

# 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 frontalement 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 reliant ces facteurs aux probabilités d'extinction et de colonisation. Il me semble que 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 : les interactions et les contraintes abiotiques n'ont pas d'influence sur les taux de colonisation et d'extinction.

Le modèle proposé au chapitre ?? suggère aussi le potentiel de réfléchir en terme de probabilité d'assemblage [?] plutôt que de considérer les espèces individuellement. A la lecture du livre de Robert MacArthur publié en 1972, j'ai ressenti que cette idée était présente mais pas formulisée [?]. Partir des assemblages pour comprendre la présence d'espèces pose un problème technique très concret: le nombre de communautés à envisager devient rapidement très important (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 est délicat de construire des modèles simples, élégants expliquant un grand nombre de faits. En conséquences, 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 ré-édition 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. Il y a un champ de la mathématique entier dédié à l'étude de tels objets appelé graphes et la théorie qui traite de ces objets est utilisée pour appréhender des réseaux de toutes sortes qu'ils soient sociaux ou neuronnaires. D'autres champs de la biologie utilisent ces objets, les neurosciences par exemple, et pointent également les difficultés à comprendre les systèmes caractérisés par l'interdépendance de ses unités. L'écologie des réseaux bénéficie très directement des travaux de mathématiciens et de physiciens dont elles retirent des outils performants et de plus en plus pointus, ce qui ajoute à la difficulté du sujet une complexité technique.

En parallèle des questionnements très précis que soulèvent différents champs de l'écologie, il me semble également important que des réflexions soient menées pour aller vers des modèles plus intégratifs. Une part importante de l'effort

doit être dédiée à 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 voire 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 qu'il est tout aussi pertinent d'essayer de partir de l'échelle la plus large pour aller vers des échelles plus petites que 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 spatio-temporelles ne puissent être prédits de la même façon [ce qui serait une forme de *rupture de symétrie* ?]. Quoi qu'il en soit, c'est bien en essayant d'utiliser la première approche que j'ai mieux cerné quelles 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 un pas important 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 lequel 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 même gradient biogéographique. 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 de compréhension du lien qu'il existe entre les processus écologiques et les données de distributions analysées 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 du lien qu'il existe entre la distribution d'une espèce et sa niche hutchinsonienne [??]. En utilisant un modèle de probabilité simple 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 ?? proposent 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 est cependant possible que sous certaines conditions: lorsque les espèces interagissent directement, lorsque 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'espèce 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 là, lorsque l'on prend pour espace explicatif seulement les variables abiotiques, l'occurrence des espèces seulement des variables climatiques, il est vraisemblable que nous capturons une part de l'impact des interactions dans la distribution sans pour autant le voir. Nous avons montré au chapitre ?? que l'utilisation de SDMs pour obtenir des co-occurrences intégrant les contraintes abiotiques affaiblissait considérablement le signal observé sur les données de co-occurrence brutes. L'interprétation immédiate consiste à dire que la co-occurrence est contrainte par les variables pédo-climatiques abiotiques. Néanmoins, le fait que même les associations les plus fortes (pour les prédateurs spécialistes et leur proie) disparaissent et qu'un modèle simple basé sur la présence de proies soit plus performant que certains SDM, semble indiqué qu'une portion de l'effet des interactions et comme nous ne sommes pas en mesure de connaître précisément cette part, il se peut que l'association soit pas très bien reflétée dans les prédictions basées sur les SDMs. C'est bien la fusion méthodiques des deux informations qui doit permettre d'aller vers des approches systématiques [?]. Dans les cas précis d'un prédateur et ses proies<sup>1</sup>, il y a un lien évident entre les distributions: le prédateur est nécessairement limité par la distribution conjointe de ces proies [??]. Ainsi, la reconnaissance de cette réalité doit être au coeur d'un renouvellement des approches pour prédire des espèces en réseaux.

