

Structure et dynamique des réseaux d'interactions écologiques

THEBAULT, Elisa

Inst. of Ecology and Environmental Sciences
Paris, France

EEES Paris



UPMC
SORBONNE UNIVERSITÉS



IRD
Institut de recherche
pour le développement

université
PARIS
DIDEROT
PARIS 7

UPEC
Connaissance - Action
UNIVERSITÉ
PARIS EST CRÉTEIL
VAL DE MARNE

Pourquoi s'intéresser aux réseaux d'interactions entre espèces?

- Comprendre comment s'organisent les interactions entre les espèces et ce qui les déterminent
- Comprendre comment les interactions directes et indirectes entre espèces dans les réseaux déterminent l'abondance des espèces et le fonctionnement des écosystèmes
- Comprendre comment la structure des réseaux détermine la persistance des espèces et affecte la stabilité des communautés face aux perturbations

**Partie I Décrire les réseaux d'interactions et étudier
ce qui détermine les interactions entre espèces**

Une diversité d'interactions ...

Prédation et herbivorie



Parasitisme



Une diversité d'interactions ...

Prédation et herbivorie



Mutualisme



Compétition



Parasitisme



Une diversité d'interactions ...

Prédation et herbivorie



Compétition



Mutualisme



Parasitisme



Facilitation

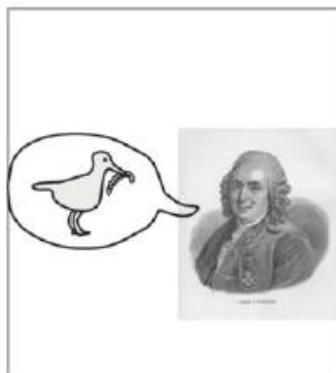


Des méthodes très variées de construction des réseaux

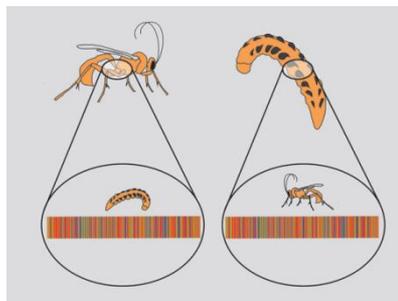


Contenus stomacaux

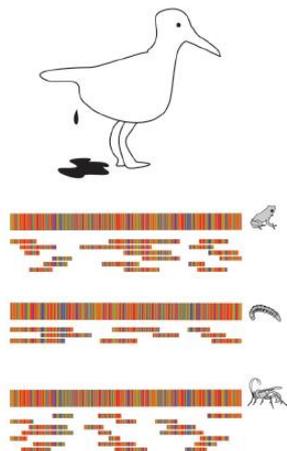
Dire d'expert,
recherche biblio



Observation directe



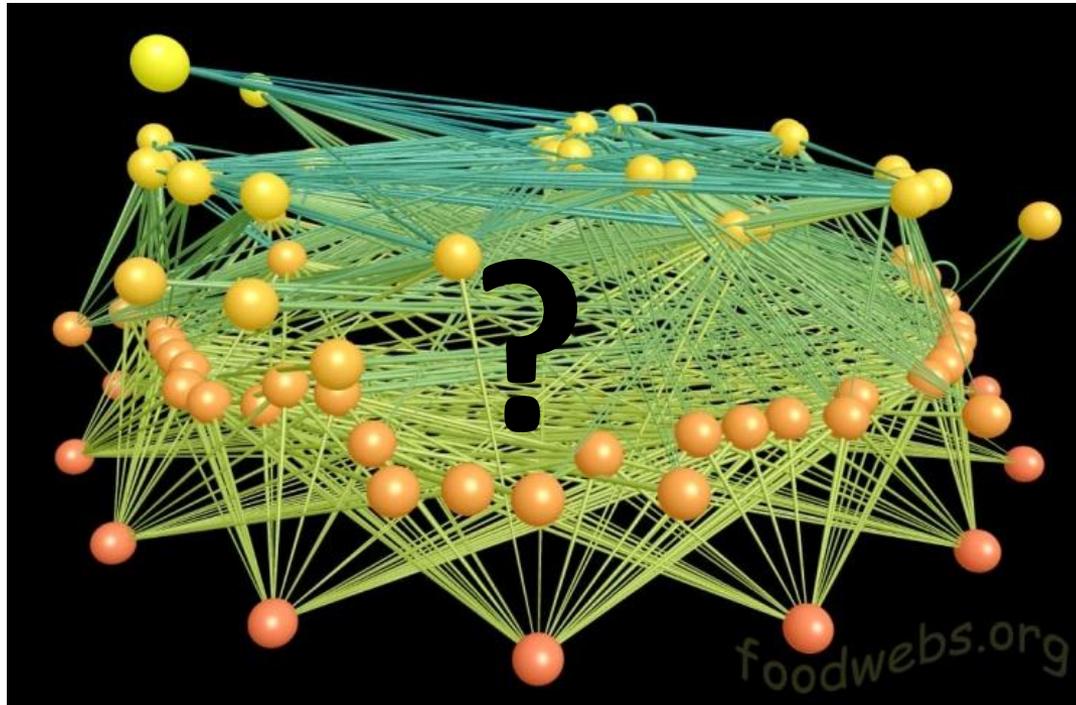
Techniques
d'analyses ADN



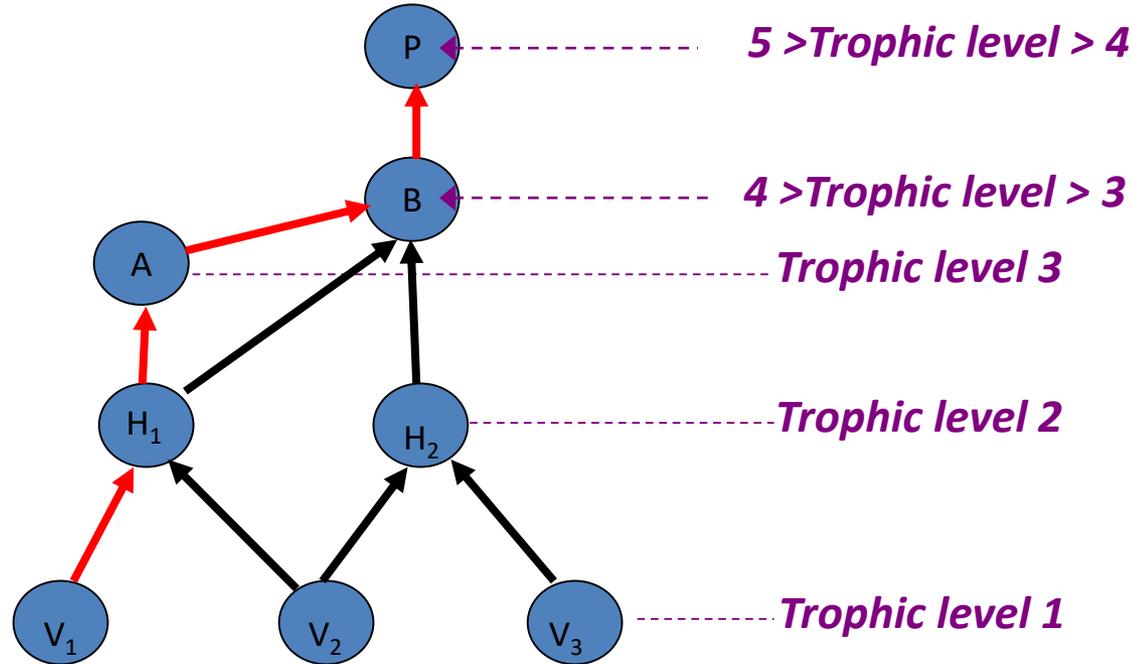
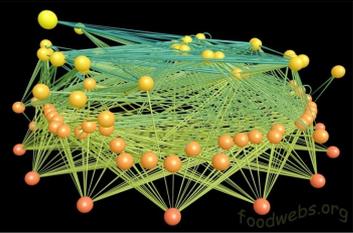
Tests
expérimentaux



A la recherche de patrons généraux



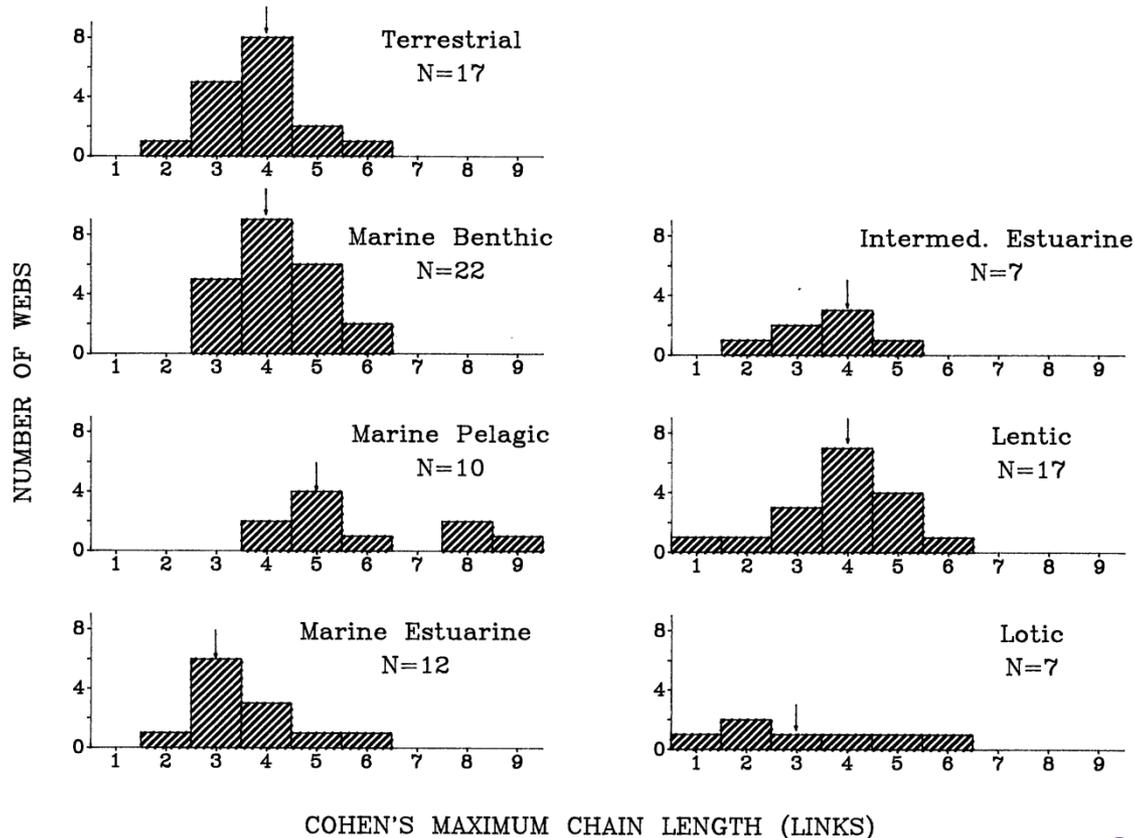
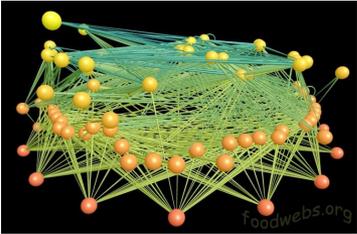
A la recherche de patrons généraux : *Exemple de la longueur des chaînes trophiques*



Chaîne trophique: représentation du transfert d'énergie et de matière depuis une espèce basale jusqu'à un prédateur de sommet.

Niveau trophique: position dans la chaîne trophique, déterminé par le nombre de transfert d'énergie jusqu'à ce niveau.

Le niveau trophique maximal dans les réseaux est généralement faible (<6)

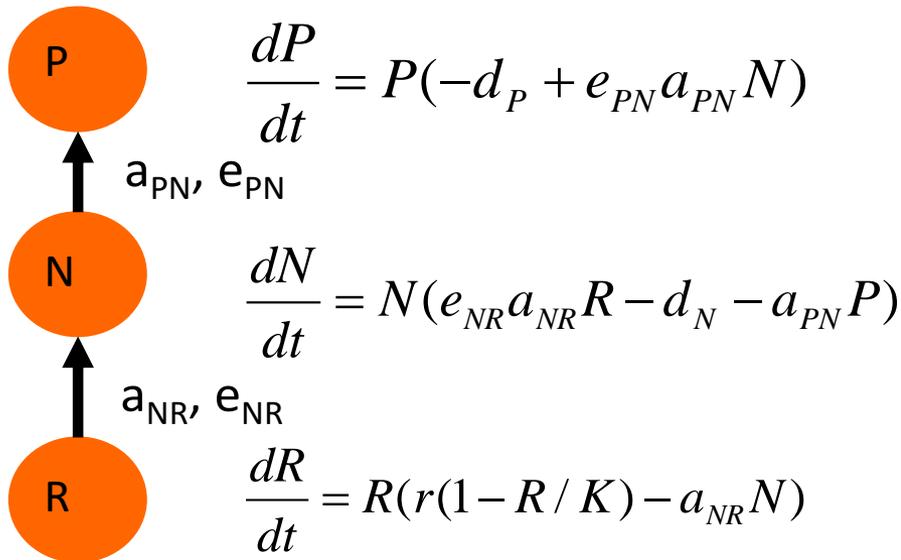


Qu'est ce qui limite la hauteur trophique?

Plusieurs théories

➤ Limitation par la disponibilité des ressources

Hutchinson 1959, Oksanen 1981, ...



r = taux de croissance intrinsèque de R

K = capacité de charge de R

a_{NR} et a_{PN} sont les taux d'attaque de N et P

e_{NR} et e_{PN} sont les efficacités de conversion de N et P

d_N et d_P sont les taux de mortalité de N et P

$$R^* = K \left(1 - \frac{a_{NR}}{r} N^* \right)$$

$$N^* = \frac{d_P}{e_{PN}a_{PN}}$$

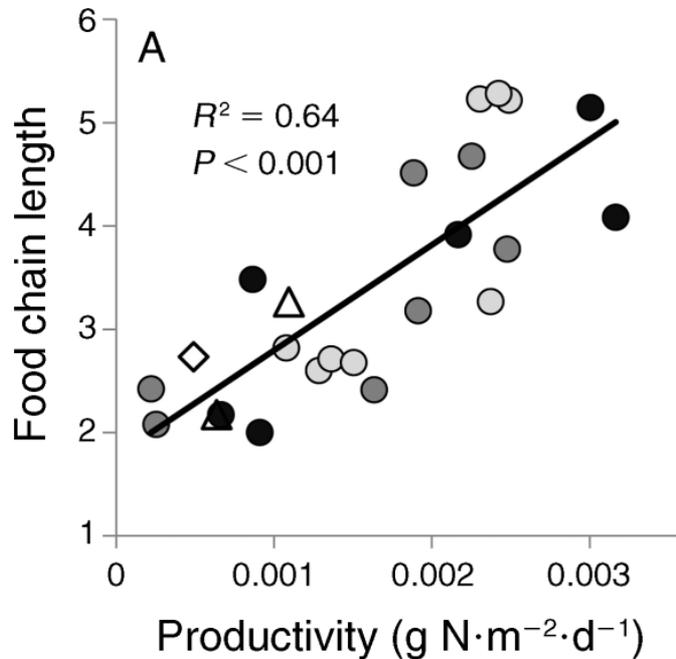
$$P^* = \frac{1}{a_{PN}} (e_{NR}a_{NR}R^* - d_N)$$

Qu'est ce qui limite la hauteur trophique?

Plusieurs théories

➤ Limitation par la disponibilité des ressources

Hutchinson 1959, Oksanen 1981, ...



Young et al. 2013

Qu'est ce qui limite la hauteur trophique?

Plusieurs théories

➤ Limitation par la taille de l'écosystème

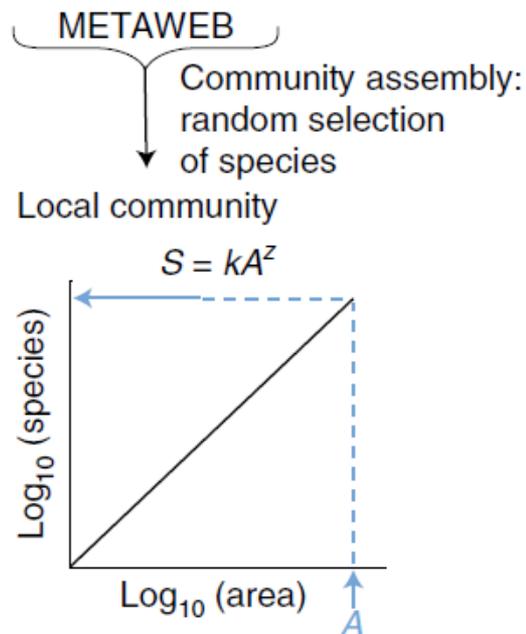
Schoener 1989, Cohen & Newman 1991, ...

Qu'est ce qui limite la hauteur trophique?

Plusieurs théories

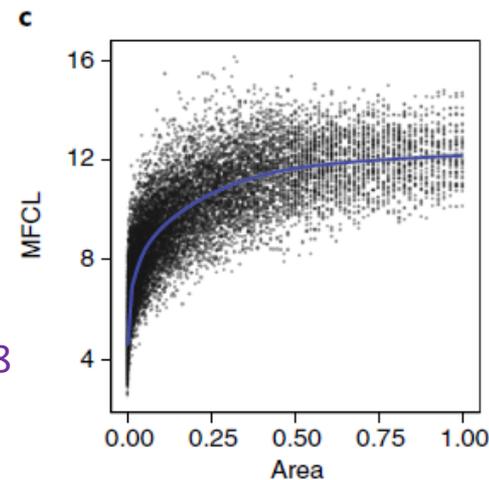
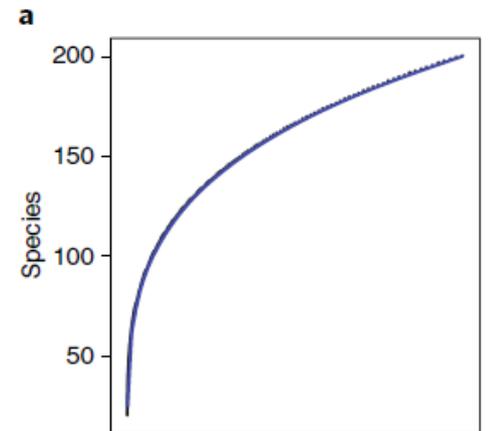
➤ Limitation par la taille de l'écosystème

Schoener 1989, Cohen & Newman 1991, ...



