présence, nous mélangeons les types d'interaction et y ajoutons un gradient environnemental avec deux applications. Pour ces illustrations de notre modèle, nous avons considéré des niches fondamentales abiotiques avec de légères différences liées à la génération aléatoire de leur optimum. Dans l'exemple théorique (figure 7), nous distinguons, grâce à la matrice **B**, deux groupes d'espèces quant à leur capacité de colonisation de l'île considérée. Le premier regroupe les espèces 1 et 2, des producteurs primaires, qui ont de fortes probabilités d'installation avec des optimums légèrement différents. Les autres espèces, des consommateurs, forment le second groupe, elles ne peuvent survivre sans la présence de leur proie. Ainsi, elles ont une probabilité de présence très proche de 0 sans interaction. On a ainsi, avec une matrice d'interaction nulle, une richesse attendue proche de 2 lorsque le gradient environnemental (illustré avec la température) est favorable, c'est-à-dire proche de l'optimum de niche pour les groupes 1 et 2. Lorsque les valeurs environnementales sont trop extrêmes, ces organismes pionniers ne peuvent plus coloniser et la richesse décline.

Suite à l'utilisation de la matrice d'interaction **A** décrite à la table 2, on constate une nette augmentation de la biodiversité dans et autour de l'intervalle des optimums de niche [20°C, 30°C]. Cela s'explique en premier lieu par l'effet en cascade : grâce à la présence des producteurs primaires, des prédateurs se maintiennent dans la zone considérée ; c'est alors que des prédateurs de plus haut niveau trophique les consommant peuvent à leur tour se maintenir. Par ailleurs, on retrouve de manière prononcée les niches climatiques avec notamment leurs optimums. Elles confèrent à la biodiversité sa forme en cloche autour de la zone des optimums climatiques. Néanmoins, ces niches fondamentales sont considérablement affectées par les relations biotiques, il s'agit de niches réalisées. En marge de la niche (températures extrêmes), du fait de l'existence d'une compétition entre les groupes 1 et 2 et l'absence de mutualistes, la richesse spécifique est plus faible que celle attendue sans interaction. Notre modèle permet donc, par l'influence d'une matrice d'interaction, de générer des niches réalisées. Plus généralement, par l'approche communauté centrée, le modèle nous montre la réponse d'un réseau à un gradient environnemental.

