

Interactions écologiques et distribution des espèces

Des modèles théoriques à développer

Dans son appel pour un renouvellement de la théorie de la biogéographie des îles, Mark Lomolino soulignait le besoin d'intégrer davantage de processus écologiques et évolutifs autour des trois processus fondamentaux de la biogéographie : colonisation, extinction et évolution [?]. Au chapitre ??, je me suis confronté à ce problème en proposant une démarche pour incorporer les interactions et les contraintes abiotiques dans la TIB. J'ai proposé d'utiliser un cadre mathématique général (détaillé à l'annexe ??) reliant ces facteurs aux probabilités d'extinction et de colonisation. Cette approche est simple et prometteuse, je la considère aujourd'hui comme une extension de la TIB en ce sens que la théorie classique devient un cas particulier pour lequel les interactions et les contraintes abiotiques n'ont pas d'influence sur les taux de colonisation et d'extinction.

Le modèle proposé au chapitre ?? souligne le potentiel d'une approche communauté-centrée dans laquelle le raisonnement repose sur des probabilités de transition entre différents assemblages [?] plutôt que sur le traitement indépendant de la présence de plusieurs espèces. Il me semble que cette idée était aussi en germe dès 1972 dans le livre de Robert MacArthur, mais sans avoir été mathématiquement formalisée [?]. Partir des assemblages pour comprendre la distribution des espèces posent néanmoins un problème majeur: le nombre de communautés à envisager devient rapidement très élevé (pour n espèces, ce sont 2^n assemblages possibles), ce qui limite la mise en application du modèle développé au chapitre ?? dans sa formulation actuelle. Cela étant dit, il est possible que des moyens émergent pour réduire en complexité et qu'il soit progressivement transformé en une méthode d'inférence statique efficace.

En me confrontant à l'incorporation des interactions écologiques dans la TIB (chapitre ??), je me suis aperçu à quel point il était délicat de construire des modèles simples et élégants expliquant un grand nombre de faits. En conséquence, je ne suis pas étonné que la TIB soit toujours abondamment utilisée comme point de départ de nombreuses études [?] et cela en dépit de ces défauts reconnus dans la réédition de 2001 de *The Theory of Island Biogeography* par Edward O. Wilson lui-même : « The flaws of the book lie in its oversimplification and incompleteness, which are endemic to most efforts at theory and synthesis. »

L'objet *interactions* n'est pas simple à manipuler ; à l'échelle de la communauté, les interactions ne peuvent pas être traitées isolément : elles forment des réseaux. Un champ entier de la mathématique est dédié à l'étude de tels objets et sont appelés graphes. La théorie qui traite de ces objets est utilisée dans différents domaines pour appréhender les réseaux, qu'ils soient sociaux ou neuronaux. Les neurosciences d'ailleurs, en cherchant à expliquer la cognition à partir des réseaux neuronaux, pointent, comme l'écologie, les difficultés à comprendre les systèmes caractérisés par l'interdépendance de leurs unités [?]. Avec de tels objets à modéliser, il n'est pas étonnant de voir des questions importantes de l'écologie traitées par des mathématiques pointues [??].

En parallèle des questionnements très précis, il me semble également important que des réflexions soient menées pour aller vers des approches simplifiées et davantage intégratives. En forçant un peu le trait, en écologie nous avons d'un

côté des modèles qui avec très peu de populations considérées engendrent des dynamiques complexes voir chaotiques [dont l'existence est validée expérimentalement ??] et de l'autre des modèles comme celui de la TIB qui, avec une équation différentielle simple, propose une vision profonde de la biogéographie [?]. Je pense qu'il est tout aussi pertinent d'essayer de partir de l'échelle la plus large pour aller vers des échelles plus petites de mener la démarche inverse. Il est par ailleurs tout aussi possible que les deux objets finaux à prédire, c'est-à-dire l'abondance relative de populations en interaction et la composition spécifique sur des larges échelles spatiotemporelles, ne puissent être prédits de la même façon, comme le suggère ?, ce qui serait une forme de *rupture de symétrie* [au sens de ?]. Quoiqu'il en soit, c'est bien en essayant d'utiliser une approche simplifiée mais plus intégrative que j'ai réussi à mieux cerner le fait qu'elles pouvaient être les traces laissées par les interactions écologiques sur les distributions d'espèces.