Number of
species
selected

Galiana et al. 2018

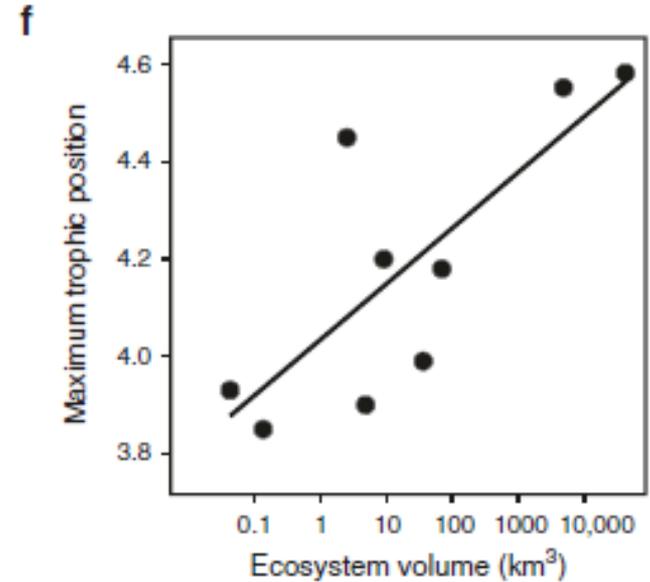
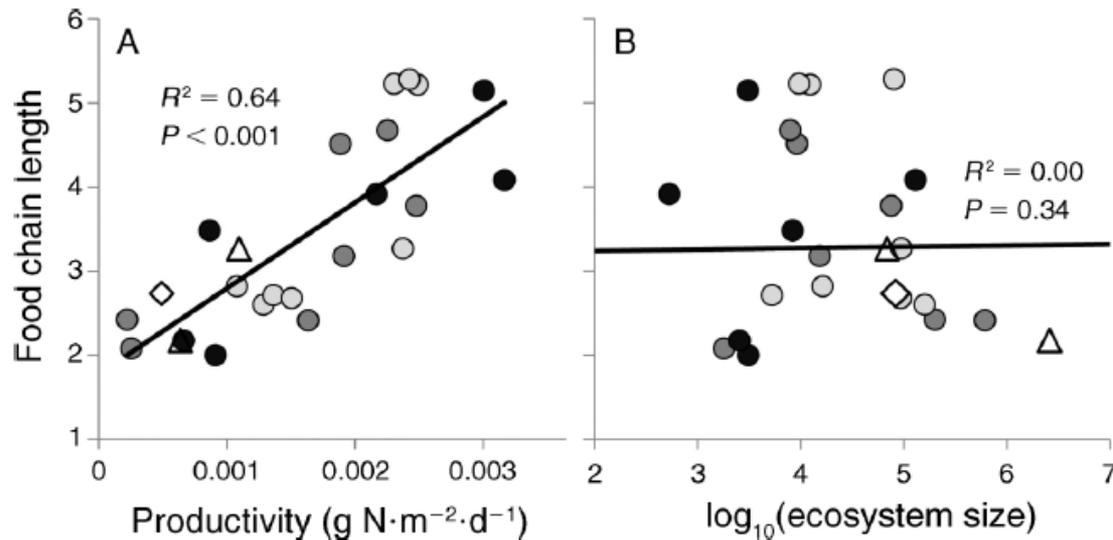


Qu'est ce qui limite la hauteur trophique?

Plusieurs théories

➤ Limitation par la taille de l'écosystème

Schoener 1989, Cohen & Newman 1991, ...



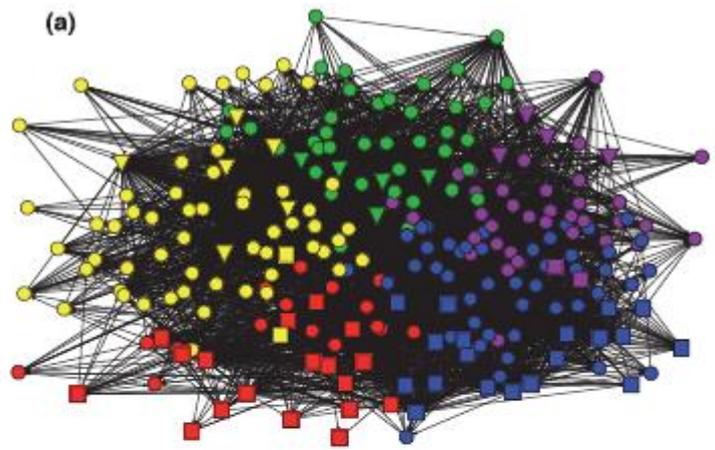
Young et al. 2013

Ward & McCann 2017

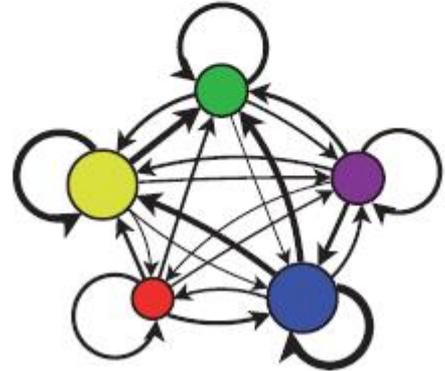


A la recherche de patrons généraux :
Les groupes dans les réseaux trophiques

La modularité : une notion classique dans les réseaux

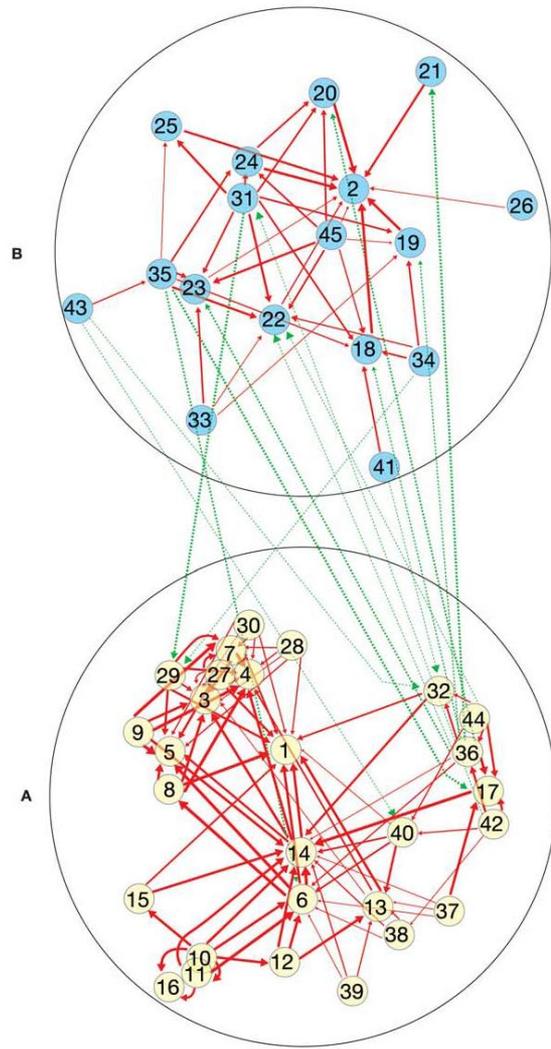


(a)



(b)

Caribbean food web
Rezende et al. (2009)



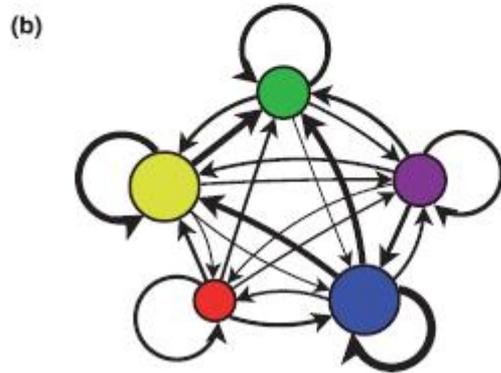
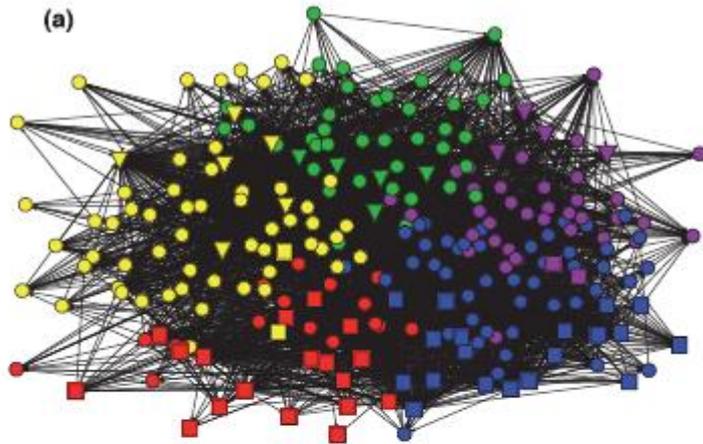
B

A

ID	Scientific name or classification
1	Phytoplankton
2	Benthic producers
3	Bacteria <1 μm (small)
4	Bacteria >1 <2 μm (medium)
5	Bacteria >2 μm (large)
6	<i>Acartia tonsa</i> (copepod)
7	Micro ciliates
8	Macro ciliates
9	Predaceous ciliates
10	<i>Chrysaora quinquecirrha</i> (sea nettle)
11	<i>Mnemiopsis leidyi</i> (comb jelly)
12	<i>Nemopsis bachei</i> (jellyfish)
13	Cladocera
14	Other zooplankton
15	<i>Anchoa mitchilli</i> larvae (anchovy)
16	<i>Anchoa mitchilli</i> eggs
17	Fish larvae
18	<i>Marenzelleria viridis</i> (polychaete)
19	<i>Nereis succinea</i> (polychaete)
20	<i>Heteromastus filiformis</i> (oligochaete)
21	Other polychaetes
22	<i>Corophium lacustre</i> (amphipod)
23	<i>Leptocheirus plumulosus</i> (amphipod)
24	Other meiofauna
25	<i>Macoma balthica</i> (Baltic clam)
26	<i>Macoma mitchelli</i> (rosy clam)
27	<i>Rangia cuneata</i> (wedge clam)
28	<i>Mulinia lateralis</i> (coot clam)
29	<i>Mya arenaria</i> (soft-shelled clam)
30	<i>Crassostrea virginica</i> (oyster)
31	<i>Callinectes sapidus</i> (blue crab)
32	<i>Anchoa mitchilli</i> (bay anchovy)
33	<i>Micropogon undulatus</i> (croaker)
34	<i>Trinectes maculatus</i> (hogchoker)
35	<i>Leiostomus xanthurus</i> (spot)
36	<i>Cynoscion regalis</i> (weakfish)
37	<i>Alosa sapidissima</i> (American shad)
38	<i>Alosa pseudoharengus</i> (alewife)
39	<i>Alosa aestivalis</i> (blue-back herring)
40	<i>Brevoortia tyrannus</i> (menhaden)
41	<i>Morone americana</i> (white perch)
42	<i>Morone saxatilis</i> (striped bass)
43	<i>Pomatomus saltatrix</i> (bluefish)
44	<i>Paralichthys dentatus</i> (flounder)
45	<i>Arius felis</i> (catfish)

Chesapeake Bay food web
Krause et al. (2003)

La modularité : une notion classique dans les réseaux

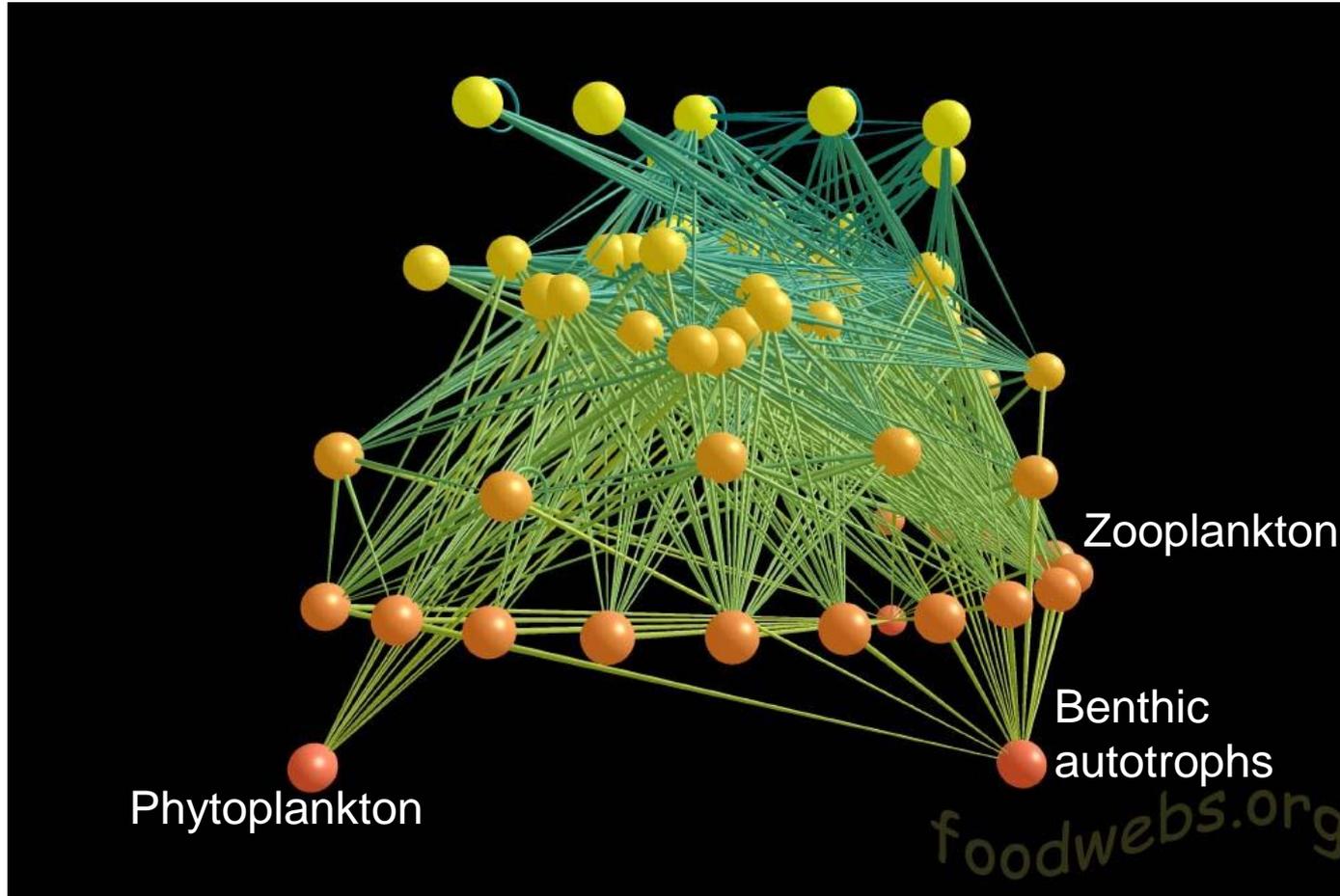


Caribbean food web
Rezende et al. (2009)

Cherche la partition E
qui maximise :

$$M(E) = \sum_{s=1}^{|E|} \left(\frac{l_s}{L} - \left(\frac{d_s}{2L} \right)^2 \right)$$

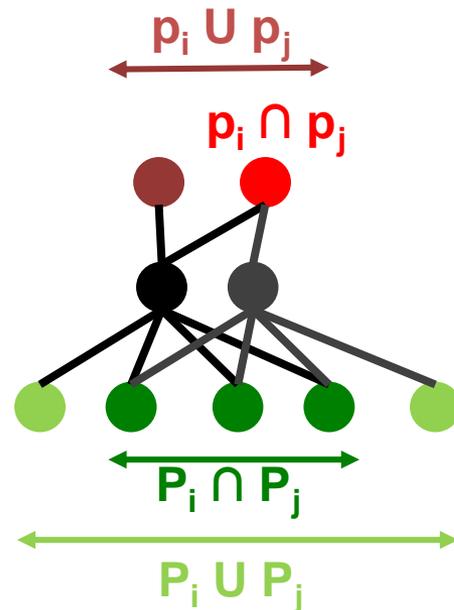
Le groupe trophique : une notion fondamentale en écologie des réseaux trophiques