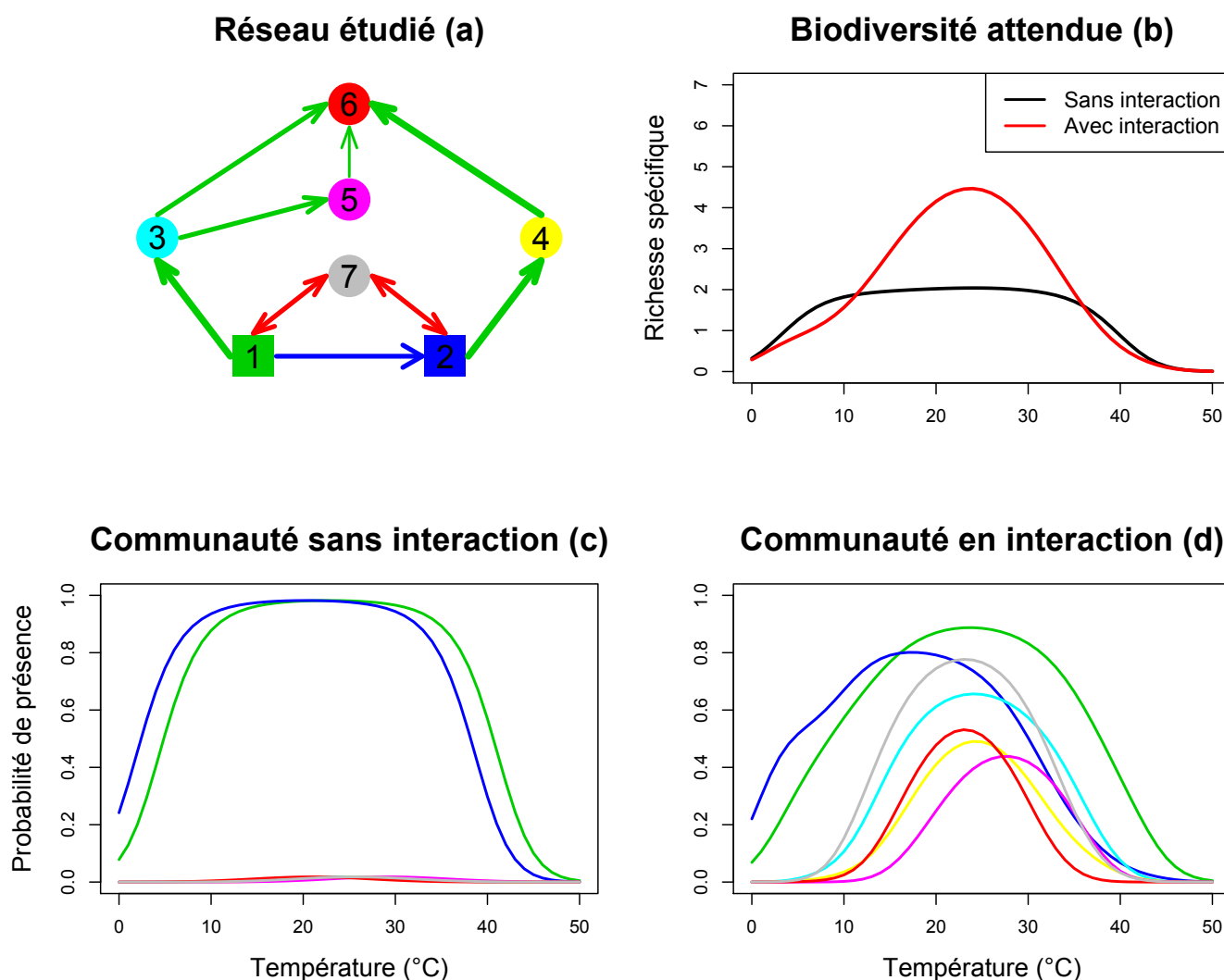


FIGURE 7 – Interaction et biodiversité dans un environnement donné. Réseau théorique de 7 espèces (a) où les flèches vertes correspondent à des relations trophiques, les rouges à des relations de mutualisme et la double flèche bleue souligne la compétition entre deux espèces. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la force d'interaction qui relie les espèces. Les probabilités de présence de l'ensemble des espèces avec et sans interaction sont présentées en (c) et (d), respectivement. Enfin la biodiversité dans chacun des deux cas est présentée en (b). L'ensemble des résultats est obtenu pour une valeur de $d = 1$

Dans le réseau décrit par Paine [49], l'auteur fournit quelques clés de fonctionnement du système qu'il étudie. Tout d'abord, les relations trophiques : elles sont représentées à la figure 8. Paine souligne que les balanes (entités 4) constituent, en terme de calorie, l'essentiel du régime des deux prédateurs. Néanmoins le prédateur apical (*Pisaster*, 7) tisse des liens trophiques avec l'ensemble des acteurs du réseau. Dans un second temps, Paine décrit les conséquences de l'absence du prédateur apical : après une rapide colonisation des balanes, ce sont les bivalves (*Mytillus*, 3) et *Mitella* (5) qui excluent les autres

espèces, menant à une forte chute de la diversité locale. Grâce à ces éléments, nous avons construit une matrice **A** (table 2) qui inclue les liens trophiques mais également des termes de compétition. Le prédateur apical ayant un effet positif sur la présence des chitons et patelles (entités 1 et 2 du réseau), nous avons considéré une relation de type mutualiste (+/+) entre ces organismes et le prédateur apical.