Des théories pour mieux appréhender les données de co-occurrence

Le chapitre ?? bien que théorique, est une avancée importante en direction de l'application de mes réflexions à des données empiriques. Il y est en effet question de données de co-occurrence et de réseaux écologiques. Les données d'occurrence constituent une source de réflexion importante pour les biogéographes sur lesquelles se concentre l'effort de développement méthodologique du domaine [???]. Les données de co-occurrence sont issues de la considération simultanée de données d'occurrence de plusieurs espèces sur un ensemble de sites dispersé le long d'un gradient géographique. Exploiter ces données permet, par exemple, d'envisager la structure des assemblages de demain [?]. En proposant une réflexion de l'impact des interactions écologiques sur les données de co-occurrence, j'ai essayé d'améliorer la compréhension de la nature de l'information que pouvaient contenir les données de co-occurrence. Ce travail est crucial pour orienter le développement des outils sur lesquels sont construits les scénarios de changement de la biodiversité [?]. De manière générale, il s'agit de comprendre le lien qu'il existe entre la distribution d'une espèce et sa niche hutchinsonienne [??]. En utilisant un modèle basée sur des probabilités simples et la version trophique de la TIB [?], j'ai découvert des attentes théoriques précises sur les données de co-occurrence et j'ai montré que l'empreinte des interactions écologiques sur les données de co-occurrence n'est pas appréciable, notamment lorsque les interactions sont nombreuses.

L'article présenté au chapitre ?? propose de tester la théorie du chapitre ?? . En analysant des données de co-occurrence pour des systèmes dont les interactions étaient documentées, j'ai montré que celles-ci laissent des traces visibles dans les données statiques de co-occurrence. La détection de signaux de co-occurrence imputables aux liens écologiques liant les espèces n'est cependant possible que sous certaines conditions, à savoir lorsque les espèces interagissent directement, soit quand le nombre d'interactions est limité. De manière cohérente, la distribution d'un prédateur spécialiste est très corrélée avec celle de sa proie alors qu'un prédateur généraliste voit sa distribution partiellement corrélée avec un grand nombre de distributions, celle de ces proies, ce qui rend difficile la présence d'un signal clair dans la co-occurrence d'un généraliste avec une de ces proies. Un signal peut néanmoins exister lorsque l'on examine la corrélation de la distribution de ce prédateur et la répartition géographique jointe de l'ensemble de ces proies.

En travaillant sur les co-occurrences avec des données de distribution d'espèces en interaction, j'ai aussi pointé du doigt un problème important de l'application des SDMs au regard des réseaux écologiques. La co-occurrence forte de deux espèces est souvent interprétée comme le témoin de la similarité de leurs besoins physiologiques, ce qui justifie d'utiliser des projections à l'échelle de l'espèce pour prédire des communautés [??]. Cela dit, en partant de ce principe et en optant pour l'utilisation d'un espace explicatif fait exclusivement de variables abiotiques, le risque est très fort d'attribuer la co-occurrence aux variables abiotiques alors que la cause profonde de cette co-occurrence est l'interaction entre les espèces. Il en est de même en inférant la distribution d'une espèce à partir de la distribution des autres espèces du réseaux : en nous concentrons sur les variables biotiques, nous occulterions le signal abiotique. Ce problème de choix des variables est illustré au chapitre ?? dans lequel j'ai montré que l'utilisation de SDMs affaiblissait considérablement le signal observé sur les données de co-occurrence brutes (pour lequel les facteurs abiotiques ne sont pas intégrés). Au lieu de conclure que la co-occurrence est contrainte par les variables pédoclimatiques, j'ai cherché la cohérence de cette affaiblissement et constaté que même les associations les plus fortes (pour les prédateurs spécialistes et leurs proies) disparaissaient et qu'un modèle simple basé sur la présence de proies était plus performant que certains SDMs. Ainsi, l'association entre deux espèces interagissant n'est pas nécessairement capturée de manière adéquate par les SDMs, ce qui jette le doute sur la qualité des prédictions basées sur les SDMs. Pour remédier à cela, une fusion méthodique des deux types d'informations est nécessaire [??]. Dans les cas précis d'un prédateur et de ses proies¹, il y a un lien évident entre les distributions: le prédateur est nécessairement limité par la distribution conjointe de ces proies [??]. La reconnaissance des réalités des interactions biotiques auxquelles les espèces sont soumises doit être au coeur d'un renouvellement des approches pour prédire des espèces en réseaux [?].