Une méthode pour déterminer les groupes trophiques

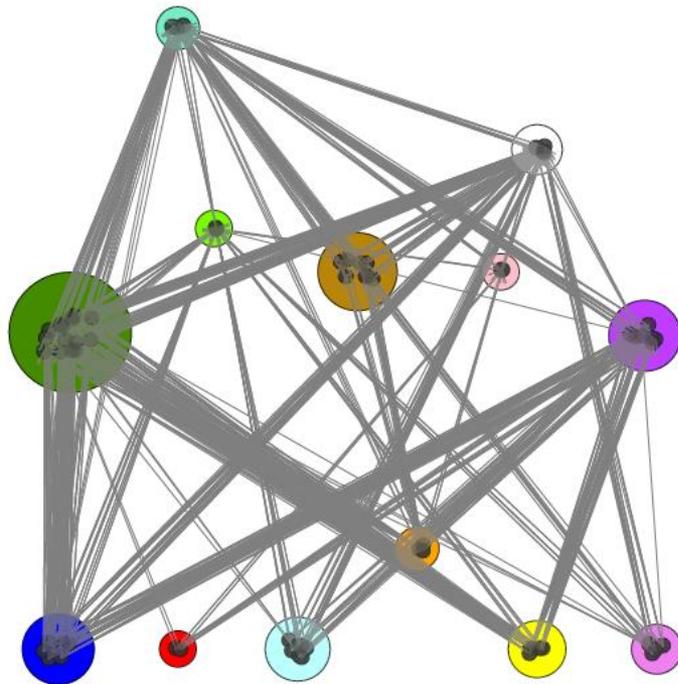
Cherche la partition E qui maximise :

$$G(E) = \sum_{g=1}^{|E|} \frac{1}{|g|} \sum_{\substack{i,j \in G \\ i < j}} (T(i, j) - E(T(i, j)))$$



$$T(i, j) = \frac{|P_i \cap P_j| + |p_i \cap p_j|}{|P_i \cup P_j| + |p_i \cup p_j|}$$

Exemple du réseau trophique du lac de Créteil



group characteristics

omnivorous fish and large cydopoids (blue-green)

carnivorous Rotifers and small cydopoids (white)

omnivorous calanoids (green)

benthic or littoral species and detritivorous or
bacti vorous organisms (brown)

rotifers consuming small algal cells and
bacteria (pink)

small herbivorous zooplankton (dark green)

large herbivorous Cladocera (purple)

components of the detrital and littoral
pathway (orange)

large or protected, poorly edible, algae
(light purple)

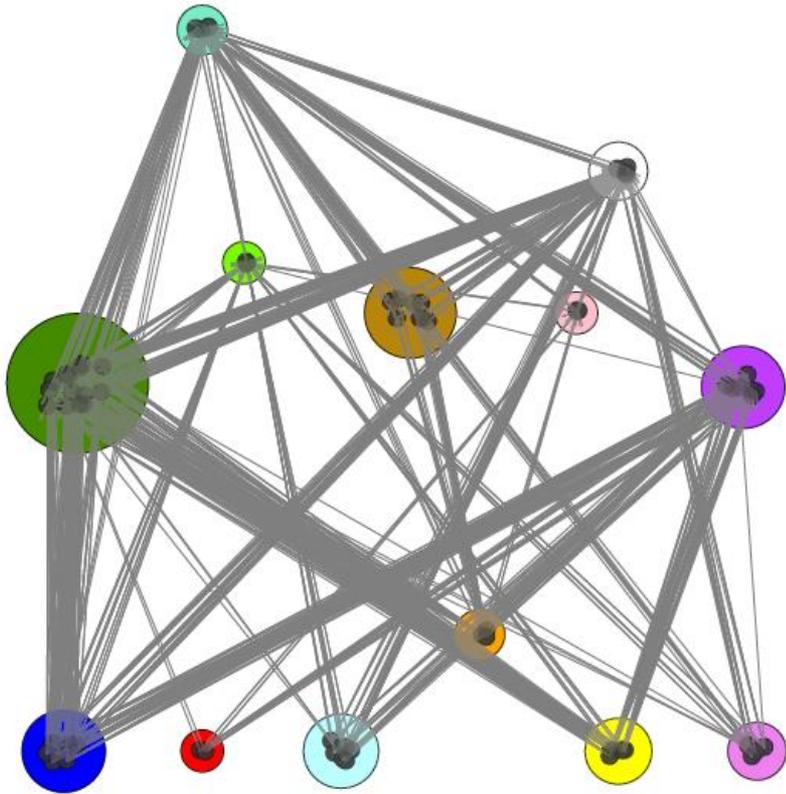
algae mainly consumed by graspers within
zooplankton (light blue)

edible algae consumed by herbivorous and
omnivorous zooplankton (dark blue)

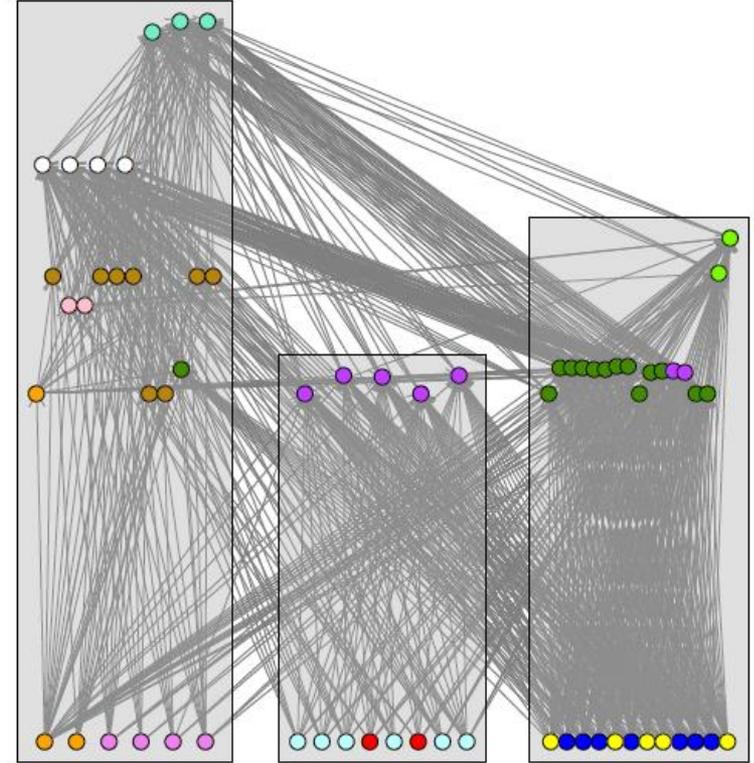
edible algae consumed by herbivorous zooplankton
(yellow)

small phytoplanktonic species, highly edible algae
for filter feeders (red)

Groupes trophiques vs. modules?

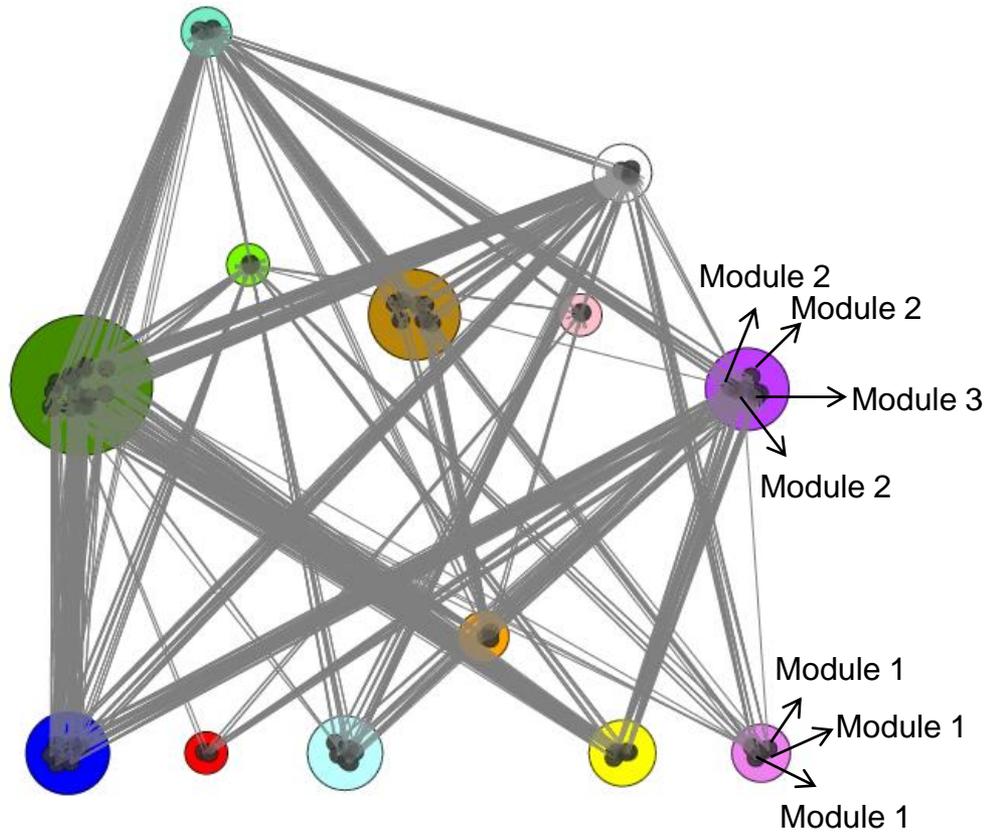


Groupes trophiques

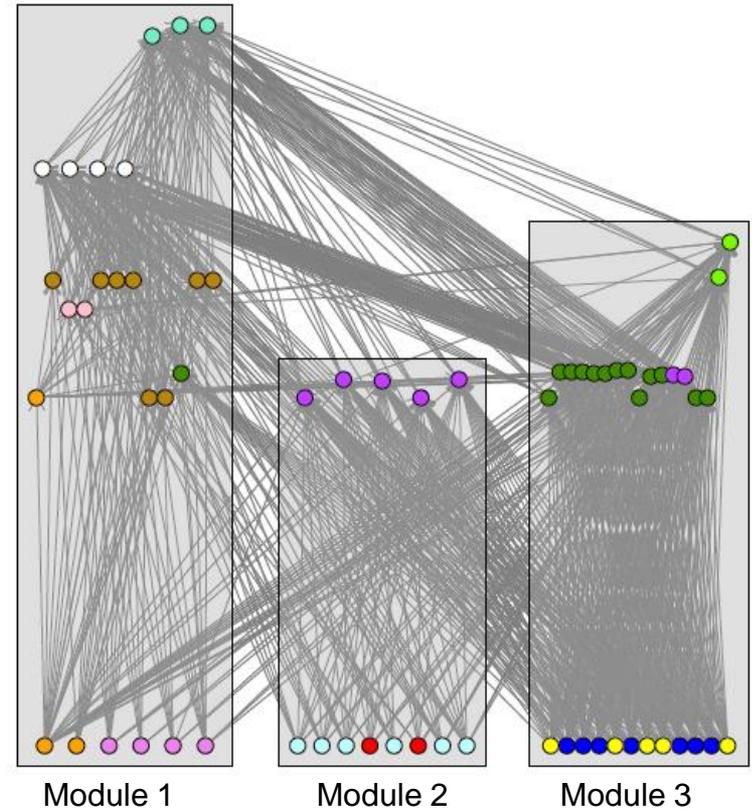


Modules

Groupes trophiques vs. modules?



Groupes trophiques

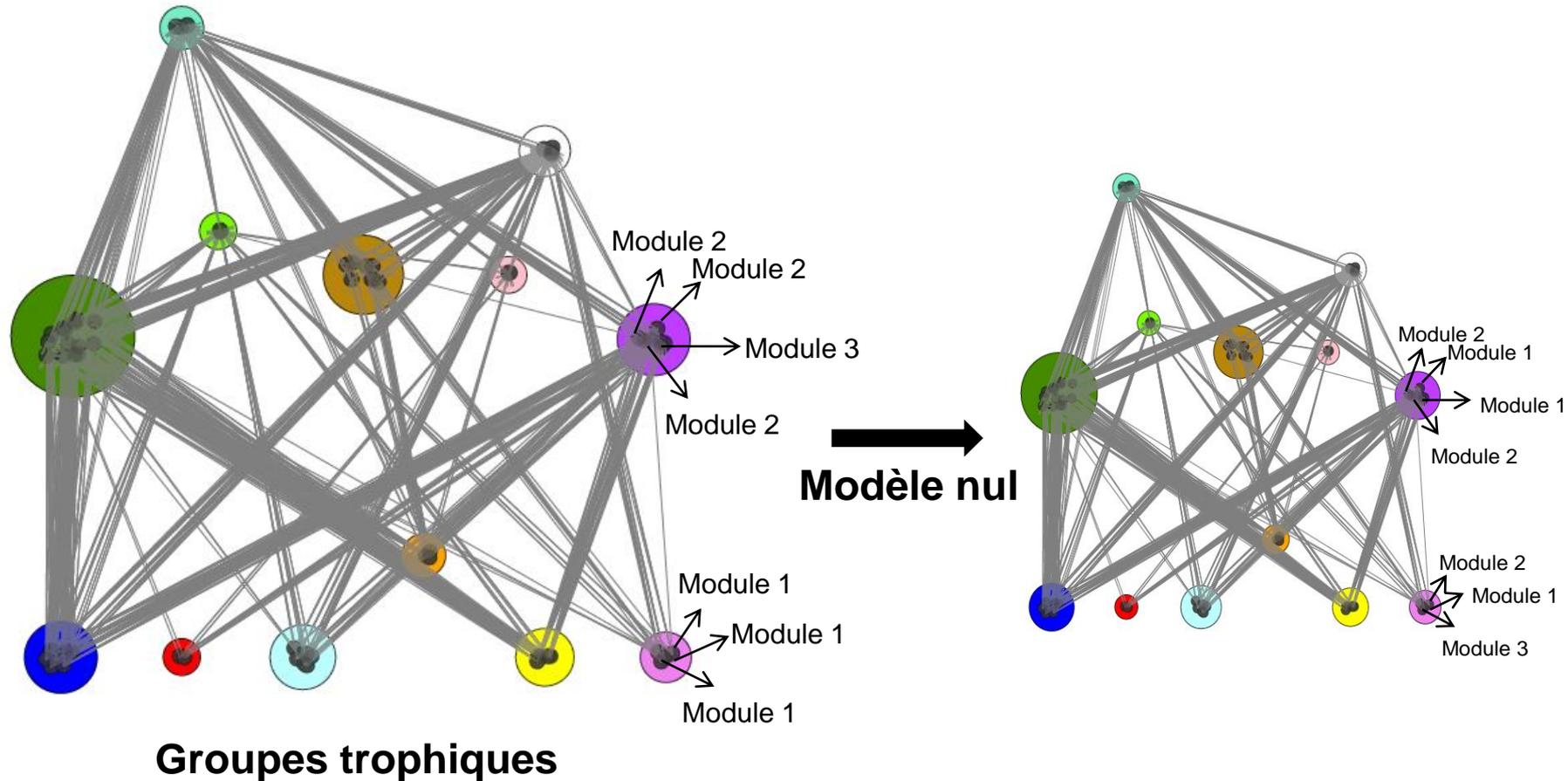


Modules

Les groupes trophiques sont-ils inclus dans les modules ?

Est-ce différent de ce qui est attendu aléatoirement?

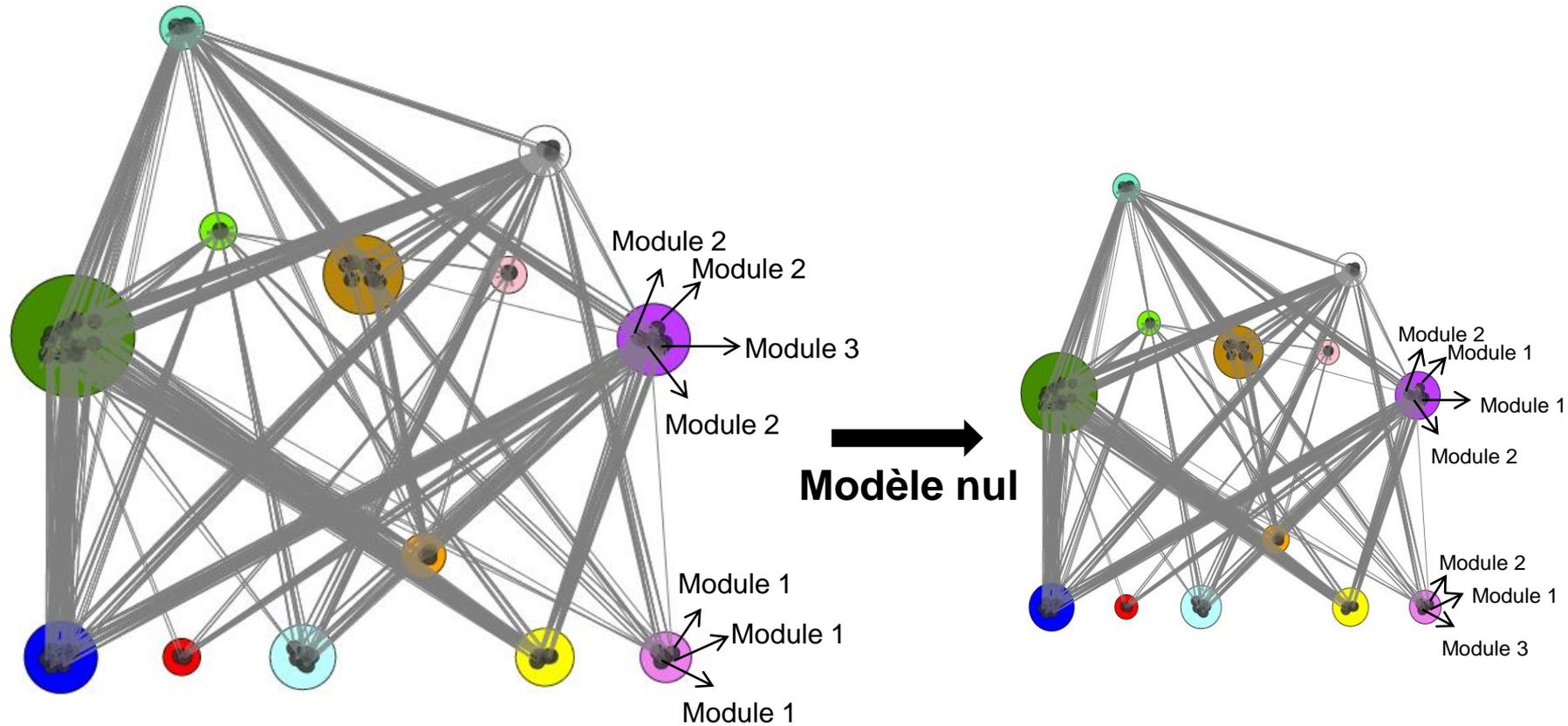
Groupes trophiques vs. modules?