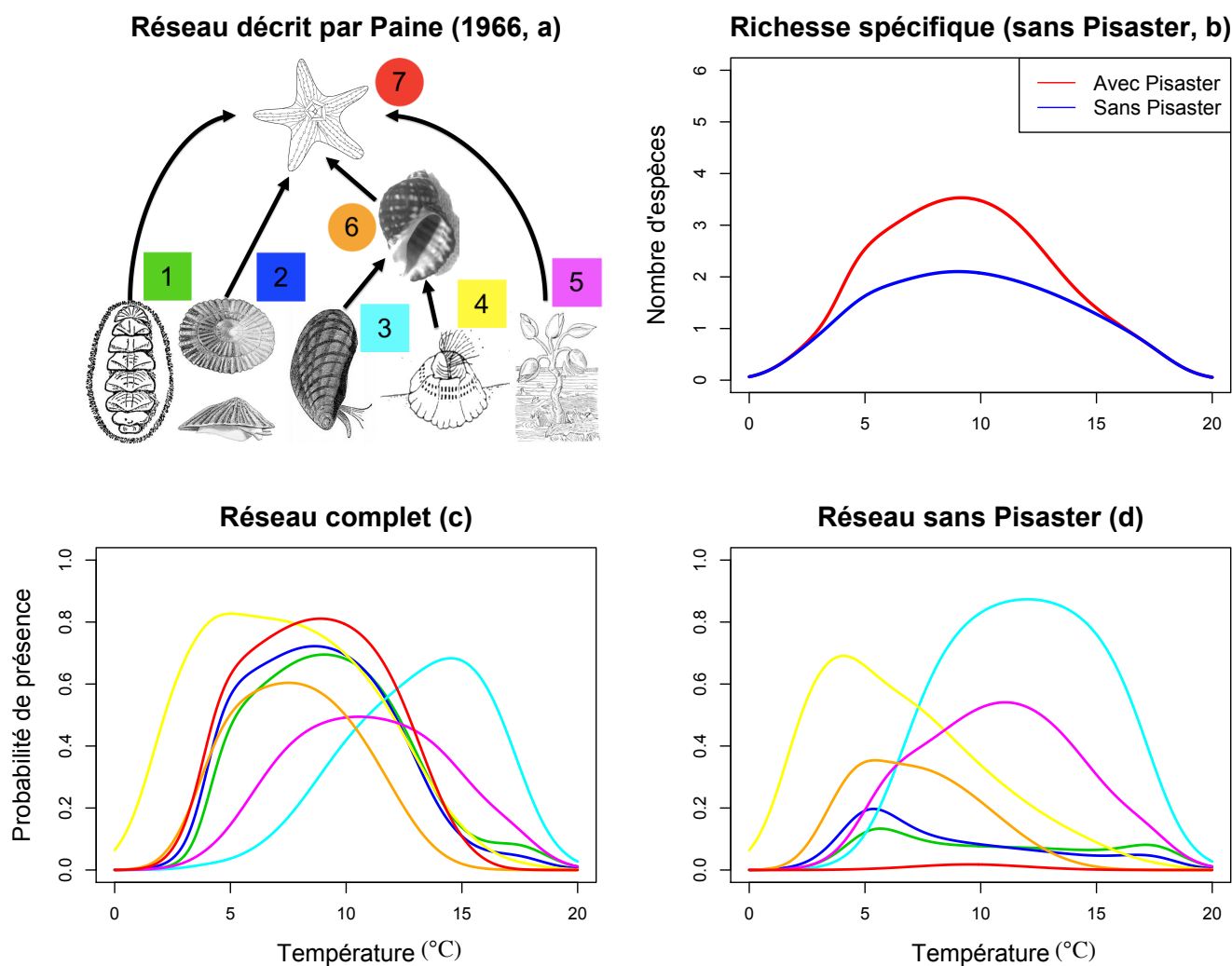


FIGURE 8 – Interaction et biodiversité dans le réseau de Paine. Le réseau de Paine (1966) est présenté avec les liens trophiques entre espèces (a). Pour chaque acteur du réseau, les probabilités de présence avec (c) ou sans (d) le prédateur apical *Pisaster* sont tracées le long du gradient environnemental. La différence de diversité entre les deux cas est également représentée (b). Etant donné que nous retirons *Pisaster* dans le second cas, nous évaluons la richesse spécifique sans tenir compte de celui-ci. Les organismes étudiés sont les suivants : 1-chitons, 2-patelles , 3-moules, 4-balanes, 5-pouce-pieds, 6-escargots marins, 7-étoiles de mer.

Enfin, nous distinguons les balanes sur leur capacité de colonisation plus élevée que celle des deux autres. Avec la construction de **A** et **B**, nous réussissons à montrer l'effondrement de la biodiversité

(qui ne tient pas compte de *Pisaster*) consécutive à la disparition du prédateur apical. Nous retrouvons également le contraste de composition entre les deux situations. Dans l'intervalle de température [8°C, 12°C], avec *Pisaster*, l'ensemble des espèces a une probabilité de présence supérieure à 0.2. Sans le prédateur apical, le milieu est dominé par les bivalves et *Mitella* et on constate une forte présence des balanes lorsque les forces de compétition ne sont pas trop élevées (dans notre cas, au bord des niches climatiques). Ainsi, une autre perspective qu'offre le modèle est sa capacité à se nourrir des données de terrain et de co-occurrence (éventuellement le long d'un gradient environnemental) pour reconstruire la matrice d'interactions.

3 Discussions

En repartant des bases conceptuelles de la TBI [1], nous avons ajouté des contraintes biotiques et abiotiques dans un modèle théorique de biogéographie. Pour ce faire, nous avons travaillé sur des probabilités d'assemblage plutôt que sur des espèces grâce à la définition de chaînes de Markov. Ainsi, nous avons été en mesure d'affecter de manière cohérente les probabilités de présence des espèces et plus généralement les probabilités pour l'ensemble des assemblages possibles. Nous avons ensuite montré que le modèle pouvait permettre d'intégrer les niches réalisées des espèces considérées et ainsi envisager le rôle des interactions sur la biodiversité au long d'un gradient environnemental. Enfin, au travers des deux exemples choisis, nous avons pu esquisser les perspectives qu'offre un tel modèle.

3.1 Extension de la théorie de MacArthur et Wilson

Notre modèle hérite du modèle de la TBI [1] : pour des cas particuliers des paramètres utilisés, nous retrouvons exactement le modèle de la TBI. En effet, avec les paramètres $d = 0$ et $r = +\infty$ respectivement associés aux fonctions f et g , les relations entre espèces disparaissent et le gradient environnemental n'a plus d'importance. Nous conservons les deux seuls mécanismes qui expliquent la diversité locale, colonisation et extinction, et qui donnent toute son élégance au travail de MacArthur et Wilson. L'interaction entre les différentes échelles est ainsi utilisée : la diversité régionale est une source de diversité qui alimente la diversité locale. Cependant, les rétroactions entre échelles spatiales mises en évidence par Gravel *et al.* [23] ne sont pas prises en compte.

De même que nous héritons des qualités de la TBI, nous héritons des limites que nous n'avons pas dépassées. Ainsi, le pool régional est constant, les forces de colonisations aussi, alors que très tôt grâce aux travaux de Levins [25] et le champ qu'il a ouvert aux métapopulations et aux métacommunautés

[54, 22], ces hypothèses ont été levées. Dans le modèle classique de Levins, la quantité de propagules arrivant dans une localité dépend de l'occupation régionale. En conséquence, le pool régional est une propriété dynamique [31]. Cette rétroaction entre processus locaux et régionaux est un élément important pour compléter notre approche. Néanmoins, pour y parvenir, nous devons changer à chaque pas de temps la forme de la matrice de transition de nos chaînes de Markov en accord avec la probabilité de présence à chaque instant des espèces et donc renoncer à des solutions exactes. L'adaptation à des modèles de metacommunautés nous permettra de nous placer dans un cas plus général que celui des îles (territoires isolés) ; elle amènera également une transformation du pool régional d'espèces par les mécanismes locaux.

