

# 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 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 le matériel premier des 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 construites 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 repartant sur un modèle de probabilité simple et de l'utilisation de la version trophique de la TIB [?] comme support, 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 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 (voire impossible) de distinguer 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. 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 prenant pour espace explicatif la présence de la proie, démontre qu'une de l'effet des interactions est capturée, ce qu'on ne sait pas quelle part alors même que cela doit être fondamental pour prédire les interactions. C'est bien la fusion méthodiques des deux informations qui doit permettre d'aller vers des approches systématiques [?]. Dans les cas précis de prédateur et ses proies, d'un pollinisateur et ses plantes ou encore d'un parasite et de ses hôtes, il y a un lien évident entre les rangs des espèces en interactions, le rang de l'un est nécessairement inclus dans le rang conjoint des autres [??]. Ainsi, dans ce cas, les démarches structurées autour des interactions restent à construire pour bâtir des approches plus cohérentes et bâtir des scénarios plus robustes des communautés de demain.

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, celui de savoir si oui ou non les interactions sont importantes à larges échelles. J'ai également bien compris comment le choix d'un explicatif donné pouvait fortement contribuer à donner une vision partielle d'un problème. 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 indiquent qu'il faut 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 arrivions 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 [???].

# Vers une écologie prédictive?

## Les défis à relever dans un monde en changement

Érosion de la biodiversité, extinctions de masses, perte de service écosystémiques, les activités anthropiques ont fortement bouleversé les écosystèmes. On peut espérer que la facilité des données de co-occurrence la marche des migrations en cours prédictions parfois exactes parfois juste la migration northward réexaminer esr semble indiqué qu'il n'y a pas de migration plus vers le nord. l'homogénéité ++ mais avec les espèces invasive le signal est fortement brouillé aussi ! Je pense qu'on est à un tournant de la biologie vers un changement de paradigme communautaire centré qui ne nait pas les travaux précédant mais les suit.

Nous assistons à une recombinaison des communautés. Lorsque l'on parle de sixième extinction c'est que nous avons des taux record d'extinction [?]. Bien sûr cela pose des grandes questions sur comment savoir quel partie du vivant est davantage touché [?], mais d'un point de vue on est dans une période de fonctionnement particulier qu'on peut voir comme une grande expérience mais aussi comme un moment où des théories solides seraient le bienvenue. Dans son article 'Don't judge a species on their origin' Mark Davis prend à revers un certain nombre d'idées reçues et souligne que les effets des envahisseurs peuvent être positifs ?.

Et si on faisait rien pour le frelon asiatique ? 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. Dans tous les cas, au moins au point de vue [?]. Récemment une surprenante étude sur le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), un oiseau commun du centre de l'Australie, qu'au dessus de 26°C un champ particulier du mâle pour aller qui induit une différence à des oiseaux plus petit et à une meilleure fertilité [?]. Complexité des systèmes biologiques à prendre et c'est une surprise sont finalement plutôt la règle et l'exception et donc une modestie dans la tâche de modéliser la biodiversité mondiale [?].

## Des règles en écologie et évolution?

Il est plus facile de s'appuyer que sur des corrélations d'autant plus que si des corrélations fortes il existent une explication peut alors voir le jour.

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 resreint 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.

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 le lien 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 producteur primaires, de proie, de prédateur, de généraliste, de

spécialiste... 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. En 2006, McGill proposait de rebâtir l'écologie des communautés des traits fonctionnelle, ces traits qui mesurent différentes propriétés des espèces [?]. Au lieu de se référer à une catégorisation de l'espèce par son no taxonomie 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.

De même peut-être que des hypothèses ambigües, dans des cas où l'on tend à aller vers des systèmes énergétiques. Aller vers des contraintes énergétiques mais il est dur qu'on trouve des règles fiables sur un système qui bien que régi par des règles physiques assez bien comprises est un moteur de stochastisation.

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 amènent à des entités qui optimisent l'utilisation de l'énergie. Si oui, que dire des produits de l'évolution dans un environnement avec variation. Si on peut faire des hypothèses comment les tester. Dans l'article de

Si l'évolution est imprévisible si au-delà d'un certain temps on ne peut presque rien dire... Si la chance de des abeilles européennes changeait comment prédire cela changement de comportement mais que nous sommes dans l'incapacité de le prédire que pensent du status de l'écologie et de l'évolution en tant que science. Si la composante historique domine le royaume de la biologie devons-nous nous contenter de le décrire. L'espoir mais la publication de Ian Hutton peut faire douter de l'absence de l'absence de règles. Comment croire qu'il n'y a pas des principes d'ordre énergétique là-dessous. Convergence...

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 amènent probablement à une forme de stationnarité...

avoir des erreurs quantifiables mieux dessiner ce qui est sûrement plus déterministe de ceux qui l'ai moins

## Vers une théorie en intégrative de la biogéographie

En s'appuyant sur un champ bien dessiné il faut être précis en biogéographie

En me confrontant à l'incorporation des interactions écologiques dans la TIB (chapitre ??), je me suis aperçu à quel point il est difficile de construire des modèles simples, élégants et qui expliquent à un grand nombre de faits. Je ne suis pas étonné que la TIB soit toujours utilisée pour un grand nombre d'études comme point de départ malgré 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'effort théorique en biogéographie est important et l'intégration ordonnée de concepts clés issus de différents champs de l'écologie ? est une clef essentielle pour aller vers des prédictions. 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 ?.

Comme un premier pas plus loin que mes travaux le chapitre ?? vient apporter un pas vers le développement d'une théorie métabolique vers laquelle je veux apporter ma contribution dans les prochaines années.

??

!- Dans une théorie intégrative de la biogéographie, les traits fonctionnels peuvent être un pivot très intéressant pour rassembler les différents concepts que nous avons développés dans les paragraphes précédents. Les traits peuvent tout d'abord être mis en relation avec le milieu abiotique. Le taux métabolique ou encore la sensibilité à la sécheresse sont des indices performants pour décrire la survie dans un milieu donné ?? que l'on peut capturer sous forme de traits. Kearney *et al.* 2010 propose une approche prometteuse dans laquelle, l'environnement physique, la disponibilité des ressources et la dynamique énergétique sont reliées par les traits fonctionnelles le tout aboutissant à un modèle de distribution très mécaniste. La structure d'un réseau peut également être dérivée à partir de l'espace des traits. Dans leur méthode proposée cette année, Gravel *et al.* infèrent les paramètres du modèle de niche de Williams et Martinez ? à partir des relations de masse du corps entre proie et prédateurs ?. Ils sont alors en mesure de dériver un réseau global pour un ensemble d'espèces donné. Enfin, en tant qu'expression phénotypique, les traits fonctionnels sont soumis aux processus évolutifs. Sur les temps longs, l'expression de l'évolution résulte en la modification progressive des traits qui

se répercute sur l'ensemble des propriétés qui en découle. Ainsi la considération d'une modification des traits est une approche simple et réaliste pour introduire les processus évolutifs et leurs conséquences ??.