Les groupes trophiques sont-ils inclus dans les modules ?

Est-ce différent de ce qui est attendu aléatoirement?

Groupes trophiques vs. modules?

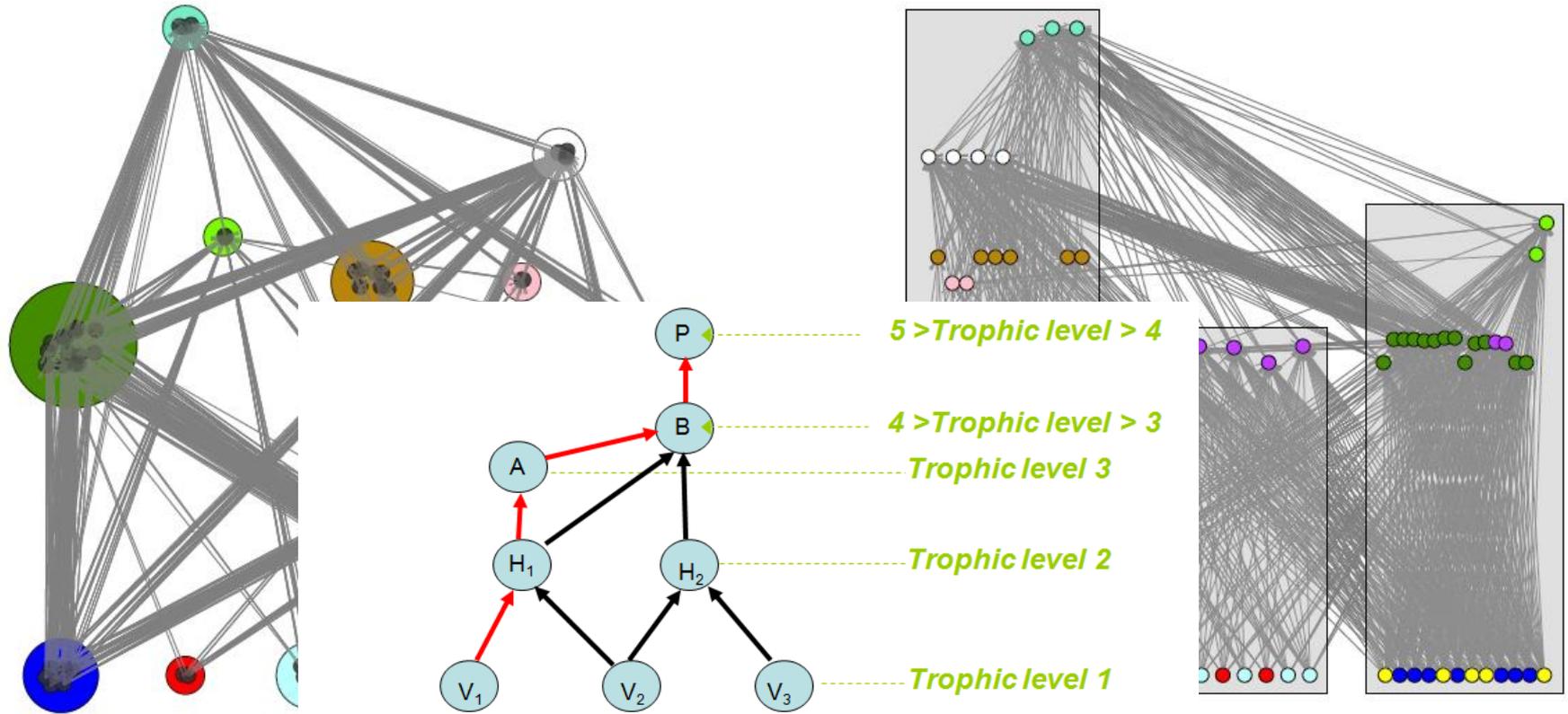


Groupes trophiques

Diversité d'affiliation aux modules dans les groupes trophiques est significativement plus faible qu'attendue au hasard ($p < 0.0001$ pour les 9 réseaux trophiques étudiés)

Chaque groupe trophique appartient à un seul module

Groupes trophiques vs. modules?



Groupes

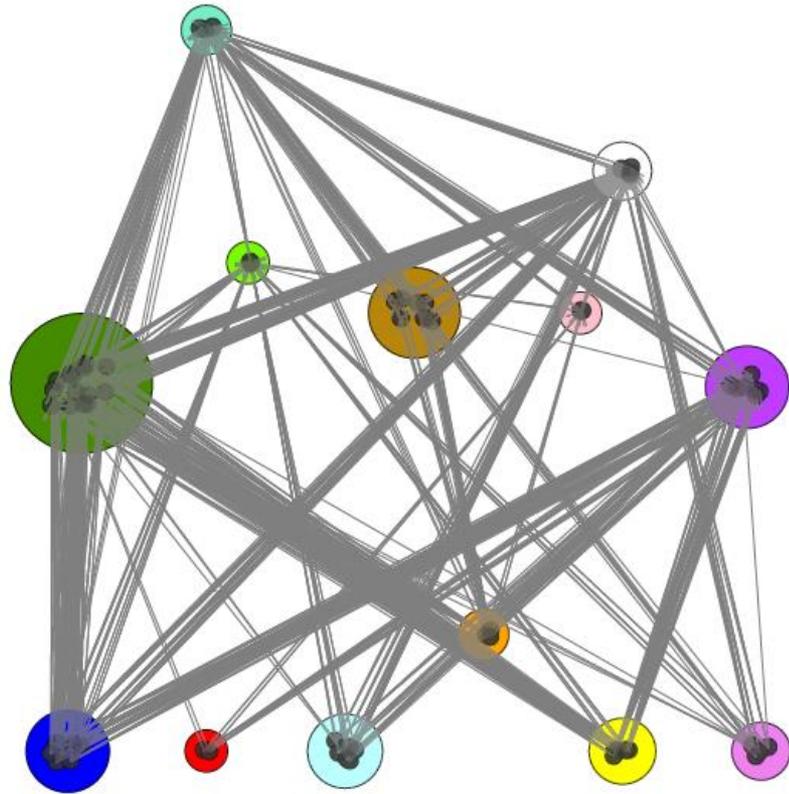
Chaîne trophique: représentation du transfert d'énergie et de matière depuis une espèce basale jusqu'à un prédateur de sommet.

Niveau trophique: position dans la chaîne trophique, déterminé par le nombre de transfert d'énergie jusqu'à ce niveau.

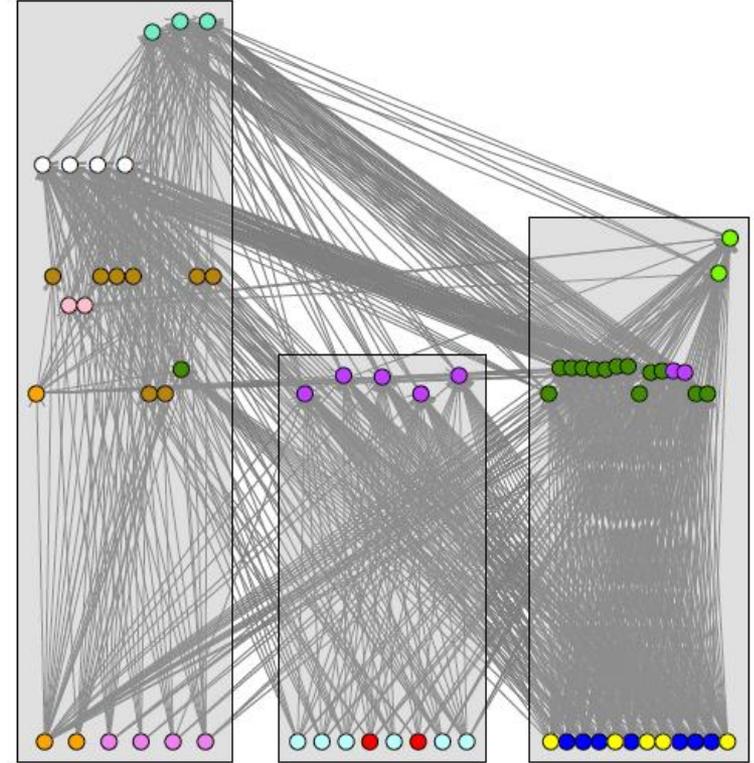
es

Quels liens avec le niveau trophique des espèces ?

Groupes trophiques vs. modules?



Groupes trophiques



Modules

Variance en niveau trophique au sein des groupes trophiques est toujours plus faible qu'attendue aléatoirement ($p < 0.0001$ pour les 9 réseaux trophiques étudiés)

Variance en niveau trophique au sein des modules est toujours plus forte qu'attendue aléatoirement ($p < 0.0001$ pour les 9 réseaux trophiques étudiés)

La structure des réseaux trophiques

Les réseaux trophiques ont une structure hiérarchique à deux niveaux:

- (1) Les modules partitionnent les réseaux trophiques en de grands chemins d'énergie de la base jusqu'au sommet
- (2) Les groupes trophiques partitionnent ces chemins d'énergie en groupes d'espèces avec des interactions trophiques similaires.

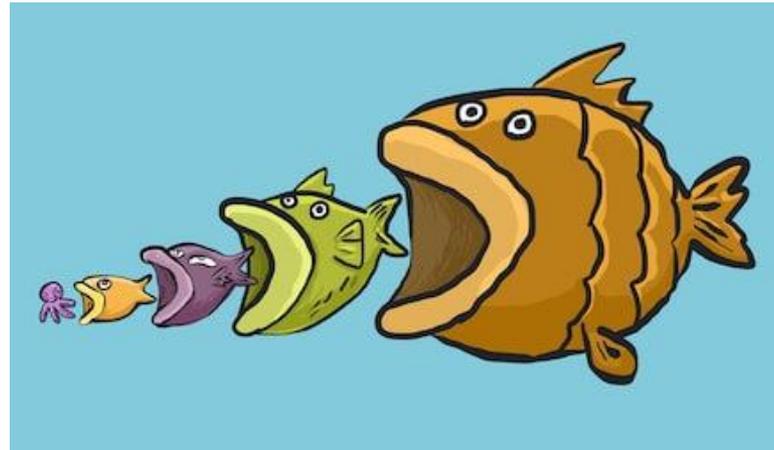
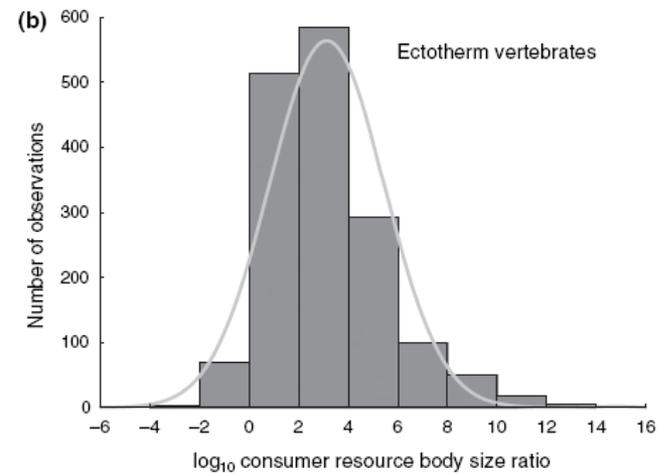
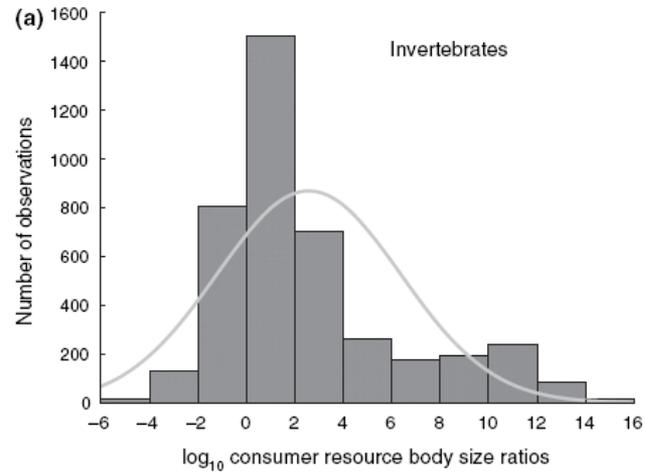
Modules et groupes trophiques apportent une vision complémentaire de la structure des réseaux trophiques

Structure des réseaux et traits des espèces :

Structure des réseaux et traits des espèces :
Exemple de la taille corporelle dans les réseaux trophiques

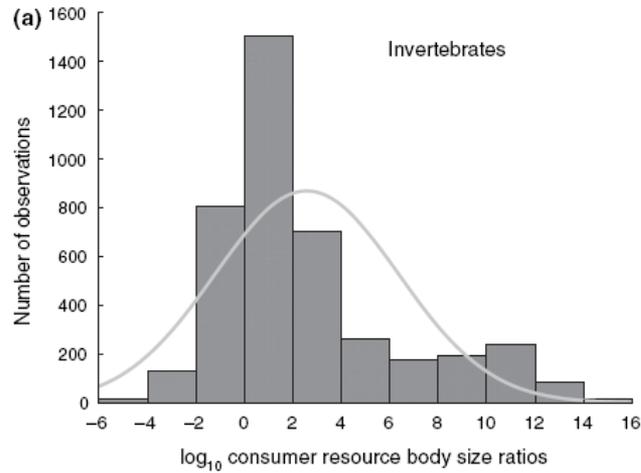


Interactions trophiques et ratio de taille entre proies et prédateurs



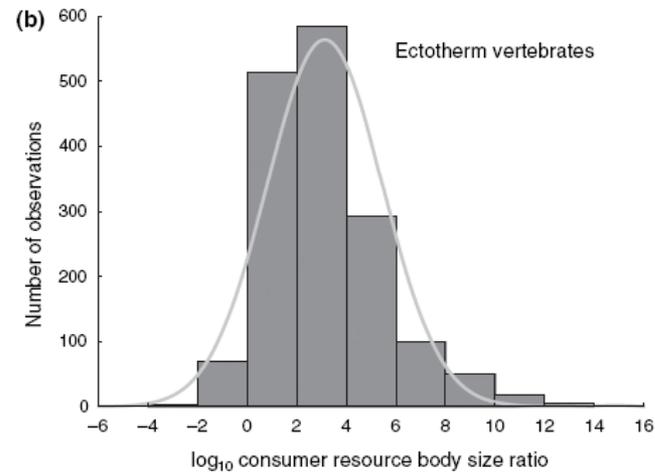
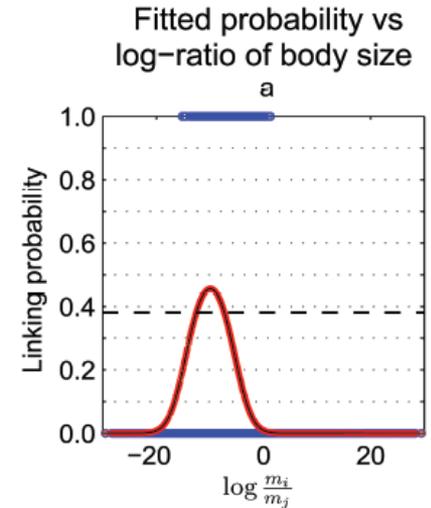
Brose et al. (2006)

Interactions trophiques et ratio de taille entre proies et prédateurs



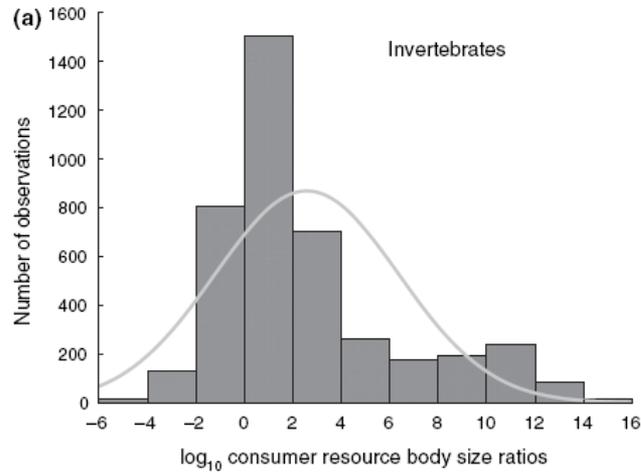
$$\log \left[\frac{\Pr(a_{ij} = 1)}{\Pr(a_{ij} = 0)} \right] = \alpha + \beta \log \left(\frac{m_i}{m_j} \right) + \gamma \log^2 \left(\frac{m_i}{m_j} \right).$$

Rohr et al. (2010)



Brose et al. (2006)

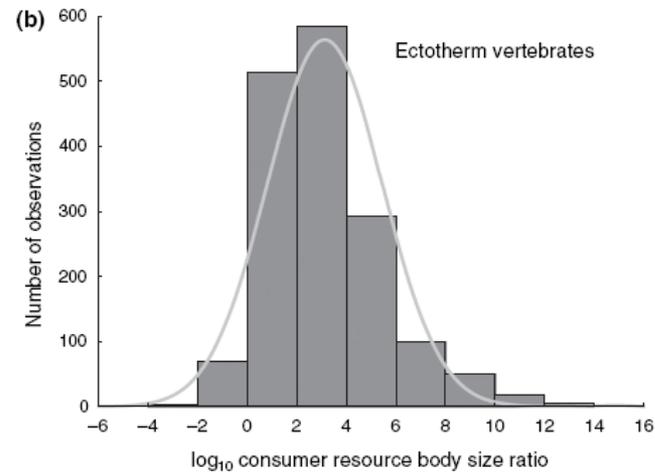
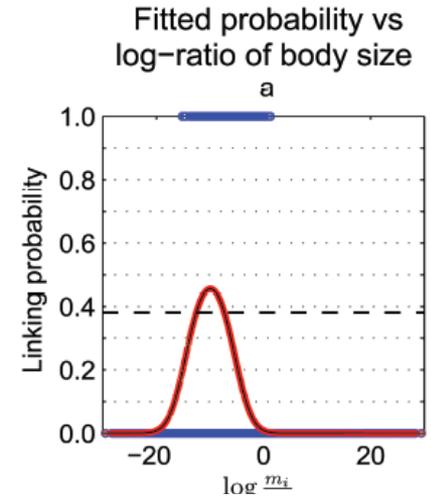
Interactions trophiques et ratio de taille entre proies et prédateurs



$$\log \left[\frac{\Pr(a_{ij} = 1)}{\Pr(a_{ij} = 0)} \right] = \alpha + \beta \log \left(\frac{m_i}{m_j} \right) + \gamma \log^2 \left(\frac{m_i}{m_j} \right).$$