Tout au long des chapitres ?? et ??, j'ai souligné l'intérêt des développements théoriques pour mieux comprendre les données empiriques. En partant initialement de la question *est-ce que les espèces qui interagissent co-occurrent différemment que celles qui n'interagissent pas*, j'ai compris qu'il n'y avait pas de réponse tranchée, mais plutôt une réponse qui dépendait de la nature du réseau. Ce résultat sera, je pense, très utile pour amener une lumière nouvelle sur le débat qui anime la communauté des biogéographes autour de la question du rôle des interactions dans la distribution des espèces aux larges échelles spatiales [??]. Bien que dans les dernières années ont connu des avancements méthodologiques significatifs avec l'essor des JSDMs [???], il faut prolonger l'effort pour intégrer davantage d'informations biologiques dans les SDMs car l'intégration systématique des co-occurrences n'est peut être pas suffisante. Je n'ai été capable d'interpréter de manière cohérente les données de co-occurrence qu'avec l'apport d'une source d'information extérieure : celles des réseaux, grâce à laquelle j'ai pu montrer que l'importance des interactions n'était pas seulement une question d'échelle spatiale [??], mais aussi un problème de topologie du réseaux d'interaction du système étudié.

¹ cela est aussi valable pour un pollinisateur et les plantes qu'il pollinise, ou encore pour un parasite et ses hôtes.

Vers une biogéographie prédictive?

Les défis à relever dans un monde en changement

Érosion de la biodiversité, extinctions de masse, perte de services écosystémiques, la liste est longue des bouleversements biologiques de notre époque. Le cinquième rapport d'évaluation du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (le GIEC²) souligne qu'il y a très peu de doute sur le lien entre les activités humaines et ces changements. Pour y faire face, les gouvernements d'un grand nombre de pays doivent agir de concert et, ces dernières années nous donnent des raisons d'espérer. En janvier 2013 se tenait la première réunion de la Plate-forme Intergouvernementale scientifique et politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques (l'IPBES³) qui se veut être un acteur privilégié de la sauvegarde de la biodiversité à l'échelle mondiale [?]. En décembre 2015, l'accord de Paris sur le climat signé formellement par 175 pays lors de la 21^{ème} conférence des parties (COP21), et ratifié par la Chine et les États-Unis au début du mois de septembre 2016, vise des réductions considérables de gaz à effet de serre à l'échelle mondiale. Ajouté à ces initiatives internationales, des initiatives nationales attestent de la prise de conscience des enjeux de la biodiversité. Ainsi, en France, projet de loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages a été adopté le 20 juillet 2016 et prévoit la mise en place de l'agence française pour la biodiversité. En dépit des défis écologiques à relever, il faut également reconnaître les problèmes liés à l'état d'avancements des connaissances en écologie. C'est un obstacle considérable : comment la communauté scientifique peut-elle envoyer un message fort et cohérent aux décideurs politiques quand elle est traversée par des débats non résolus? Pour rebondir sur un exemple donné en introduction : si l'érable à sucre ne peut migrer assez vite pour suivre les conditions favorables, nous pouvons artificiellement déplacer des arbres pour pallier ce problème, c'est ce qu'on appelle la migration assistée. Mais comment anticiper les conséquences de l'utilisation massive d'une telle pratique? Il faut alors que les différentes positions du débat scientifique soient intégrées dans la construction du cadre législatif entourant cette pratique, ce qui constitue autre défi considérable [?].

