

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 à 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 neuronaux. 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 indiquer 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 proies¹, 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 cœur 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 pertinent 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 [???].

¹ cela est aussi valable pour un pollinisateur et les plantes qu'ils pollinisent ou encore pour un parasite et ses hôtes.

Vers une écologie 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 que connaît notre époque. Le cinquième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (le GIEC²) souligne qu'il n'y a très peu de doute sur le lien entre les activités humaines et ces changements. Nous devons accepter et agir de manière concertée. Les derniers mois sont une source d'espoir pour une action co-ordonnée entre de nombreux pays avec l'accord de Paris leur de la 21^{ème} conférence des parties (COP21). Un organisme, l'IPBES, qui se veut une entité (*Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*) [??]. Dans différents pays naissent des initiatives pour faire face aux problèmes de la Biodiversité: la France sur la biodiversité prévoit la mise en place d'une agence française pour la biodiversité. En dépit de sa reconnaissance qui nous donne des espoirs, il faut aussi reconnaître la complexité du vivant et les dégâts que soulève. Comment la communauté scientifique peut-elle envoyer un message fort et cohérent quand elle est traversée par des débats non résolus? Pour prendre un exemple, si le climat et que certaines espèces, comme l'érable à sucre, ne peuvent migrer assez vite, nous pouvons artificiellement le déplacer et faire de la migration assistée mais comment savoir les conséquences de l'utilisation massive d'une telle pratique, la connaissance n'est pas suffisante il faut mettre en place des cadres de réflexion et adapter le cadre législatif en conséquence [?]

Une des caractéristiques de notre époque n'est pas seulement une crise d'extinction [?], c'est aussi une recombinaison des communautés. Au niveau des villes les communautés natives sont remplacées par des communautés urbaines, adaptées à ce cadre mais aussi bien plus homogènes que les communautés endémiques [?]; la ville de New York a perdu 578 espèces natives et gagné 411 non-natives. A une échelle plus large on assiste à une diminution des espèces spécialisées au profit d'espèces généralistes et cela conduit à une homogénéisation fonctionnelle. Les extinctions de certaines branches, sont une perte de potentiel évolutif et préfigure une homogénéisation à court terme [?]. Localement les espèces envahissantes et il se peut que ces communautés aient dans son article au sujet de voter 'Don't judge a species on their origin' Mark Davis prend à rebours un certain nombre d'idées reçues et souligne que les effets des envahisseurs peuvent être positifs [?]. Que faire face à des systèmes dont on ne sait pas vraiment dont pour certains la règle est souvent qu'il n'y en a pas.

Alors que faire, doit-on lutter contre le frelon asiatique? Et si on faisait rien, peut-être que qu'une partie de l'entomofaune disparaîtrait, peut-être que les abeilles domestiques deviendraient plus efficaces et finiraient par stabiliser sa population. 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 [?], Sans même parler d'évolutions, les systèmes biologiques sont d'une haute complexité il faut une modestie et accepter l'état partiel de nos connaissances et accepter que les erreurs de nos prédictions sont potentiellement très grandes mais [?].

²giec

Des règles en écologie et évolution?

En 1999, John H. Lawton posait la question de savoir s'il y avait des règles en écologie. Sa réponse était qu'il y avait des règles mais de très générale. Mais des règles suffisent et si les lois thermodynamiques s'appliquent mais peu applicables pour bien comprendre je pense qu'il faut également entreprendre un travail de catégorisation. Des milliers de genres en mathématiques et des objets différents, il fait des catégories et prêter attention à leur articulation. De manière tout à fait probante, l'étude de la nature a été un travail de groupement pour essayer de classer les êtres vivants par des critères plus ou moins cohérents. La classification que nous connaissons maintenant se base sur les liens de parenté entre les êtres vivants. En plus de cette catégorisation globale, nous regroupons les animaux de manière fonctionnelle en écologie et nous parlons ainsi de producteurs primaires, de proie, de prédateur, de généraliste, de spécialiste... Cette terminologie soulève bien des différences majeures mais de manière paradoxale les SDM 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 SDM 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. En 2006, McGill proposait de rebâtir l'écologie des communautés des traits fonctionnels, ces traits qui mesurent différentes propriétés des espèces [?]. Ainsi au lieu de se référer à une catégorisation de l'espèce par son nom taxonomique un ensemble plus objectif sur la base desquelles des règles sont à trouver notamment sur les stratégies de modélisation des ranges. Et mieux en composition sur des prédictions sur les sets de traits sont possibles.

Le problème de l'évolution est la surprise mais aussi des contraintes. L'idée de l'évolution et de différentielle démographique est puissante aussi en comment fonctionne. Si on ne peut pas prévoir toutes les propriétés des espèces de l'évolution en ce sens de composante historiques, il y a une chose sûre dans le contexte donné l'espèce a su se pérenniser. Cela pourrait-il conduire à des règles sur les produits de l'évolution? Quelles hypothèses pouvons-nous faire sur les produits de l'évolution? Si on peut supposer qu'il y a des compétitions ou la règle est le changement cette même propriété a-t-elle des propriétés sur le long terme. Peut-on affirmer que les produits de l'évolution dans un environnement stable amène à des entités qui optimisent l'utilisation de l'énergie. Si oui, que dire des produits de l'évolution dans avec variation. Si on peut faire des hypothèses comment les tester. 2014, Hurlbert et Stegen propose une série d'hypothèses pour mettre en évidence l'impact de l'énergie sur l'évolution la troisième hypothèse est temps suffisant pour l'équilibre. Une telle hypothèse une forme de maximisation de la production de la biomasse et l'utilisation qui est peut être. Peut-être que les différents mécanismes en jeu dans les processus évolutifs amène probablement à une forme de stationarité...

Dans l'article de [?] les allométries offre-t-elle un espoir peut-on facilement résoudre la diversité des réseaux [?] grâce de l'allométrie aussi [?]. 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 qualconque 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 enviadagé au niveau des réseaux.

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. [?].

Vers une théorie en intégrative de la biogéographie

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 entoté 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 interpdépendances des réalité, des loins thermodynamique, organisé consommation énergie pour l'être fatilité l'espèce à une histoire elle est là, elle est insérée dans le réseaux. Biensur il y un certain nombre de chose comment ne pas oender que le lègue de la TIB n'est aps quelque chose mais et l'emsmeble des théories est souvent resreint à un chmape à une catégoriei et comme moi j'ai montrés que des système pour lesquels les interaction sont plus ou moins importnates, je pense qu'il y a un un premier travaux ed évatégoraisation.

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 prédctions 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 entretient ? 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'enjeux majeurs de ces dernières années en biogéographie : relâcher les hypothèses que les modèles classiques de répartitions des espèces d'aujourd'hui utilisent (notamment en occultant les interactions) pour prédire la biodiversité de demain ?.

Il est plus facile de s'appuyer que sur des correlatons d'autant plus que si des correlatons fortes il existent une esplication peut alors voir le jour. avoir des erreurs quantifiables mieux dessiner ce qui est suremnet plus déterminsite de ceux qui l'ai moins Ca ne fat pas une théorie on peut esp.reer que c'est une bonne apporximation. Mias cooler orter ma contribution dans les prochaines années.

De même peut être que des hypothèse eambietieuse, dans des que le tems à cerie à aller vers des systèmes énergétique

Aller vers des contraintes énergétiques mais il est dur qu'on trouvera des règles fiables sur un système qui bien que régit par des règles physique assez bien comprise est un moteur de stochastice..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)