Du chapitre ?? au chapitre ??, j'ai souligné l'intérêt des développements théoriques pour mieux comprendre des données empiriques. En partant initialement de la question *est-ce que les espèces qui interagissent co-occurent différemment que celle 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 aux larges échelles spatiales. En méditant sur ce chapitre, j'ai également bien compris comment le choix d'un espace explicatif donné pouvait amener à des conclusions qui demandaient une alternative. Bien que dans les dernières années avec l'essor des JSDMs il y a une attention particulière, il faut apporter davantage de biologie pour bien comprendre les données que nous traitons et notamment rapidement lever l'hypothèse d'indépendance [?]. Je suis convaincu que le problème des interactions n'est pas seulement question d'un problème d'échelle spatiales[??], mais c'est aussi une question qui concerne la nature du système étudié. Mes résultats sont seulement un premier indice fort en ce sens et soulignent l'intérêt d'étudier le système pour conclure la nature des facteurs qui sont à prendre en compte. Pour aller plus loin dans ma réflexion, il faudrait, je pense, que nous parvenions à une caractérisation des systèmes pour lesquels les interactions sont ou ne sont pas importantes afin que l'on puisse avoir des règles efficaces pour savoir quelles types d'approches est pertinentes pour quel type de système. C'est une étape importante et longue pour aller vers des prédictions robustes qui sont très aujourd'hui plus que nécessaires. En particulier je pense que l'intégration systématique des co-occurrences à travers les JSDMs tels qu'ils sont présentés aujourd'hui ne permettra pas toujours de comprendre ce qu'il se passe [???].

<sup>1</sup> cela est aussi valable pour un pollinisateur et les plantes qu'ils pollinisent 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 masses, perte de service 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 GIEC<sup>2</sup>) souligne qu'il n'y a très peu de doute sur le lien entre les activités humaines et ces changements. Pour y faire face, les gouvernements d'un maximum de pays doivent agir de concert. Les événements des derniers mois sont une source d'espoir avec l'accord de Paris obtenu lors de la 21<sup>ème</sup> conférence des parties (COP21) et que la Chine et les États-Unis ont signé au début du mois de septembre 2010, en marge du sommet du G20 à Hangzhou (est de la Chine). En 2013, la première réunion de la Plate-forme intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (l'IPBES<sup>3</sup>) avait également apporté de nombreux espoirs dans la protection de la biodiversité à l'échelle mondiale. De plus, dans différents pays naissent des initiatives pour faire face aux enjeux de la biodiversité, en France par exemple, la loi française sur la biodiversité prévoit la mise en place d'une agence française pour la biodiversité dans les prochains mois. En dépit de la reconnaissance des défis posés par la biodiversité, il faut également reconnaître les problèmes de l'état d'avancement 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 populations d'érables pour pallier ce problème, c'est ce qu'on appelle de migration assistée. Mais comment savoir les conséquences de l'utilisation massive d'une telle pratique? Il faut alors que les différentes positions du débat scientifique soit intégrées dans la construction du cadre législatif entourant cette pratique, ce qui est un 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 ont été remplacées par des communautés adaptées au milieu anthropisé. La ville New York a ainsi perdu 578 espèces natives de plantes vasculaires et gagné 411 non-natives [?]; ce changement de communauté a aussi été signalé comme étant d'une homogénéité supérieure aux communautés endémiques [?]. De manière plus générale, on assiste à un déclin des espèces spécialistes plus intense que celui des espèces généralistes, ce qui conduit à une homogénéisation fonctionnelle qui s'ajoute à une homogénéisation taxonomique [?]. La restructuration des communautés peut amener à deux positions opposées : d'un côté l'idée de restaurer les communautés pour promouvoir une intégrité écologique des systèmes naturels [?] et de l'autre une forme d'examen de la communauté perturbée et de privilégier le bon fonctionnement du système sans regarder l'endémisme de ce que résume la formule *Don't judge a species on their origin* qui est le titre d'un article de Mark Davis

<sup>2</sup>Tous 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>.

<sup>3</sup>L'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'autre rôles dont celui de générer des connaissances [?].

qui développe cette idée [?].