La crise d'extinction majeure que nous traversons [?] est un moment de restructuration intense des communautés. Ce phénomène est particulièrement visible dans les aires urbaines où les communautés natives sont remplacées par des communautés adaptées aux milieux anthropiques. Depuis la seconde partie du XIX^{ème} siècle, la ville de New York a ainsi perdu 578 espèces natives de plantes vasculaires et gagné 411 espèces non-natives [?]. Ces communautés urbaines sont, par ailleurs, plus homogènes à travers les États-Unis que les communautés endémiques [?]. De manière générale, les espèces spécialistes subissent un recul plus marqué que celui des espèces généralistes, ce qui conduit à une homogénéisation fonctionnelle qui s'ajoute à une homogénéisation taxinomique [?]. Face à ces restructurations deux attitudes opposées existent : d'un côté la restauration des communautés qui postule l'existence d'une intégrité écologique des systèmes naturels [?] et de l'autre la primauté du bon fonctionnement des systèmes écologiques quelle

²Tous les documents émis par le GIEC sont disponibles en ligne sur le site du GIEC <https://ipcc.ch> et certaines initiatives rassemblent en des documents synthétiques leurs conclusions, voir par exemple <http://leclimatchange.fr>.]

³L'IPBES a été construit sur le même modèle que le GIEC en ayant pourtant un mandat plus large, car en plus de faire une synthèse des connaissances en vue de guider les décideurs politiques, elle a aussi d'autres rôles, dont celui de le générer des connaissances [?].

qu'en soit la composition, ce que résume la formule *Don't judge a species on their origin*, titre d'un article de Mark Davis qui développe cette idée [?].

Alors, doit-on lutter contre le Frelon asiatique? Au-delà d'un positionnement éthique, il y a une forme de spéculation dans la réponse car il faut répondre à une autre question : quelle seraient les conséquences de l'inaction? Si nous laissons la population de frelon grandir, peut-être qu'une partie de l'entomofaune européenne disparaîtrait. Mais peut-être aussi que les abeilles domestiques auraient des stratégies de défense plus efficaces ce qui pourrait stabiliser la population du frelon. Les théories actuelles ne nous permettent pas de savoir avec exactitude lequel des scénarios est le plus probable, et nous constatons que dans les systèmes vivants, la surprise est généralement la règle. Dans une étude très récente sur le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), un oiseau commun du centre de l'Australie, Mylene M. Mariette et Katherine L. Buchanan, ont montré qu'au dessus de 26°C le mâle, seul adulte dans le nid, produit un chant particulier destiné à ces oeufs induisant une réduction significative de la taille des futurs oiseaux adultes dont la fertilité est augmentée [?]. Face à cette étude, on mesure les difficultés pour intégrer l'ensemble des réponses possibles des espèces face à une perturbation. Leur connaissance exhaustive semble pourtant nécessaire pour prédire de manière adéquate la réponse des écosystèmes aux changements actuels. Les systèmes biologiques sont d'une haute complexité et nos connaissances sont très incomplètes. Nous devons reconnaître nos carences théoriques mais rester ambitieux pour construire une écologie prédictive [?].

Des règles en écologie?

Dans un article publié en 1999, John H. Lawton pose la question suivante : y a-t-il des lois générales en écologie? Lawton y relève que les systèmes écologiques sont contraints par des lois fondamentales, incluant notamment les principes de la thermodynamique et l'évolution. Il place au niveau de ces lois fondamentales les interactions écologiques qu'il présente comme une *observation* [selon ces mots, ?]. En dehors de ces lois, Lawton argumente qu'il n'y a pas de règle universelle, mais plutôt des règles applicables à un nombre restreint de systèmes écologiques. Cette idée est résumée par la formule suivante (p.178) : « The universal laws do not allow us to predict the existence of kangaroos ». Dans son article, Lawton dresse un portrait d'une écologie dominée par la contingence et suggère d'aller chercher des règles dans la macroécologie. En dépit de la pertinence de ses développements, Lawton oublie, à mon avis, de répondre à une question centrale : quels doivent être les objets des prédictions ? Cherchons-nous vraiment à prédire l'existence des kangourous? Peut-être que l'objet de la prédiction est plutôt la probabilité de l'émergence, en Australie, dans un contexte biotique et abiotique donné, d'un marsupial herbivore d'une taille donnée. Il me semble que présenté ainsi, l'objectif est bien plus atteignable que celui présenté par Lawton. La contingence des systèmes biologiques nous indique qu'il faut un formalisme qui envisage des possibilités et non pas la supposition d'existence de règles dans ces systèmes. Ainsi, en suivant le physicien James C. Maxwell, le second principe de la thermodynamique nous indique que lorsque l'on met en présence de l'eau chaude et de l'eau froide initialement séparées, obtenir de l'eau tiède après un certain temps est simplement un événement très probable.