Rohr et al. (2010)

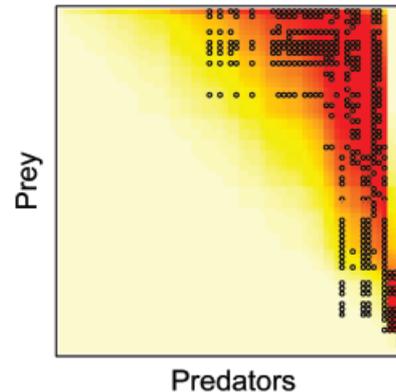
Prédit en moyenne 20% des interactions trophiques



Brose et al. (2006)

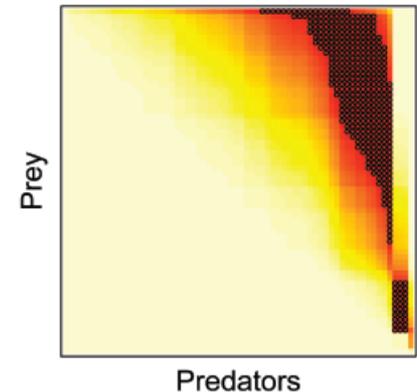
Fitted probability and observed food web

b



Fitted probability and fitted food web

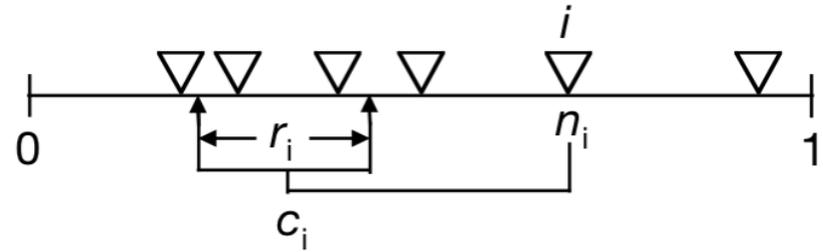
c



Vers l'inférence des interactions trophiques à partir de la taille corporelle

Modèles pour reproduire la structure des réseaux trophiques :
exemple du modèle de « niche »

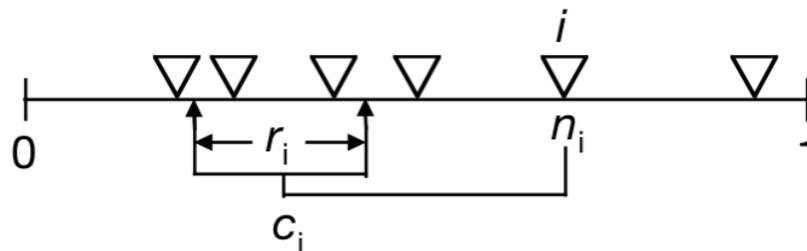
Williams & Martinez (2000)



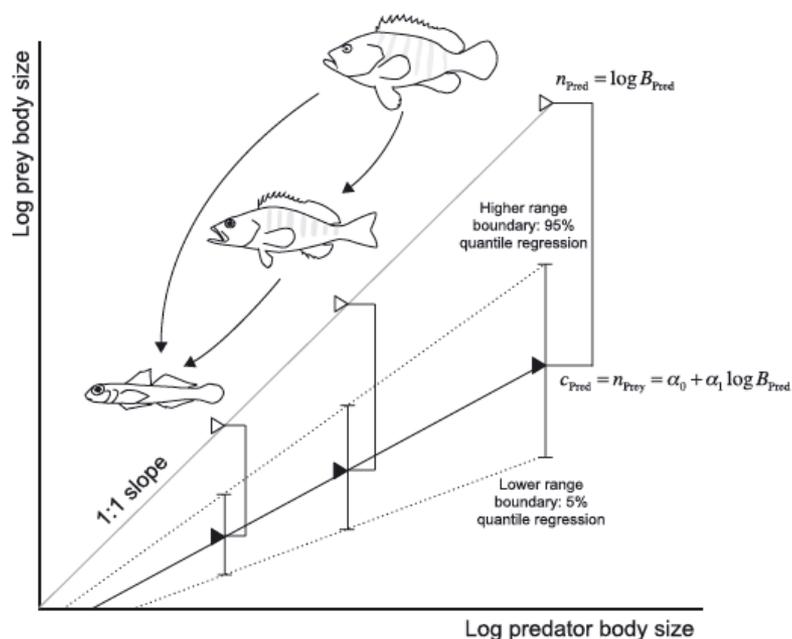
Vers l'inférence des interactions trophiques à partir de la taille corporelle

Modèles pour reproduire la structure des réseaux trophiques :
exemple du modèle de « niche »

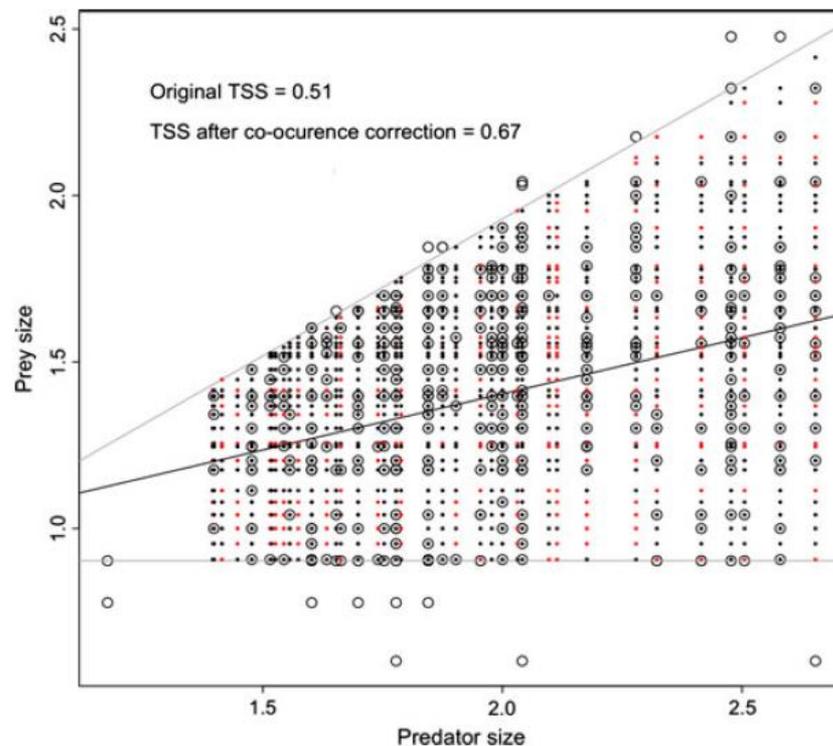
Williams & Martinez (2000)



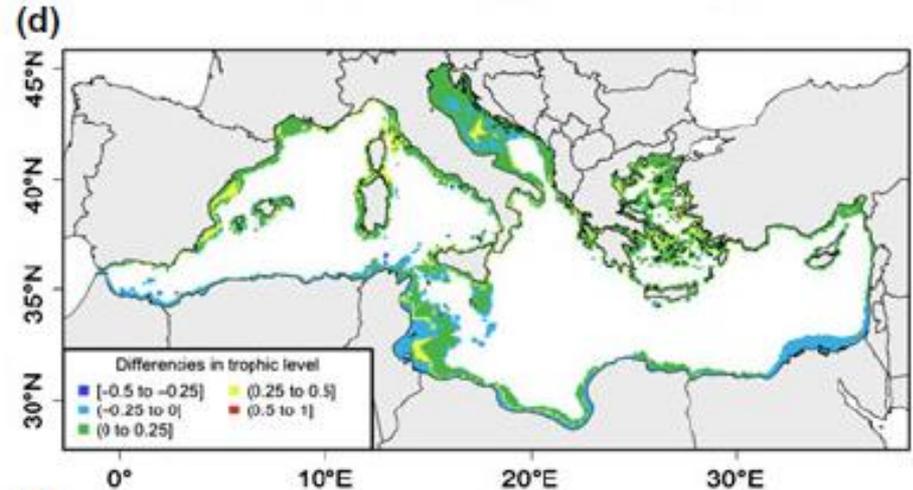
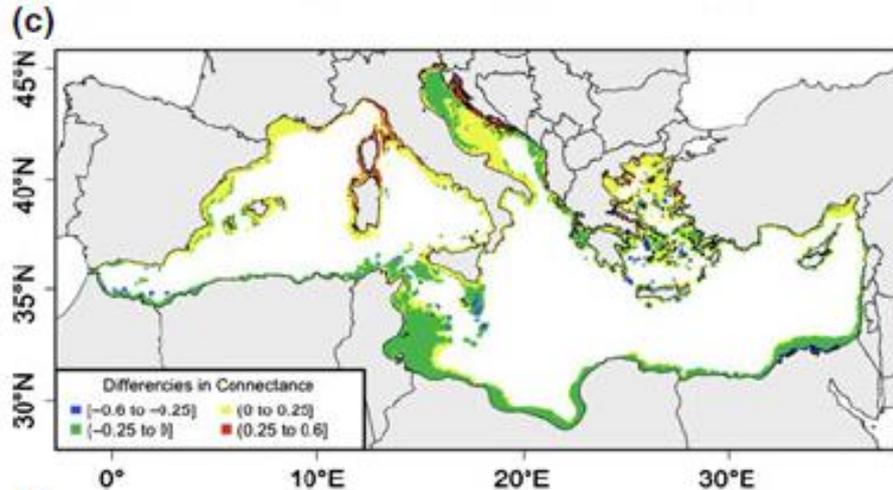
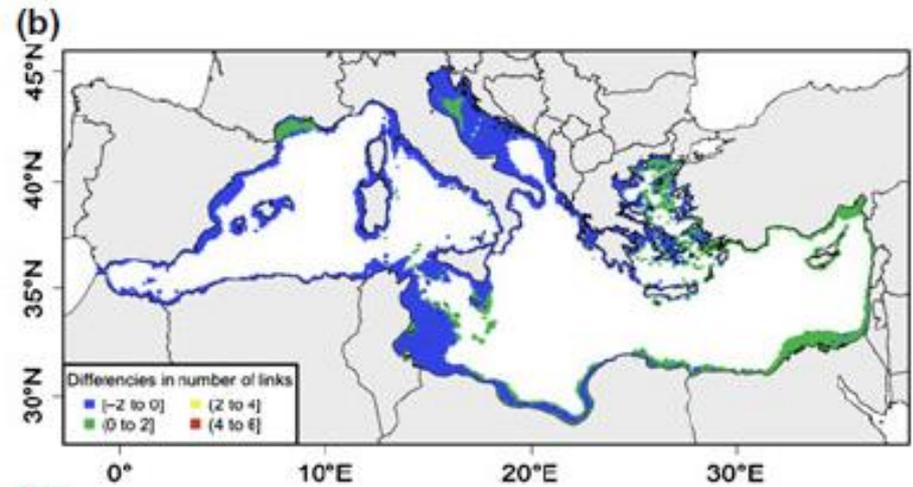
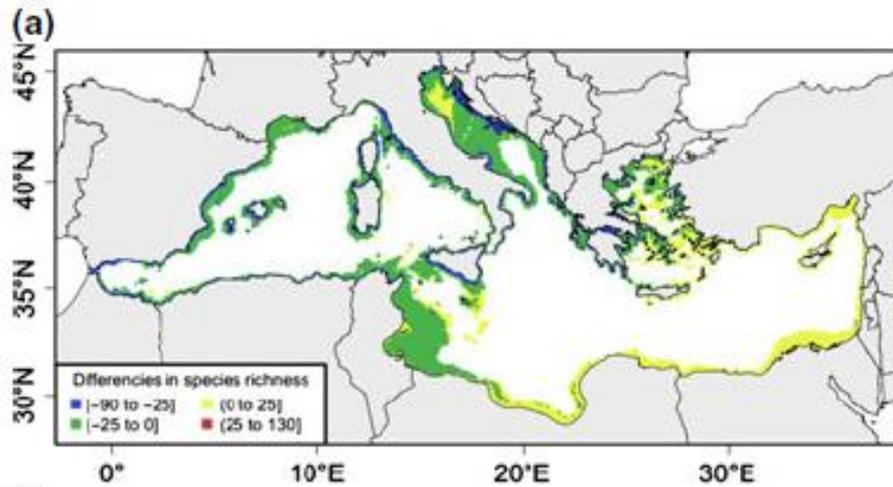
Inférer les interactions à partir d'un modèle de niche et de la taille corporelle des espèces



Gravel et al. (2013)

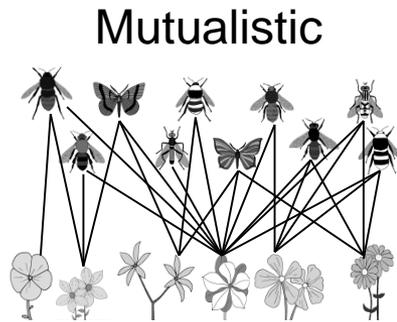


Vers l'inférence des interactions trophiques à partir de la taille corporelle

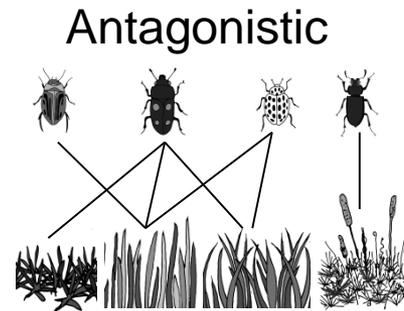


Au-delà des réseaux trophiques : la structure des réseaux dépend-elle du type d'interaction?

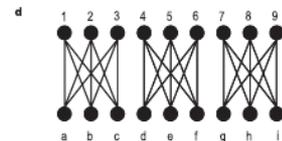
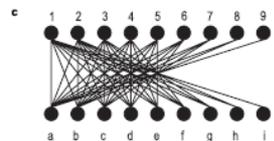
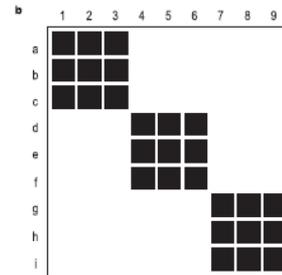
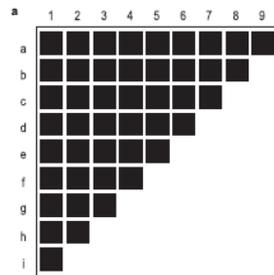
Comparer réseaux mutualistes et antagonistes : *l'exemple des réseaux plantes-pollinisateurs et plantes-herbivores*