Les auteurs de la TBI ont rapidement évoqué les processus évolutifs, notamment la spéciation sur l'île [19], comme des acteurs de la biogéographie et de la diversité sur les îles. Néanmoins, ces phénomènes n'agissent pas en retour sur l'enrichissement du pool régional qui demeure inchangé, alors que l'ensemble des nouvelles espèces apparues localement accroissent la diversité régionale. Pour aller plus loin, nous devons écrire l'histoire régionale au travers de notre modèle et donc lever l'hypothèse d'un pool d'espèce immuable. Cela suppose un espace d'état infini, pour que le nombre et la nature des espèces puissent varier. Ici, nous avons considéré un faible nombre d'espèces afin de travailler avec un nombre d'états S_k raisonnable (1024 états pour 10 espèces), ce qui nous a permis des calculs exacts de chaîne de Markov. Nous pourrions franchir cet obstacle en ayant non plus recours à des formes exactes mais aux simulations et considérer les phénomènes de spéciation qui pourraient éventuellement être affectés par les interactions et les perturbations environnementales [55]. Ce qui soulève la question suivante : quel est le rôle de la spéciation dans l'édification des réseaux écologiques ?

3.2 Les interactions façonnent les probabilités d'assemblage

Nous avons incorporé les interactions au sein d'un modèle de biogéographie théorique. La nature des interactions modifie de manière intuitive les résultats de la TBI, ainsi les mutualistes « s'attirent » et les compétiteurs se « repoussent ». Cependant, des effets indirects non triviaux apparaissent. Des espèces pourtant sans relation explicite (dans la matrice de communauté) interagissent par l'intermédiaire d'une troisième espèce. Ce résultat bien connu pour les réseaux [56, 57] complexifie les messages que peut délivrer notre modèle de biogéographie. Par exemple, les effets directs de la relation entre deux espèces apportent de l'information sur leur co-occurrence, ce qui a déjà été utilisé dans de récents travaux [39]. Il est alors nécessaire d'ajouter que les effets indirects nuancent l'information à en tirer, surtout pour des espèces qui ne sont apparemment pas en interaction.

Les différences individuelles de survie sur une île déserte données par **B** confèrent des rôles différents aux espèces. Par exemple dans l'exemple de Paine [49], les balanes sont plus aptes à la colonisation ($\beta_i > 0$), ce qui permet d'envahir rapidement le milieu lorsqu'elles ne sont ni prédatées ni en compétition. Plus généralement, ce vecteur nous permet de positionner les acteurs du réseau considéré par rapport aux ressources abiotiques et à l'ensemble des autres liens non envisagés. Ainsi, en construisant **B** nous apprécions les capacités hétérogènes des espèces à s'installer sur l'île en absence d'interactions, autrement dit en considérant que les ressources (éventuellement biotiques) suffisent ou non à l'espèce pour s'établir sur l'île.

La règle régissant les relations entre interactions et probabilités d'extinction présente des lacunes concédées à la faveur de sa simplicité. Notamment, le caractère immuable de la matrice de communauté pose problème. Les interactions entre espèces ne sont pas influencées par la composition de la communauté. Il s'agit d'une hypothèse assez forte car nous occultons, par exemple, les capacités de changement de régimes des prédateurs généralistes qui sont alors moins sujets à l'extinction. Pour remédier à cela, nous pourrions songer à utiliser plusieurs matrices de communauté, mais cela peut devenir très lourd dans le cas d'un grand nombre de prédateurs. Nous pourrions construire des règles plus complexes fondées sur des modèles de dynamique des populations et inclure plus explicitement une approche de type Lotka-Volterra généralisée. Les tensions démographiques seraient alors plus rationnellement calculées, le lien entre interaction et extinction plus mécanistique. Cela pourrait permettre, par exemple, de ne plus avoir à considérer une relation de type mutualiste pour une prédation comme celle entre les chitons et *Pisaster* dans l'exemple de Paine. Nous aurions cependant besoin de considérer des abondances et nous devrions à nouveau augmenter l'espace d'états, le rendre infini et donc avoir recours à des simulations ou des approximations.

Cependant, avant même d'augmenter l'espace d'état, de vastes possibilités s'offrent à nous avec un petit nombre d'espèces. Notre approche par communauté permet d'étudier comment la topologie des réseaux déforme les fréquences d'assemblage. Par exemple, nous avons examiné comment chaque grand type d'interaction affecte la richesse ; nous pouvons également regarder comment le mélange et la proportion de chaque type d'interaction modifient la richesse locale. Ensuite, grâce aux propriétés des chaînes de Markov [51], nous pourrions nous intéresser aux temps de fixation des communautés et au renouvellement des espèces, autrement dit la durée moyenne pour aller d'une communauté possible à une autre. Ces dernières métriques peuvent être particulièrement intéressantes dans une exploration dynamique de notre modèle avec, par exemple les réponses des communautés à un environnement fluctuant [55].

3.3 Niches fondamentales et niches réalisées

L'intégration d'un gradient environnemental est un autre aspect intéressant. Nous avons illustré son utilisation avec des exemples utilisant la température. Nous avons alors modélisé non seulement les niches trophiques climatiques mais plus généralement, les niches réalisées pour des espèces imbriquées dans un réseau. Beaucoup d'efforts restent à fournir pour exploiter un tel outil, interroger et mesurer les interférences entre les interactions biotiques et les conditions environnementales. Nous avons aussi un travail pour intégrer plusieurs gradients [5]. Pour commencer, la fonction g qui décrit le lien entre la colonisation peut être une fonction multivariée et ainsi intégrer plusieurs gradients environnementaux. Cela pose le problème de la construction d'une telle fonction et plus généralement des données pour valider expérimentalement notre modèle.