Doit-on lutter contre le frelon asiatique? Quelles seraient les conséquences de l'inaction? Une partie de l'entomofaune européenne pourrait disparaître mais peut-être que les abeilles domestiques deviendraient plus efficaces et finiraient par stabiliser la population du frelon. Comment faire lorsque la surprise est 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 avec dans le nid produit un chant particulier à ces oeufs induisant ainsi un changement particulier, réduisant la taille des oiseaux adultes et augmentant la fertilité [?]. Face à cette surprise de taille, comment penser être en mesure de connaître l'ensemble des mécanismes dont regorgent les systèmes vivants et dont la connaissance semble nécessaire pour prédire la réponse des écosystèmes? Sans même parler d'évolutions, les systèmes biologiques sont d'une haute complexité qu'on ne connaît que très partiellement, il faut être reconnaître l'état de nos connaissances et accepter nos difficultés pour faire face à l'ensemble des challenges qui demandent de prédictions fiables et surtout de grands efforts théoriques [?].

## **Des règles en écologie et évolution?**

En 1999, John H. Lawton posait la question suivante : Y a-t-il des lois générales en écologie?. Il relevait que les systèmes écologiques sont contraints par des lois physiques fondamentales comme les principes de la thermodynamiques auxquels s'ajoute l'évolution et aussi l'observation (selon ces mots) que les espèces interagissent entre elles et avec leur milieu [?]. Cet auteur affirme qu'il n'y a pas de lois universelles propres à l'écologie mais plutôt plusieurs règles assez peu générales et que finalement les lois fondamentales ne permettent pas de tout expliquer, cet idée est résumée par la formule suivante (p.178) : « The universal laws do not allow us to predict the existence of kangaroos; ». Je pense que les idées de Lawton posent un certain nombre de bonnes questions mais pose aussi la question de quels peuvent être les objets de prédictions. Cherchons 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 indique seulement qu'il faut construire des règles qui envisagent des possibles et non qu'il n'y a pas de règle. Ainsi, je rappellerai que l'explication statistique du second principe nous dit que si dans un même récipient on met de l'eau chaude et de l'eau froide initialement séparées par un obstacle, lorsque l'obstacle est enlevé, avoir de l'eau tiède est simplement plus probable.

De même il me semble qu'il est trivial de dire que les communautés sont toutes différentes et que les espèces sont différentes mais il y a des similarités et des différences qui peuvent être intégrées dans un cadre conceptuel pertinent. On peut avoir des objets mais les regrouper est une première étape importante quelle que soit la loi comme on le fait en mathématique. Cette catégorisation est une constante dans les travaux en écologie, elle peut être de différente nature mais souvent fonctionnelle nous parlons ainsi de producteurs primaires, de proie, de prédateur, de généraliste, de spécialiste... Peut-être que certaines lois s'appliquent à certaines espèces et pas d'autres à certaines combinaisons et pas d'autres. Ce n'est

nécessairement des lois différentes se sont peut-être des lois à décliner et que ces lois dépendent des objets en question. Cette idée d'avoir des lois basées sur un set de caractéristique est au cœur de En 2006, McGill proposait de rebâtir l'écologie des communautés des traits fonctionnelle, ces traits qui mesurent différentes propriétés des espèces [?]. Ainsi au lieu de se référer à une catégorisation de l'espèce par son no taxonomie un ensemble plus objectif sur la bases desquelles des règles sont à trouver notamment sur les stratégies de modélisation des ranges. Et mieux en composition su des prédiction sur les set de traits sont possibles.

Le problème qu'ajoute l'évolution est la variation de ces sets de traits en il faut en saisir les raisons. Néanmoins, l'évolution n'apporte pas que des contingences mais bien aussi une nécessité, dans le contexte dans lequel l'espèce a émergé, elle a réussi à ce perpétué et donc trouver des ressources, eu un succès reproducteur. Je pense qu'il faut davantage insister sur le cadre dans lequel notamment l'insertion au sein d'un réseau qu'il doit être une contrainte forte, et comprendre comment les variations peuvent apporter la place. Ainsi, pouvons nous faire des hypothèses sur les produits de l'évolution? Pouvons nous dire qu'ils ont considérablement optimisé l'utilisation de et que la richesse que nous connaissons est optimale [?]. De même les allométries 'allométrie aussi [?] n'y a-t-il pas un fonctionnement qui assume que émerger?. Récemment Ian Hatton et collègues ont montré une relation bien particulière : il y a un lien entre la biomasse de différents niveaux trophiques mais la relation n'est pas quelque en 3/4 comme une relation allométrique. L'espoir mais la publication de Ian Hatton eût faire douter de l'absence de l'absence de règle. Comment croire qu'il n'y a pas des principes d'ordre énergétique là-dessous. Convergence... La présence importante des relations allométriques est en fait un espoir de règle mais a été envisagé au niveau des réseaux. [?].