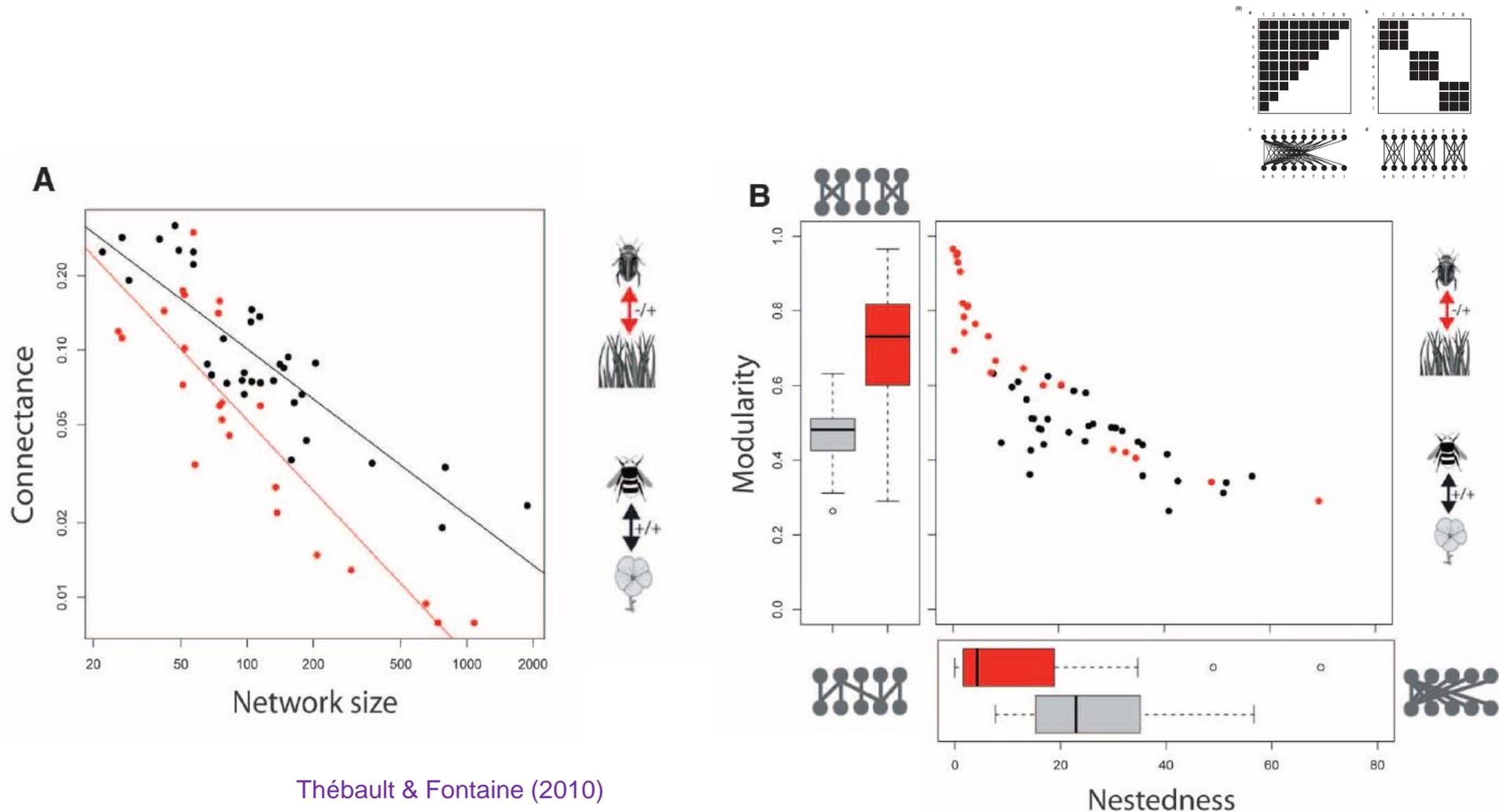
42 plant-pollinator webs



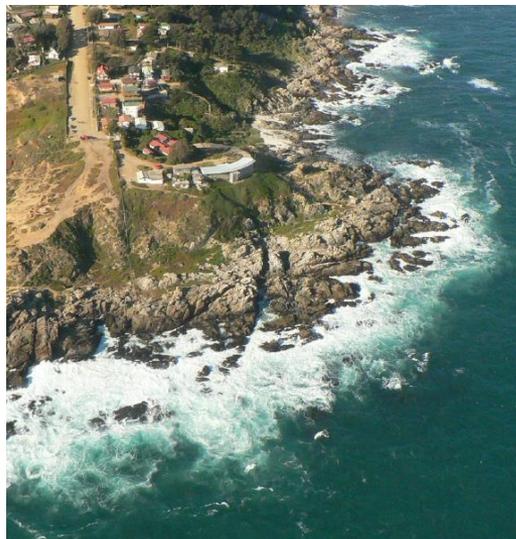
27 plant-herbivore webs



Comparer réseaux mutualistes et antagonistes : *l'exemple des réseaux plantes-pollinisateurs et plantes-herbivores*

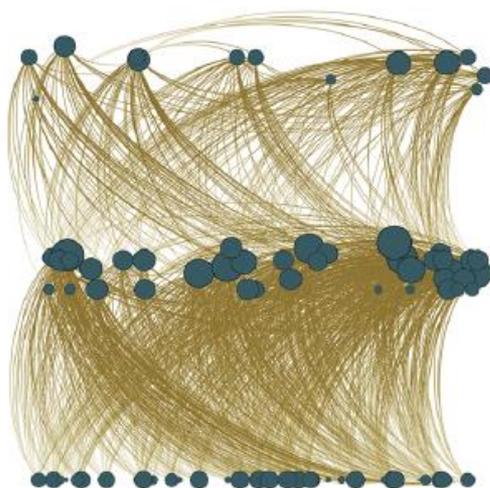


Comparer réseaux d'interaction trophiques et non-trophiques : *l'exemple d'un réseau côtier au Chili*

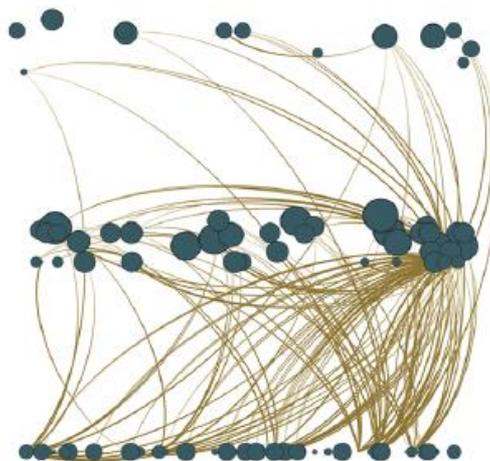


Kéfi et al. (2015)

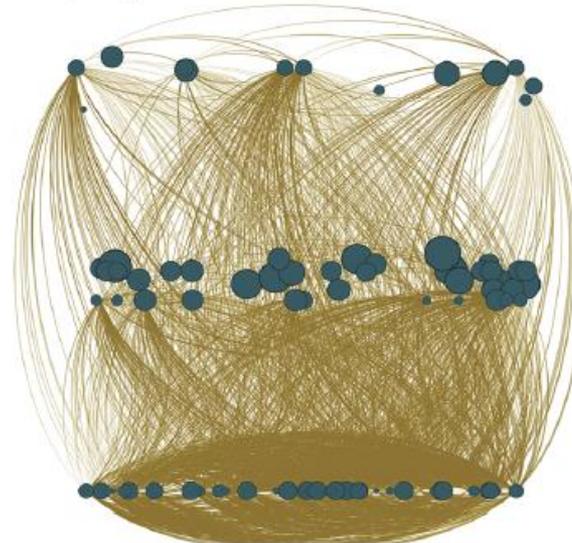
A) Trophic



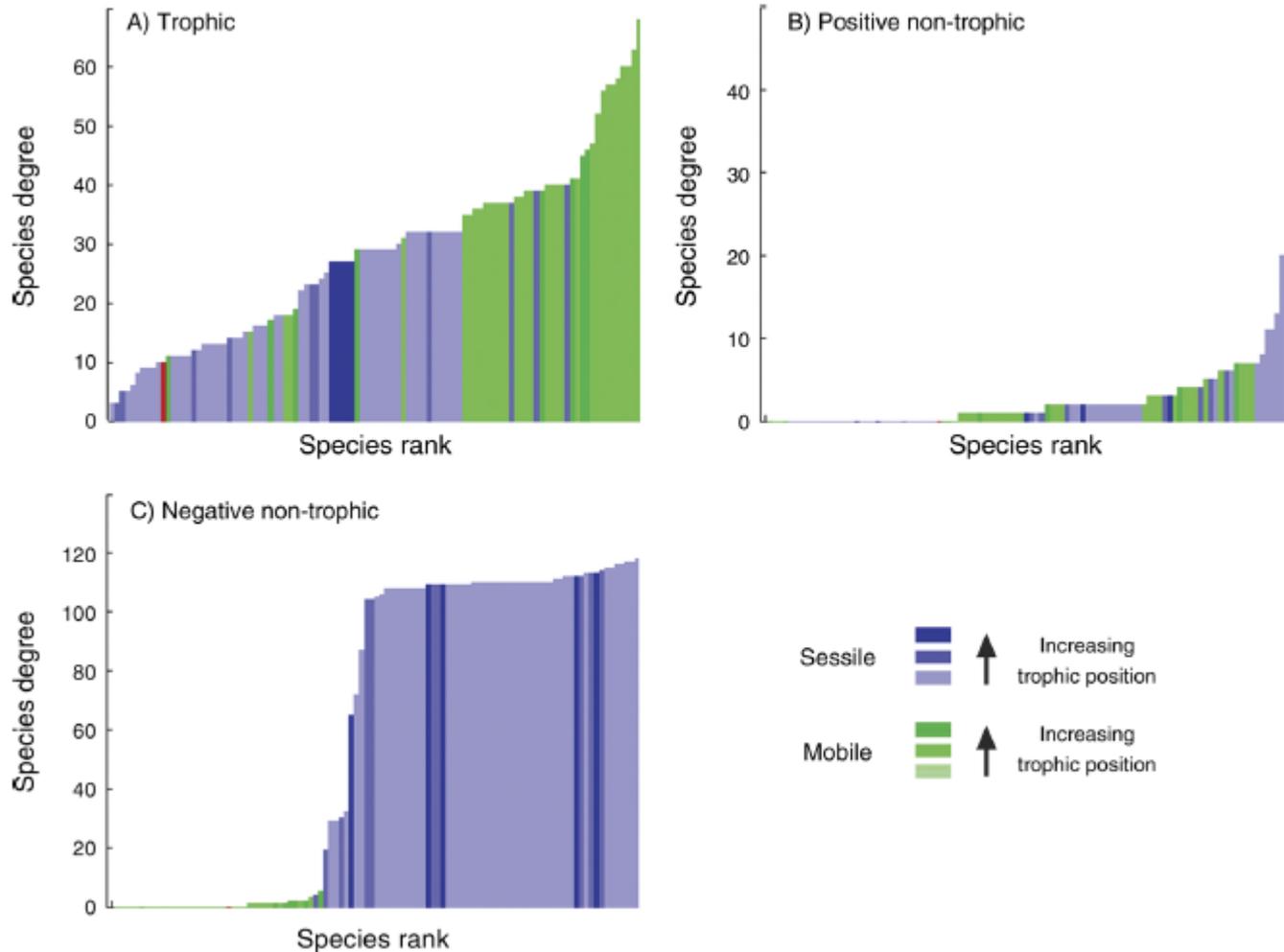
B) Positive non-trophic



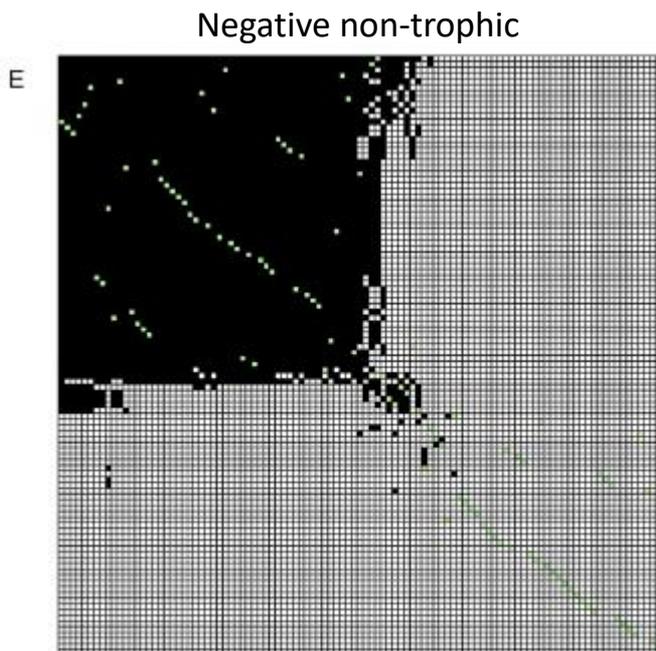
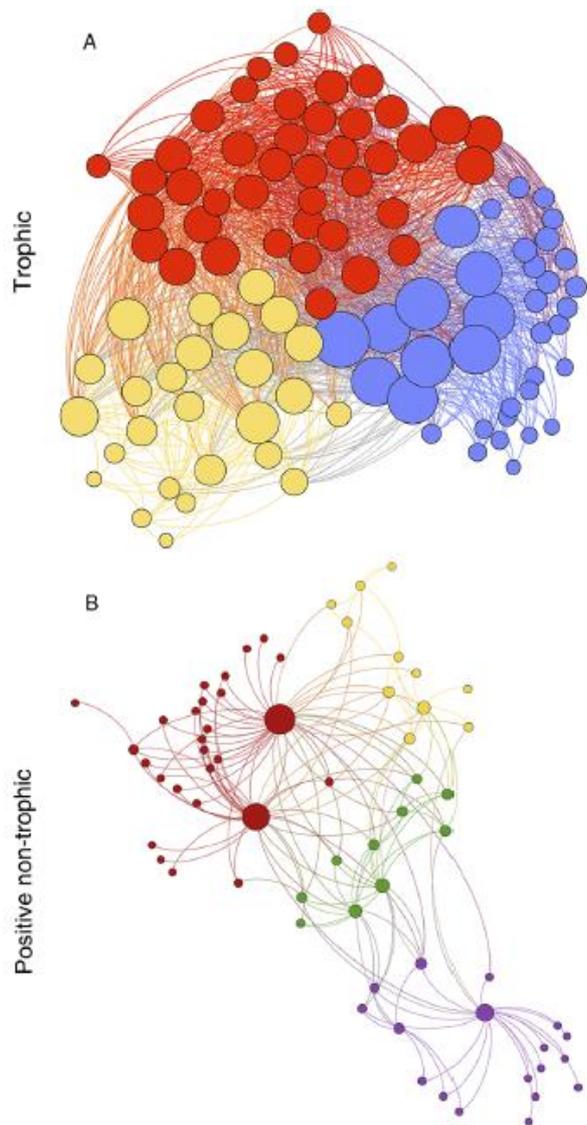
C) Negative non-trophic



Comparer réseaux d'interaction trophiques et non-trophiques : *l'exemple d'un réseau côtier au Chili*



Comparer réseaux d'interaction trophiques et non-trophiques : *l'exemple d'un réseau côtier au Chili*



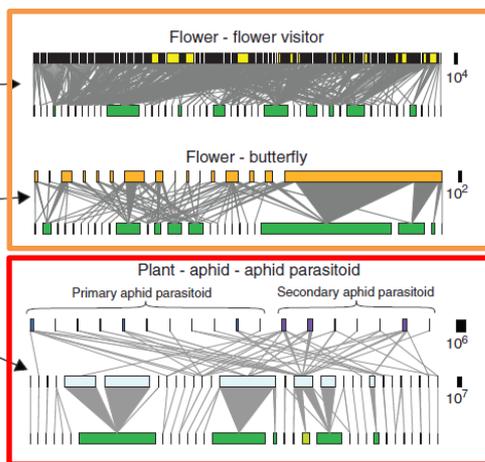
Vers des réseaux intégrant différents types d'interactions

Comment les plantes connectent les réseaux d'herbivorie et de pollinisation ?

Sauve et al. (2016)

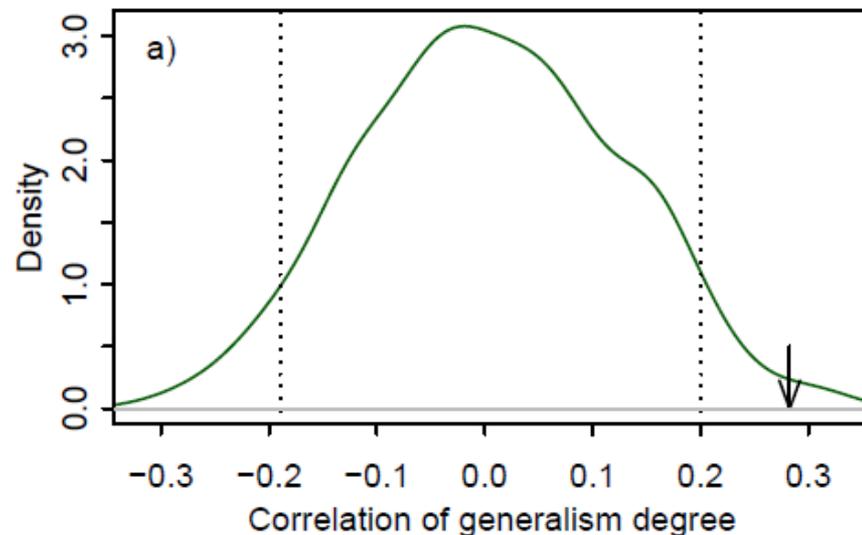
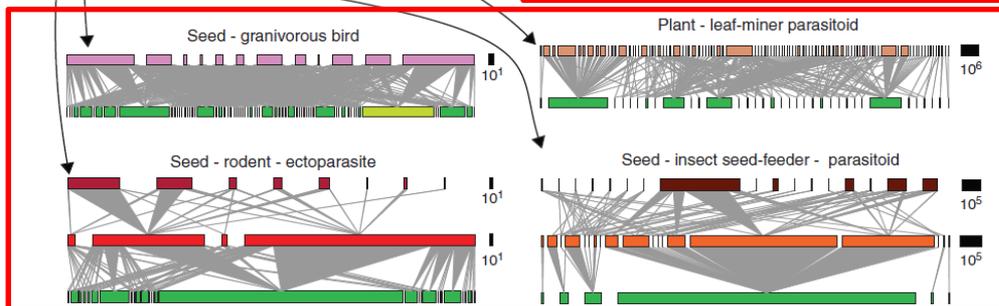
- Correlation entre les degrés des plantes dans les réseaux de pollinisation et d'herbivorie

Mutualistic



Antagonistic

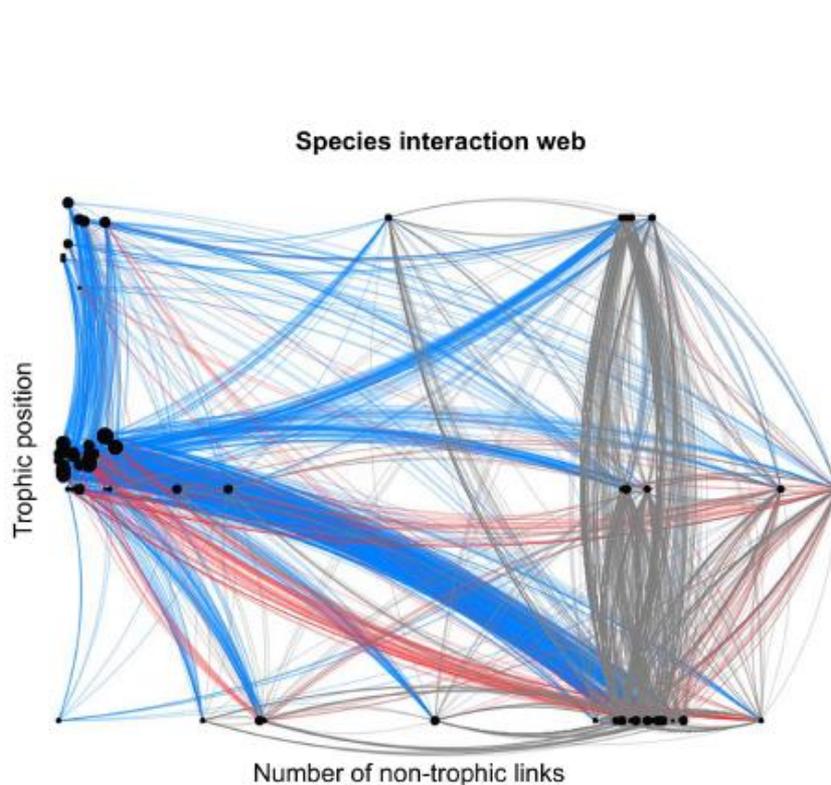
Pocock et al. (2012)