Nous souhaitons également montrer que notre modèle peut améliorer les prédictions de répartition de la biodiversité par la connaissance des réseaux et des gradients environnementaux conformément aux observations de terrain. C'est un point important que de nombreux auteurs soulèvent [7, 6] et auquel ils proposent des solutions techniques [28]. Afin de montrer l'apport d'un modèle théorique plus intégratif, nous devons dériver un modèle prédictif de distribution des communautés. Dans ce type de modèle, la probabilité de présence d'une espèce sera conditionnelle à la composition de la communauté. L'évaluation de ces modèles requerra des données de présence pour différentes espèces dont les relations sont connues et pour les mêmes entités données en différents points avec quelques caractéristiques environnementales telles que la température, l'humidité, les disponibilités en lumière, eau et azote.

Conclusion

Ainsi, la prise en compte des interactions entre espèces et des contraintes environnementales confèrent à notre modèle un aspect intégratif riche en perspectives. Les êtres vivants se maintiennent plus ou moins facilement dans un milieu donné en accord avec leurs caractéristiques physiologiques et les liens qu'ils entretiennent, ce qui affecte leur distribution. Afin d'aller plus loin, un premier axe théorique se dessine autour de l'incorporation de processus évolutifs dans notre modèle, mécanismes générateurs de biodiversité sur Terre. Un second axe concerne une validation du présent modèle à partir de données empiriques pour justifier l'importance d'un tel modèle intégratif. Fort d'un modèle validé, nous pourrions examiner les multiples interférences des trois aspects (relation entre processus locaux et régionaux, interaction entre espèces et contraintes environnementales) que le modèle intègre afin de comprendre leur participation relative à la construction locale et régionale de la biodiversité.

Références

- [1] MacArthur RH, Wilson EO (1967) *Theory of Island Biogeography*, Princeton Landmarks in Biology (Princeton University Press, Princeton) Vol. 1, p 203.
- [2] Whittaker RJ, et al. (2005) Conservation Biogeography : assessment and prospect. *Diversity and Distribution* 11 :3–23.
- [3] Beck J, et al. (2012) What's on the horizon for macroecology ? *Ecography* 35 :001–011.
- [4] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15 :365–377.
- [5] Kearney M, Porter WP (2004) Mapping the fundamental niche : physiology, climate and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85 :3119–3131.
- [6] Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8 :993–1009.
- [7] Kissling WD, et al. (2011) Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography* pp 1–16.
- [8] Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4 :379–391.
- [9] Lomolino M (2000) A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9 :1–6.
- [10] Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O (2010) Biodiversity and Climate Change : Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41 :321–350.
- [11] Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in ecology & evolution* 25 :325–31.
- [12] Ricklefs RE (1987) Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science (New York, N.Y.)* 235 :167–71.
- [13] Leibold Ma, et al. (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7 :601–613.
- [14] Loreau M, Mazancourt CD, Holt RD (2004) in *Evolutionary Conservation Biology*, eds Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D (Cambridge University Press), pp 327–343.

- [15] May R (1988) How Many Species Are There on Earth ? *Science* 241 :1441–1449.
- [16] Neigel J (2003) Species-area relationships and marine conservation. *Ecological Applications* 13 :138–145.
- [17] Desmet P, Cowling R (2004) Using the species-area relationship to set baseline targets for conservation. *Ecology And Society* 9 :1–39.
- [18] He F, Hubbell SP (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473 :368–71.
- [19] MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 :373–387.
- [20] Ricklefs RE (2008) Disintegration of the ecological community. *The American naturalist* 172 :741–50.
- [21] Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H (2011) Empirical approaches to metacommunities : a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution* 26 :482–491.
- [22] Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005) *Metacommunities : Spatial Dynamics And Ecological Communities* (University of Chicago Press), p 513.
- [23] Gravel D, Mouquet N, Loreau M, Guichard F (2010) Patch dynamics, persistence, and species coexistence in metaecosystems. *The American naturalist* 176 :289–302.
- [24] Macarthur RH (1972) *Geographical Ecology* (Priceton University Press, New-York), p 269.
- [25] Levin SA (1974) Dispersion and population interactions. *The American Naturalist* 108 :207–228.
- [26] Holt RD, Barfield M (2009) Trophic interactions and range limits : the diverse roles of predation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 276 :1435–42.
- [27] Gotelli NJ, Graves GR, Rahbek C (2010) Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 :5030–5.
- [28] Guisan A, Rahbek C (2011) SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography* 38 :1433–1444.
- [29] Ryberg Wa, Chase JM (2007) Predator-dependent species-area relationships. *The American naturalist* 170 :636–42.

- [30] Holt RD (2009) in *The Theory of Island Biogeography Revisited*, eds Losos JB, Ricklefs RE (Princeton University Press), pp 143–185.
- [31] Gravel D, Canard E, Guichard F, Mouquet N (2011) Persistence increases with diversity and connectance in trophic metacommunities. *PloS one* 6 :e19374.
- [32] Kéfi S, et al. (2012) More than a meal...integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters* 15 :291–300.
- [33] Allesina S, Levine JM (2011) A competitive network theory of species diversity.
- [34] Bastolla U, et al. (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458 :1018–20.
- [35] Montoya JM, Woodward G, Emmerson MC, Solé RV (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90 :2426–33.
- [36] Solé RV, Bascompte J (2006) *Self-Organization in Complex Ecosystems*, Monographs in Population Biology (Princeton University Press), p 373.
- [37] Pascual M, Dunne JA (2006) *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (Oxford University Press), p 386.
- [38] Bender EA, Case TJ, Gilpin ME (1984) Perturbation Experiments in Community Ecology : Theory and Practice. *Ecology* 65 :1–13.
- [39] Araújo MB, Rozenfeld A, Rahbek C, Marquet Pa (2011) Using species co-occurrence networks to assess the impacts of climate change. *Ecography* 34 :897–908.
- [40] Thomas CD, et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427 :145–8.
- [41] Thuiller W, et al. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470 :531–4.
- [42] Engelbrecht BMJ, et al. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447 :80–2.
- [43] Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology* 22 :415–427.
- [44] Kalmar A, Currie DJ (2006) A global model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15 :72–81.
- [45] Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391 :783–6.