Les communautés ont vraisemblablement toutes un fonctionnement et des propriétés uniques, néanmoins, il y a aussi des rôles écologiques similaires entre différents réseaux. Les trop-prédateurs par exemple : ces espèces de niveaux trophiques élevés structurent profondément les communautés, leur extinction ont de fortes influences sur l'ensemble de la communautés [????]. En plus de relever les similarités, il faut essayer de comprendre les différences de fonctionnement au regard de la différence en termes de composition spécifique. De même que la loi universelle de la gravitation dépend de la masse des deux corps en interaction et de la distance qui les séparent, les lois de l'écologie pourraient dépendre de la composition en espèces ou même de la combinaison des caractéristiques de ces espèces (on parlera de traits fonctionnels). C'est peut-être, à la suite de MacArthur et Wilson [?], dans la réduction des espèces à quelques propriétés que des règles émergeront [??].

Une des premières propriétés est tout simplement la masse des espèces dont dépendent un grand nombre de propriétés écologiques [?]. Le lien avec les lois de la thermodynamique est évident: les êtres vivants, pour se maintenir (et donc respecter les principes thermodynamiques) ont des besoins énergétiques qui augmentent avec la taille. La taille impose donc des contraintes essentielles pour construire des approches cohérentes (ce que j'ai essayé de faire au chapitre ??) sans lesquelles la recherche de règle éventuelle serait délicate. Il est difficile d'argumenter que l'écologie a des règles universelles mais il est encore plus délicat de démontrer qu'il n'y en a pas. Aussi, constatant l'absence actuelle de lois universelles en écologie, je dirais que nous avons besoin de trouver les chemins par lesquelles elles pourraient éventuellement être révélés, de même que pour révéler les traces des interactions écologiques, c'est finalement la méthode qu'il m'a d'abord fallu trouver.

Une théorie intégrative de la biogéographie

Malgré les avancements théoriques des dernières années en biogéographie, l'appel lancé par Mark Lomolino en 2000 reste d'actualité [?]. L'effort d'intégration ordonné de concepts clés issus de différents champs de l'écologie dans une théorie intégrative de la biogéographie doit être poursuivi [?]. Avec l'éclairage que je propose sur la relation entre la distribution des espèces et les interactions écologiques, j'espère que mes travaux participeront à avancer vers une telle théorie. Comme je l'ai indiqué tout au long de ma thèse, ce n'est pas tant la liste des mécanismes qui pose problème mais bien leur articulation cohérente sans laquelle on ne peut connaître leur importance relative, ce qui freine l'émergence des méthodes plus cohérentes pour prédire la distribution d'espèces. Néanmoins, comme le relevaient Miguel B. Araújo, et Carsten Rahbek, pendant que la recherche progresse, il faut essayer de tirer le meilleur parti de l'état actuel des connaissances [?] :

We will never be able to predict the future with accuracy, but we need a strategy for using existing knowledge and bioclimatic modeling to improve understanding of the likely effects of future climate on biodiversity.

Les écosystèmes sont des objets complexes, des réseaux dynamiques d'objets tout aussi complexes. Prédire la composition précise d'un écosystème donné semble un objectif inatteignable, mais estimer le temps de survie d'une

espèce dans un contexte biotique et abiotique semble être plus à notre portée. Pour y arriver, pour avoir une vision cohérente de la dynamique des écosystèmes sur des échelles de temps plus longue, on ne peut négliger ni les processus écologiques ni les processus évolutifs : nous devons construire des approches intégratives. Nous devons pour cela trouver le liant entre tous ces processus, examiner soigneusement les contraintes auxquelles les espèces n'échappent pas. Les contraintes énergétiques (voir chapitre ??) en sont un bon exemple. Même l'évolution, toute aussi pourvoyeuse de contingence qu'elle soit, apporte son lot de contraintes: elle met en jeu une variation qui engendre un différentiel démographique dans un contexte biotique et abiotique donné. Comme le rappelait Wallace au troisième chapitre de son livre *Island Life*: « In the first place we must remember that new species can only be formed when and where there is room for them. »