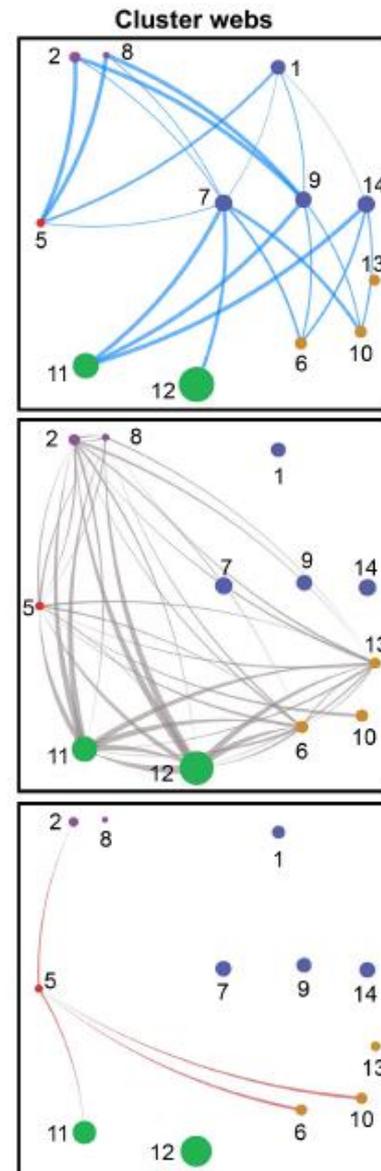
Vers des réseaux intégrant différents types d'interactions



Kéfi et al. (2016)



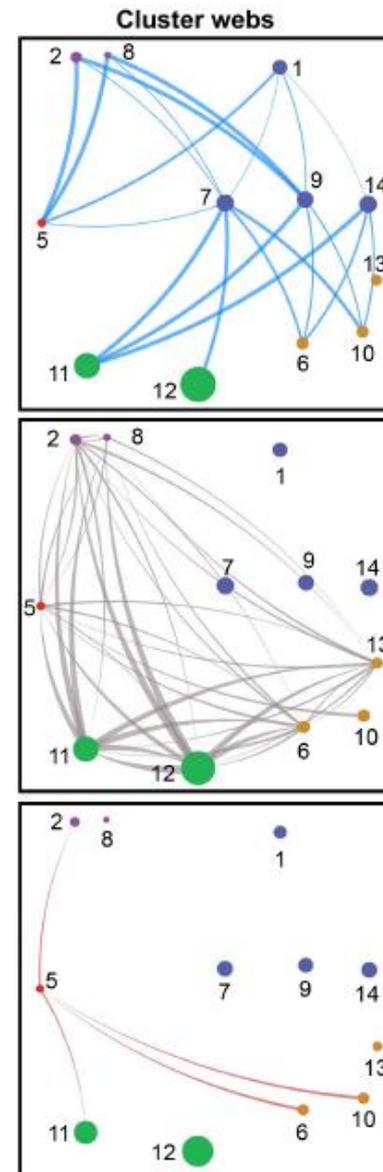
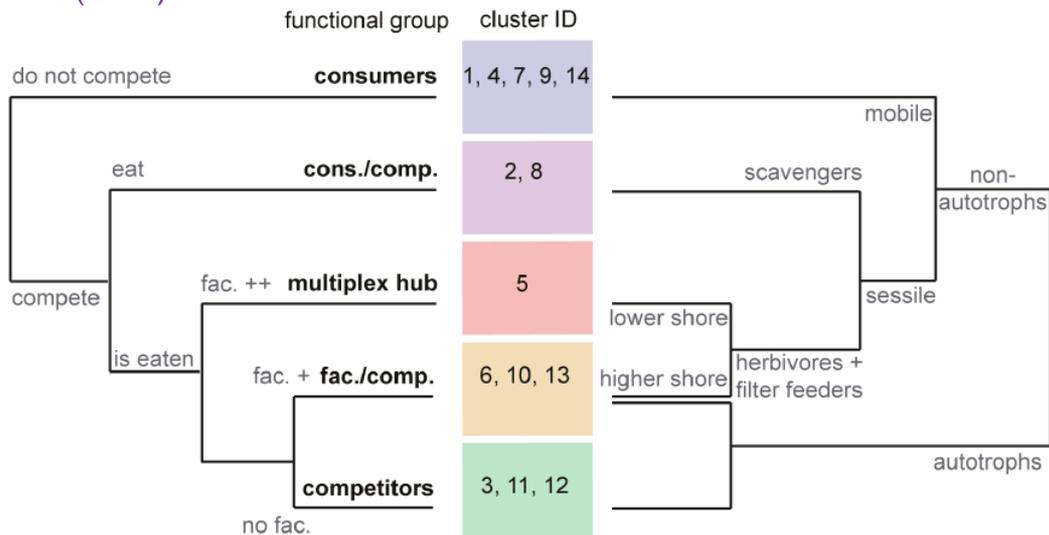
- Species
- Trophic links
- Neg. non trophic links
- Pos. non trophic links
- Clusters



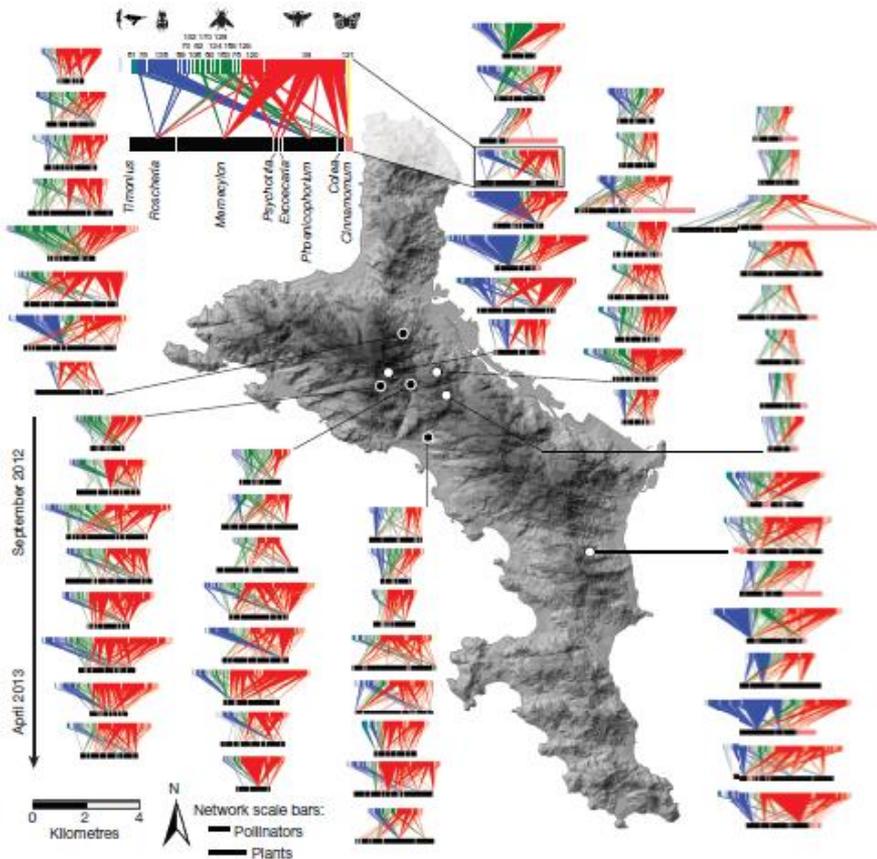
Vers des réseaux intégrant différents types d'interactions



Kéfi et al. (2016)



Des réseaux dans le temps et dans l'espace



Comment les interactions entre les espèces varient dans le temps et/ou dans l'espace ?

Kaiser-Bunbury et al. 2017

Remplacement ou fidélité d'interactions?

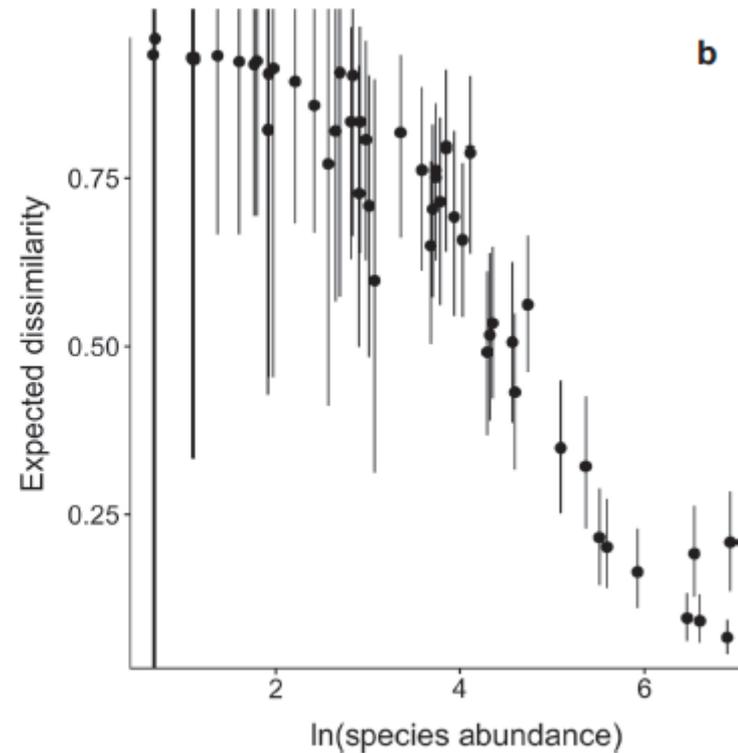
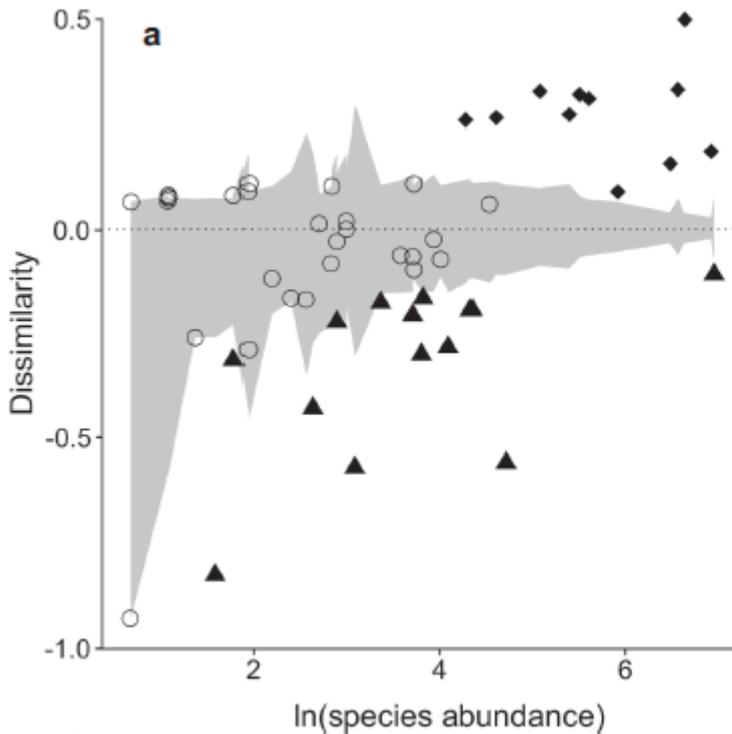


	Année1	Année2	Année3
Plant1	0	0	40
Plant2	0	30	0
Plant3	10	1	20
Σ colonnes	10	31	60

Modèle nul

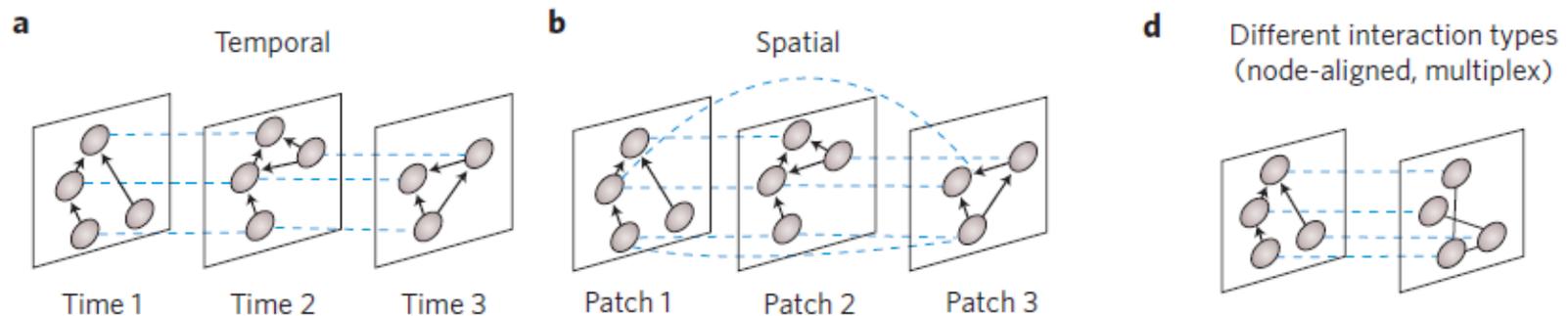


	Année1	Année2	Année3
Plant1	9	31	0
Plant2	0	0	30
Plant3	1	0	30
Σ colonnes	10	31	60



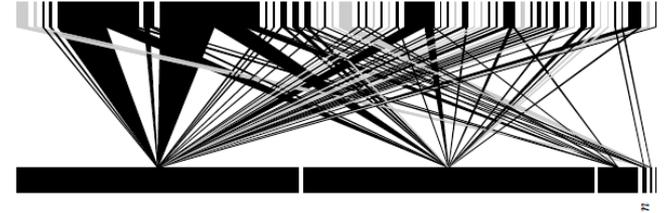
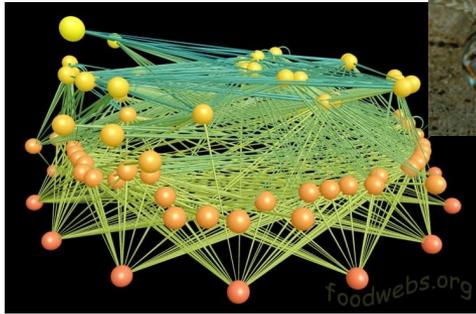
Partie I : conclusion

- Importance des traits et histoire évolutive des espèces sur la structure des réseaux d'interactions : permet inférence des interactions ?
- Vers des études qui intègrent différentes interactions et des dimensions spatiales et temporelles -> réseaux multiplexes



Pilosof et al. 2017

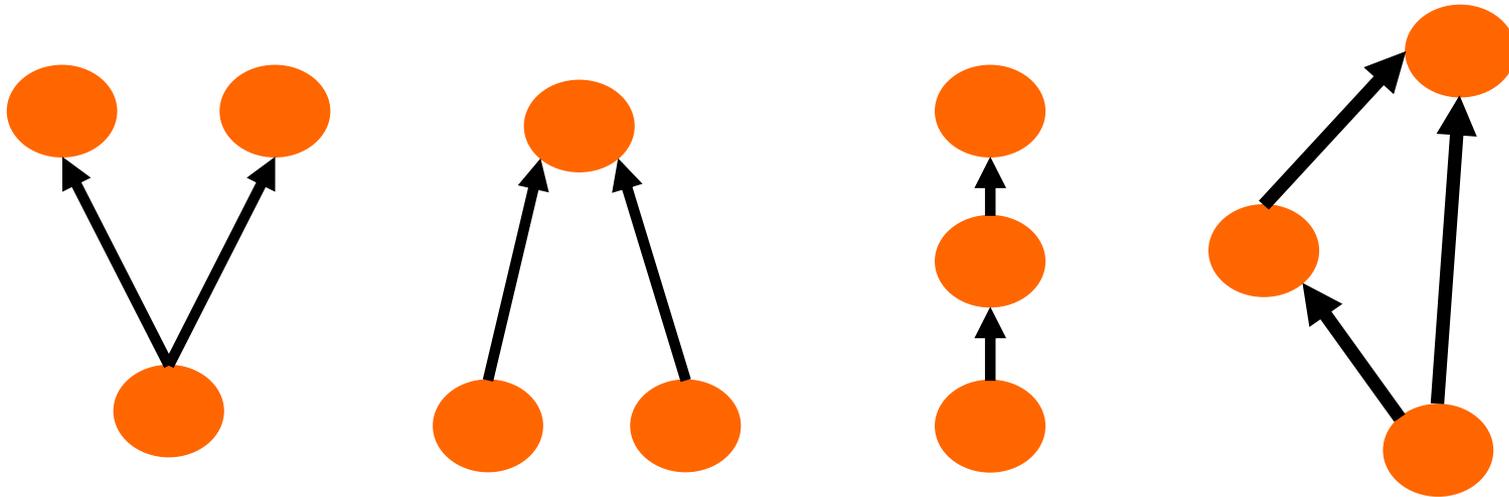
- Des limites persistantes pour décrire les interactions en écologie : comment mieux intégrer les biais d'échantillonnage dans l'étude de la structure des réseaux?