- [46] Suttle KB, Thomsen Ma, Power ME (2007) Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science (New York, N.Y.)* 315 :640–2.
- [47] Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle Da (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11 :1351–1363.
- [48] Cook WM, Lane KT, Foster BL, Holt RD (2002) Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5 :619–623.
- [49] Paine RT (1966) Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100 :65.
- [50] Gravel D, Massol F, Canard E, Mouillot D, Mouquet N (2011) Trophic theory of island biogeography. *Ecology letters* 14 :1010–6.
- [51] Kemeny JG, Snell JL (1960) *Finite markov chains* (Springer-Verlag, Princeton) Vol. 40, Springer edition, p 210.
- [52] Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404 :180–3.
- [53] Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science (New York, N.Y.)* 329 :853–6.
- [54] Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15 :237–240.
- [55] Gravel D, Guichard F, Hochberg ME (2011) Species coexistence in a variable world. *Ecology letters* pp 828–839.
- [56] Holt RD (1977) Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12 :197–229.
- [57] Wootton JT (1994) Predicting Direct and Indirect Effects : An Integrated Approach Using Experiments and Path Analysis. *Ecology* 75 :151.

Annexe

Processus aléatoires dans le modèle de MacArthur et Wilson

Nous montrons ici comment obtenir l'équation différentielle classique de la TBI (24) à partir de processus aléatoires. Pour cela, nous posons X_i la variable aléatoire de présence sur l'île de l'espèce i , $X_i = 1$ si l'espèce est présente et $X_i = 0$ sinon. A partir de cette variable aléatoire, nous construisons le processus aléatoire $\mathbf{X}_{i,t>0}$, c'est-à-dire le vecteur infini regroupant l'ensemble des valeurs de X_i pour tout $t > 0$. Le terme de colonisation, c_i représente le nombre d'événements de colonisation attendu de l'espèce i par unité de temps ; de même e_i est le nombre d'extinction attendus pour i et par unité de temps. Ainsi, entre deux instants séparés par une faible durée s , la probabilité d'une colonisation est de $c_i s$; une extinction survient avec un risque de $e_i s$.

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, s > 0$$

$$P(X_{i,t+s} = 1 | X_{i,t} = 0) = c_i s + o(s) \quad (13)$$

$$P(X_{i,t+s} = 0 | X_{i,t} = 1) = e_i s + o(s) \quad (14)$$

$$\lim_{s \rightarrow 0} \frac{o(s)}{s} = 0 \quad (15)$$

Sachant que l'espèce i est absente de l'île à l'instant t , elle sera présente à l'instant $t + s$ si elle la colonise une fois (avec une probabilité de $c_i s$) ce qui suppose plusieurs événements d'extinction intermédiaires. A ce dernier ensemble de possibilités, nous attribuons une probabilité de $o(s)$, lorsque le temps devient très petit, cette probabilité tend vers 0 (15). De même, si l'espèce i était sur l'île elle peut s'éteindre avec la probabilité $e_i s$ ou s'éteindre plusieurs fois avec des événements de colonisation intermédiaires $o(s)$. A partir des équations précédentes, on établit les probabilités de passer entre les deux états de présence (0 ou 1) de l'espèce i .

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, s > 0$$

$$P(X_{i,t+s} - X_{i,t} = 1 | X_{i,t}) = c_i s (1 - X_{i,t}) + o(s) \quad (16)$$

$$P(X_{i,t+s} - X_{i,t} = -1 | X_{i,t}) = e_i s X_{i,t} + o(s) \quad (17)$$

$$P(X_{i,t+s} - X_{i,t} = 0 | X_{i,t}) = 1 - c_i s (1 - X_{i,t}) - e_i s X_{i,t} + o(s) \quad (18)$$

La connaissance de la probabilité de présence de l'espèce i à l'instant $t + s$ ne requiert que la connaissance de l'instant précédent t . Ainsi, la loi conditionnelle est la même entre $t + s$ et t qu'entre s et 0, autrement

dit : $\mathcal{L}(X_{i,t+s}|X_{i,t}) = \mathcal{L}(X_{i,s}|X_{i,0})$. Grâce aux équations précédentes nous pouvons établir la relation (19).

$$\begin{aligned} P(X_{i,t+s} = 1) = & P(X_{i,t+s} - X_{i,t} = 1|X_{i,t} = 0)P(X_{i,t} = 0) \\ & + P(X_{i,t+s} - X_{i,t} = 0|X_{i,t} = 1)P(X_{i,t} = 1) \end{aligned} \quad (19)$$

L'espèce i sera présente sur l'île au temps $t + s$ si à l'instant t elle était absente et qu'elle l'a colonisée ou si elle était présente et qu'elle ne s'est pas éteinte ($1 - e_i s$). En remarquant que $P(X_{i,t} = 0) = 1 - P(X_{i,t} = 1)$ et en reprenant les équations précédentes, on montre la relation (20).