## **Vers une théorie en intégrative de la biogéographie**

L'effort théorique en biogéographie doit se faire autour être intégration ordonnée de concepts clés issus de différents champs de l'écologie [?] est une clef essentielle pour aller vers des prédictions de Ainsi, alors que les conditions climatiques et plus généralement la géographie physique sont classiquement évoquées pour expliquer la répartition des espèces ?, les interactions entre espèces sont quant à elles souvent occultées. De même, bien que les processus évolutifs soient souvent évoqués comme déterminants majeurs de la diversité des espèces ?, leurs effets à court terme sont souvent ignorés ? dans les scénarios décrivant la biodiversité de demain ?. La difficulté principale est alors de produire des modèles (théoriques en première instance) qui intègrent l'ensemble des processus et les relations qu'ils entretiennent ? tout en gardant une relative simplicité. Une théorie intégrative en biogéographie pourrait être le meilleur point d'ancrage pour construire de nouvelles approches appliquées. Avec une telle théorie en main, nous pourrions aller vers l'enjeu majeur de ces dernières années en biogéographie : relâcher les hypothèses que les modèles classiques de répartition des espèces d'aujourd'hui utilisent (notamment en occultant les interactions) pour prédire la biodiversité de demain ?.

Dans ma thèse j'ai montré que yMa des choses à découvrir et redécouvrir et des espoirs. trouver les règles dans des systèmes de nombreuse entités hautement complexes individuellement et qui interagissent en soit et dynamiques

dans le temps est l'espèce c'est un défi d'une immensité. Mais il y a des interdépendances des réalités, des lois thermodynamique, organisée consommation énergie pour l'être faillible l'espèce à une histoire elle est là, elle est insérée dans le réseau. Bien sûr il y a un certain nombre de choses comment ne pas oser que le legs de la TIB n'est pas quelque chose mais et l'ensemble des théories est souvent ramené à un schéma à une catégorie et comme moi j'ai montré que des systèmes pour lesquels les interactions sont plus ou moins importantes, je pense qu'il y a un premier travail de catégorisation.

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. [?].

Des modèles repenser plus biologique et aussi comprendre quels types d'approche pour quels systèmes Cette terminologie soulève bien des différences majeures mais de manière paradoxale les SDMs dont j'ai souvent parlé dans mon travail de thèse semblent être valables pour toutes les espèces. Bien entendu dans les faits les chercheurs connaissent le plus souvent les différences des grands groupes et les approches les plus appropriées pour tel ou tel groupe. Néanmoins quand on ne reconnaît pas dans une forme de systématisation ces différences. Ainsi, si par exemple, la plupart des SDMs sont efficaces pour traiter des arbres mais plutôt problématiques pour traiter des oiseaux, il me semble qu'il faut expliquer pourquoi et ne pas essayer d'affirmer que les interactions sont importantes ou pas basé sur un ensemble particulier d'exemple bien choisi. En disant cela je pense qu'il serait souhaitable d'avoir des arguments théoriques solides pour dire quel ou quel type d'espèce il faut prendre en compte tel ou tel facteur pour bien comprendre. Cette idée peut être basée sur les traits fonctionnels.

Il est plus facile de s'appuyer que sur des corrélations d'autant plus que si des corrélations fortes existent une explication peut alors voir le jour. avoir des erreurs quantifiables mieux dessiner ce qui est sûrement plus déterministe de ceux qui l'ont moins Ça ne fait pas une théorie on peut espérer que c'est une bonne approximation. Mais continuer ma contribution dans les prochaines années.

De même peut être que des hypothèses ambitieuses, dans des temps à venir à aller vers des systèmes énergétiques. Aller vers des contraintes énergétiques mais il est dur qu'on trouvera des règles fiables sur un système qui bien que régi par des règles physiques assez bien comprises est un moteur de stochasticité. Oui de l'énergie sur le temps et l'espace.

Chapitre 3 Wallace

In the first place we must remember that new species can only be formed when and where there is room for them. (Wallace :56)