$$P(X_{i,t+s} = 1) = c_i s(1 - P(X_{i,t} = 1)) + (1 - e_i s)P(X_{i,t} = 1) + o(s) \quad (20)$$

En posant $p_{i,t} = P(X_{i,t} = 1)$, et utilisons le passage à la limite (s tend vers 0), nous retrouvons l'équation de MacArthur et Wilson.

$$p_{i,t+s} - p_{i,t} = c_i s(1 - p_{i,t}) - e_i s p_{i,t} + o(s) \quad (21)$$

$$\frac{p_{i,t+s} - p_{i,t}}{s} = c_i(1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} + \frac{o(s)}{s} \quad (22)$$

$$\lim_{\substack{s \rightarrow 0 \\ s > 0}} \frac{p_{i,t+s} - p_{i,t}}{s} = c_i(1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} \quad (23)$$

$$\frac{dp_{i,t}}{dt} = c_i(1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} \quad (24)$$

Relier la TBI et les réseaux

Nous nous intéressons maintenant au cas où n espèces forment un réseau dont les liens sont contenus dans la matrice \mathbf{A} . Ces éléments $\alpha_{i,j}$ quantifient l'action de j sur i . Si l'espèce j accroît le risque d'extinction de l'espèce i , la valeur est négative ; à l'inverse elle est positive lorsqu'elle le déprécie. Alors que dans la TBI les espèces sont indépendantes, nous souhaitons ici que leurs relations influencent leur présence en accord avec la matrice \mathbf{A} . A chaque instant, la composition de l'île déterminera une valeur d'extinction pour les espèces présentes. Nous ne pouvons plus considérer les espèces isolément, nous les rassemblons donc au sein d'un seul processus aléatoire $\mathbf{Y}_{t>0}$ qui regroupent les $\mathbf{X}_{i,t>0}$, c'est-à-dire $\mathbf{Y}_{t>0} = \{\mathbf{X}_{1,t>0}, \mathbf{X}_{2,t>0}, \dots, \mathbf{X}_{n,t>0}\}$. Nous considérons alors que les interactions sur l'île à l'instant t sont celles de la matrice \mathbf{A} moins les interactions exercées par les espèces absentes, les colonnes des espèces absentes sont donc nulles. Cette matrice est définie pour tout $t > 0$, $\mathbf{A}_t = \mathbf{A} * \mathbf{diag}(\mathbf{Y}_t)$. Nous considérons de plus que les espèces ont des qualités ou des difficultés plus ou moins prononcées pour coloniser un territoire isolé. Cette information est contenue dans un vecteur colonne \mathbf{B} dont nous notons par $\beta_{i,j}$ les coefficients. Ainsi, pour une espèce i sur l'île, le risque d'extinction est influencée par ses capacités de

colonisation et par la présence des autres espèces sur l'île (25).

$$\forall i \in \mathbb{N}_n, \quad y = (Y_t \mathbf{A}_t)_i = \beta_i + \sum_{j=0}^n \alpha_{i,j} X_j \quad (25)$$

Pour relier cette règle à la TBI, nous devons utiliser une fonction f qui relie la somme précédente à l'extinction. Cette fonction prend donc une valeur y *a priori* dans \mathbb{R} tout entier et retourne la probabilité d'avoir une extinction pour l'espèce i durant la durée s . La fonction considérée doit, à notre sens, présenter plusieurs caractéristiques décrites ci-dessous :

$$\begin{aligned} f &\in C^1(\mathbb{R}, [0, 1]), \quad \frac{\partial f}{\partial y} < 0 \\ \lim_{y \rightarrow +\infty} f(y, c_i s) &= 0 \\ \lim_{y \rightarrow -\infty} f(y, c_i s) &= 1 \\ f(0, c_i s) &= c_i s \end{aligned}$$

La première condition précise que la fonction f est continue et décroissante. Les conditions suivantes indiquent que le risque de colonisation ne peut excéder 1 ou être négatif. La quatrième condition facilite le point d'ancrage à la TBI qui est retrouvée lorsque les interactions sont nulles. Ces conditions sont vérifiées par la fonction utilisée dans notre travail. Fort de ces éléments, nous souhaitons générer une dépendance vis à vis du réseau pour chacune de nos espèces. Néanmoins, nous ne pouvons plus considérer les espèces séparément, nous examinons alors la loi conditionnelle de \mathbf{Y}_t . Pour cela nous devons faire une hypothèse supplémentaire : pendant durant s les espèces s'éteignent ou colonisent l'île de manière indépendante, selon le risque défini à l'instant t . Les valeurs de \mathbf{Y}_t appartiennent à $\{0, 1\}^n$ qui a un cardinal de 2^n . Nous notons les valeurs possibles de \mathbf{Y}_t par \mathbf{S}_k (k appartenant à $\mathbb{N}_{2^n}^*$). Nous devons alors diviser les différentes espèces en quatre catégories G_1 , G_2 , G_3 et G_4 . Le premier représente les espèces qui étaient présentes à l'instant t et le sont encore à l'instant $t + s$. Dans le second, les espèces présentent à t s'éteignent durant s . Le groupe G_3 renferme les espèces qui ont colonisé l'île sur la courte période et G_4 celles qui n'étaient pas sur l'île et ne l'ont pas colonisée.

$$\begin{aligned} \forall t > 0, \quad \forall (k, j) \in \mathbb{N}_{2^n}^{*2} \\ P(\mathbf{Y}_{t+s} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_t = \mathbf{S}_l) &= \prod_{i \in G_1} (1 - f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t, c_i s)) \prod_{i \in G_2} f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t, c_i s) \prod_{i \in G_3} c_i s \prod_{i \in G_4} (1 - c_i s) \quad (26) \end{aligned}$$

Nous avons donc à nouveau un processus dont la loi conditionnelle $\mathcal{L}(\mathbf{Y}_{t+s} | \mathbf{Y}_t)$ est la même pour tout $t > 0$, il s'agit bien d'un processus de Markov. A la différence du cas pour une seule espèce, nous ne pouvons pas facilement passer à la limite pour établir une équation différentielle analogue à celle de la TBI. Nous considérons alors les équations précédentes valables avec pas de temps très petit s_0 .

En considérons l'ensemble des états possibles, nous avons en fait décrit une chaîne de Markov dont la matrice de transition est définie à partir des éléments précédents.

$$\mathbf{M} \in \mathbb{M}_{2^n}[[0, 1]], \forall (k, l) \in \mathbb{N}_{2^n}^2, m_{l,k} = P(\mathbf{Y}_{t+s_0} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_t = \mathbf{S}_l) \quad (27)$$

Relier la TBI et les gradients environnementaux

Dans notre modèle, nous relierons également un gradient environnemental quelconque. Pour cela, nous avons besoin de définir une fonction g qui relie le gradient environnemental et la probabilité de colonisation. Nous présentons ci-dessous les caractéristiques retenues pour une telle fonction afin de relier efficacement l'influence des gradients environnementaux à la TBI.

$$\begin{aligned} g &\in C^1(\mathbb{R}, [0, 1]) \\ \lim_{w \rightarrow +\infty} g(w, c_i s) &= 0 \\ \lim_{w \rightarrow -\infty} g(w, c_i s) &= 0 \\ \exists a/g(a, c_i s) = \max_{x \in \mathbb{R}}(g(w, c_i s)) &= c_i s \end{aligned}$$

La construction de la chaîne de Markov est alors un peu différente, les valeurs de \mathbf{Y}_t sont données pour une valeur w du gradient environnemental $\mathbf{Y}_{t,w}$.

$$\begin{aligned} \forall t > 0, \forall (k, j) \in \mathbb{N}_{2^n}^{*2} \\ P(\mathbf{Y}_{t+s_0,w} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_{t,w} = \mathbf{S}_l) &= \prod_{i \in G_1} (1 - f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t, c_i s_0)) \prod_{i \in G_2} f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t, c_i s_0) \prod_{i \in G_3} g(w, c_i s_0) \prod_{i \in G_4} (1 - g(w, c_i s_0)) \end{aligned} \quad (28)$$

Résumé

La Biogéographie a pour objectif de décrire et de comprendre la répartition de la biodiversité sur de grandes échelles spatiales. Les mécanismes principaux qui en expliquent la répartition sont multiples et reposent notamment sur les flux d'individus, les interactions entre les espèces et la variabilité environnementale. En dépit d'un nombre de travaux élevé utilisant plusieurs de ces éléments, le corpus théorique en biogéographie demeure très peu développé. Cependant une telle théorie est aujourd'hui nécessaire pour réagir efficacement à la crise actuelle de la biodiversité. Nous présentons ici les bases d'un modèle de biogéographie intégrative. Nous l'articulons autour de trois axes : la relation entre biodiversité locale et régionale, les interactions entre espèces et leurs réponses aux contraintes environnementales (gradient). Ce modèle stochastique fait appel aux chaînes de Markov. Il reste néanmoins suffisamment simple pour être interprétable dans le contexte de la théorie de la biogéographie insulaire. Nous ne considérons pas les espèces une à une mais l'ensemble des communautés possibles dans une métacommunauté. Nous montrons ainsi comment l'incorporation des interactions écologiques modifie les probabilités de présence et de co-occurrence des espèces et donc les relations aires-espèces classiquement étudiées en biogéographie. Grâce à l'approche communauté-centrée utilisée, nous montrons également l'influence des types de réseaux d'interactions sur les probabilités d'obtenir une communauté avec un nombre d'espèces donné. À l'aide d'un exemple théorique et d'un cas d'étude issue de la littérature, nous montrons aussi comment la nature des interactions biotiques au sein des communautés affecte profondément leur réponse aux changements environnementaux. À terme, ce modèle mécaniste de biogéographie permettra d'améliorer notre capacité à comprendre la distribution de la biodiversité aux grandes échelles spatiales et la prédictibilité de sa réponse aux changements globaux.

Abstract

Biogeography aims at describing and deciphering biodiversity distribution on Earth. Organisms flux, interactions between species, variability of the environment are responsible for spawning local diversity. In spite of an increasing number of studies explaining biodiversity patterns with these mechanisms, theoretical works are still short. However, such a theory is currently required as we are facing an important biodiversity crisis. Here we present and explore an integrative biogeography model. It is based on three components : interaction of local and regional diversity, ecological networks and environmental constraints. To combine these elements, we used a stochastic model using Markov chain. We then consider all possible communities, that is all possible species assemblages. The new model gives us some intuitive results regarding the impact of species on species-area relationship, presence of species, and co-occurrence. As indirect effect appears, these relations are slightly hazy. With our community-based approach, we also show how ecological networks shape probabilities of assemblages with a given number of species. Through two different examples, we finally showed how interactions deeply change responses of organism to environmental change. We hope this integrative biogeography model will help us to better understand biodiversity across large spatial scales and improve forecast on species responses to global change.