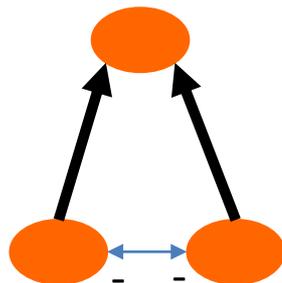
Partie II

Comprendre comment les interactions directes et indirectes déterminent l'abondance des espèces dans les communautés

Comprendre les effets directs et indirects: des modèles basés sur des motifs de réseaux

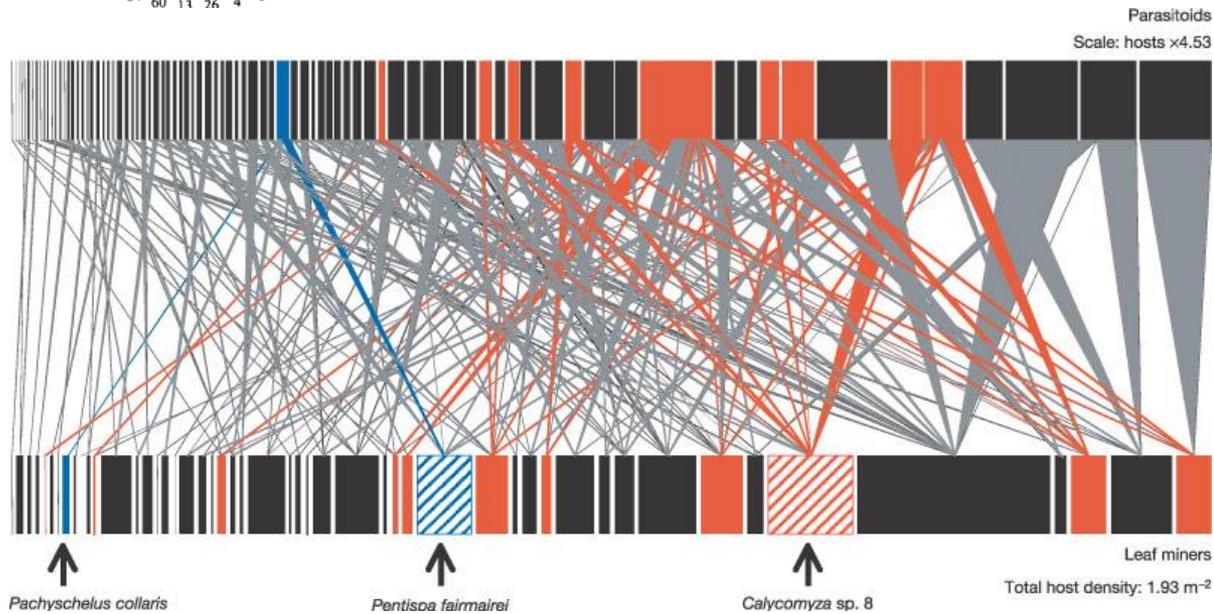
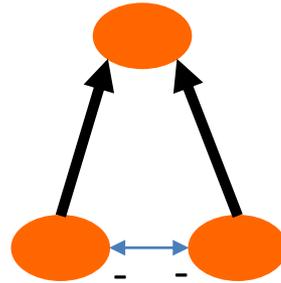
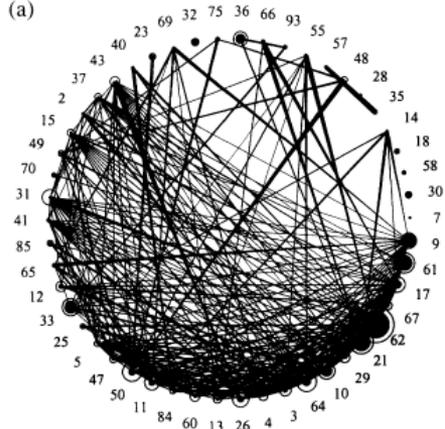


Importance des effets indirects : *exemple de la compétition apparente*



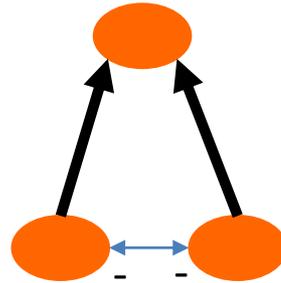
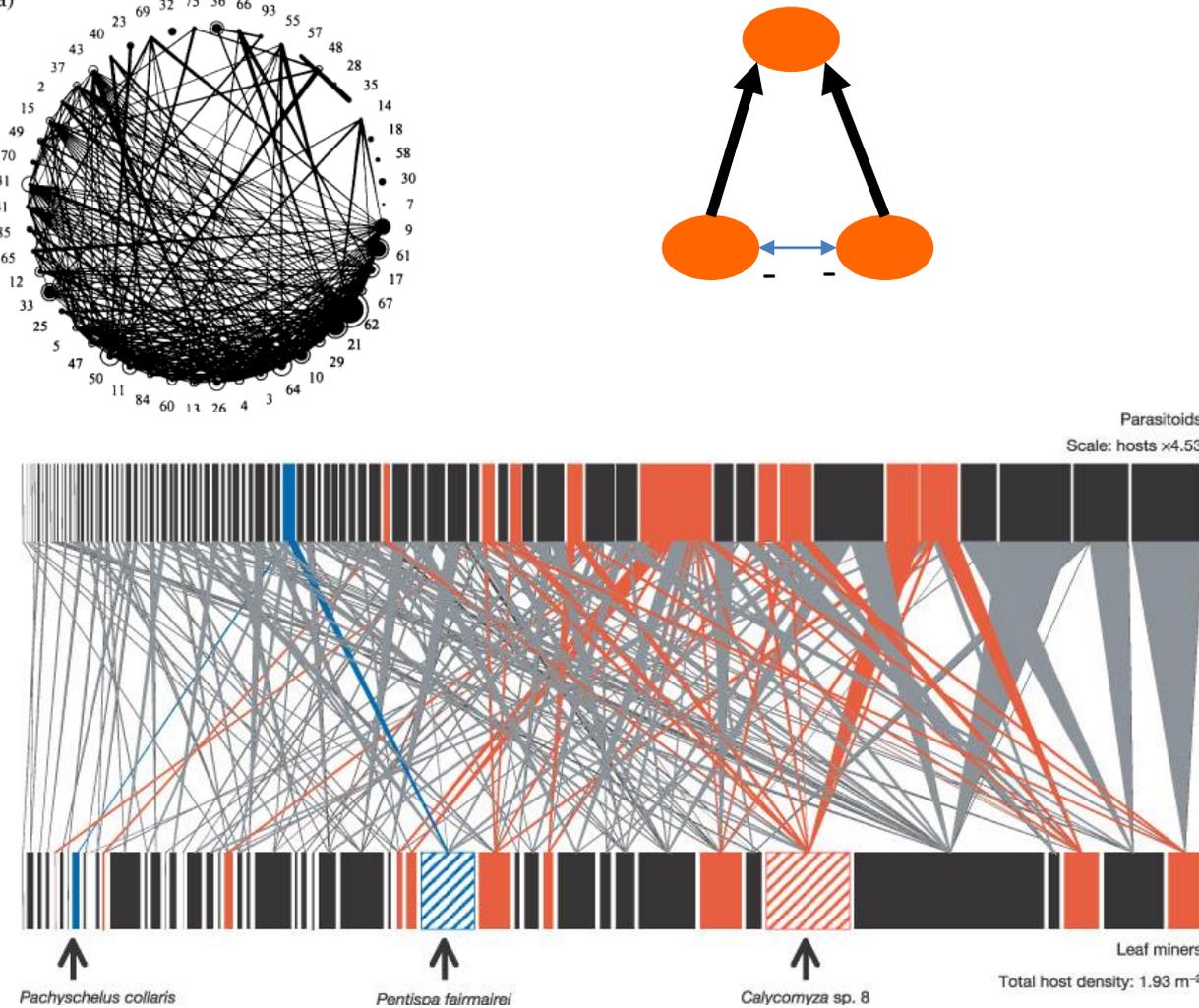
Importance des effets indirects : *exemple de la compétition apparente*

(a)

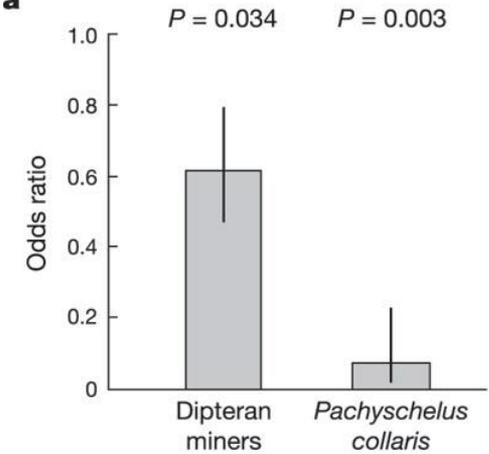


Importance des effets indirects : *exemple de la compétition apparente*

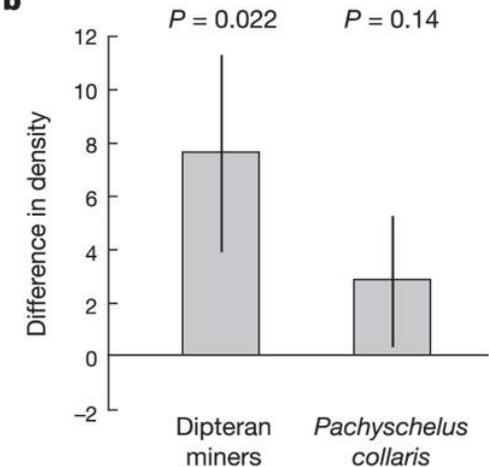
(a)



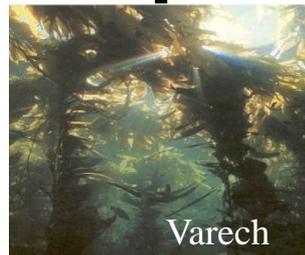
a



b



Importance des effets indirects : *exemple de la cascade trophique*



Extinction des loutres



Explosion des populations d'oursins



Sur-consommation de varech



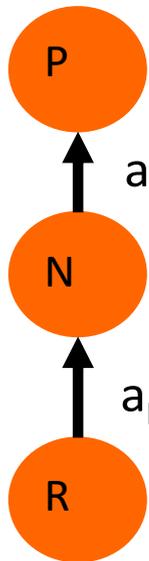
Extinction des espèces vivant dans
le varech

Importance des effets indirects : *exemple de la cascade trophique*



Estes et al. 2011

Exemple du modèle de chaîne trophique : Étude des effets « bottom-up » et « top-down »



$$\frac{dP}{dt} = P(-d_P + e_{PN}a_{PN}N)$$

$$\frac{dN}{dt} = N(e_{NR}a_{NR}R - d_N - a_{PN}P)$$

$$\frac{dR}{dt} = R(r(1 - R/K) - a_{NR}N)$$

r = taux de croissance intrinsèque de R

K = capacité de charge de R

a_{NR} et a_{PN} sont les taux d'attaque de N et P

e_{NR} et e_{PN} sont les efficacités de conversion de N et P

d_N et d_P sont les taux de mortalité de N et P

Oksanen 1981

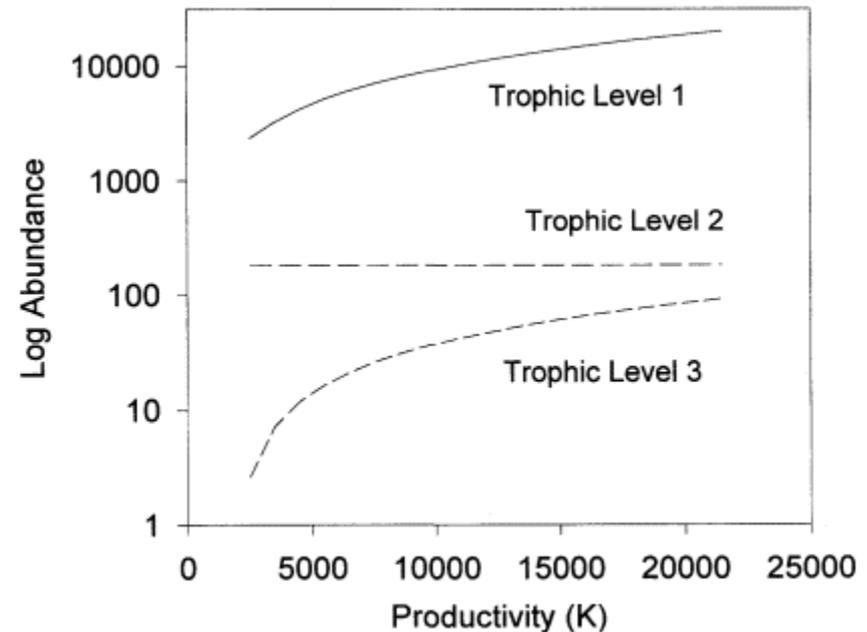
Exemple du modèle de chaîne trophique : Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

- SI IL EXISTE un équilibre avec les trois espèces présentes, alors:

$$R^* = K \left(1 - \frac{a_{NR}}{r} N^* \right)$$

$$N^* = \frac{d_P}{e_{PN} a_{PN}}$$

$$P^* = \frac{1}{a_{PN}} \left(e_{NR} a_{NR} R^* - d_N \right)$$



Exemple du modèle de chaîne trophique : Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

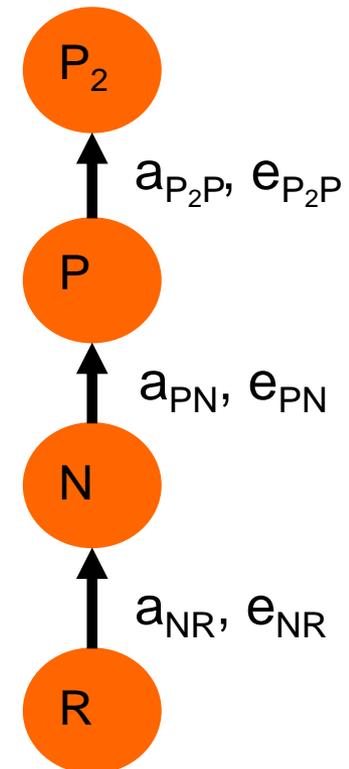
- Avec une chaîne à 4 niveaux trophiques:

$$P_2^* = \frac{1}{a_{P_2P}} (e_{PN} a_{PN} N^* - d_P)$$

$$P^* = \frac{d_{P_2}}{e_{P_2P} a_{P_2P}}$$

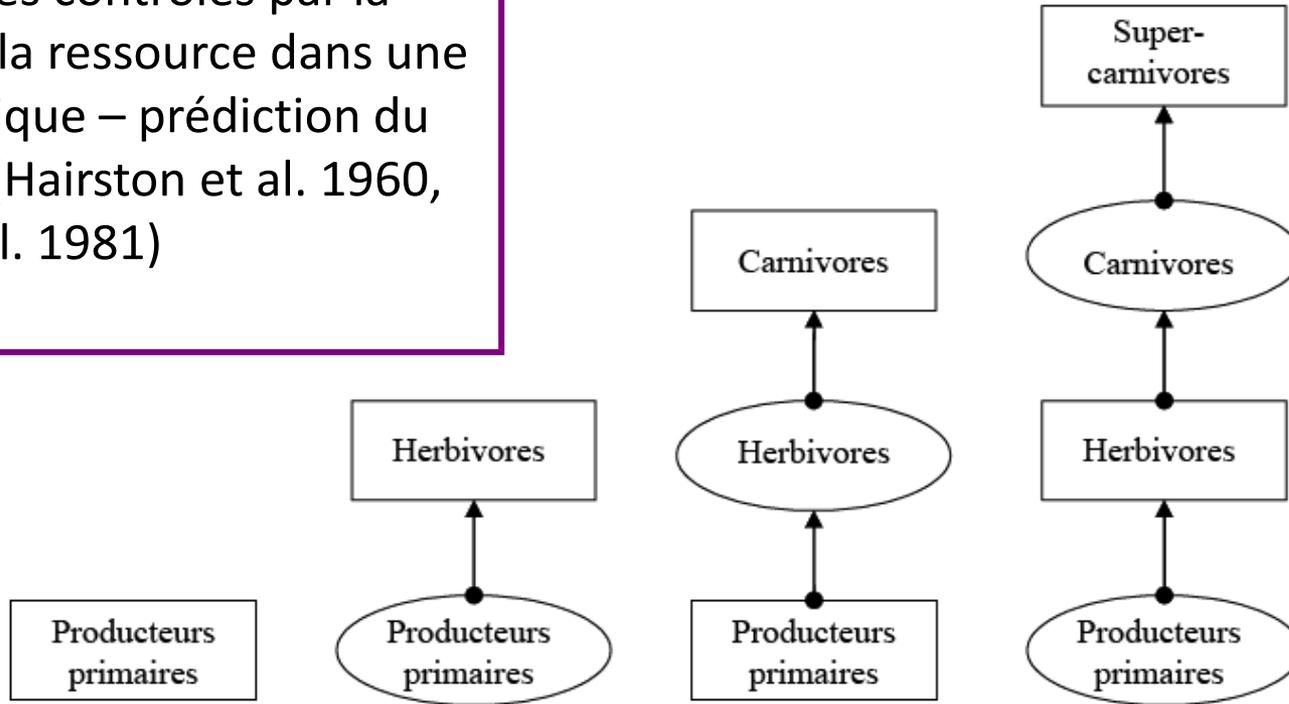
$$N^* = \frac{1}{a_{NR}} \left(1 - \frac{R^*}{K} \right)$$

$$R^* = \frac{d_N + a_{PN} P^*}{e_{NR} a_{NR}}$$



Exemple du modèle de chaine trophique : Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

Alternance des contrôles par la prédation et la ressource dans une chaine trophique – prédiction du modèle HSS (Hairston et al. 1960, Oksanen et al. 1981)



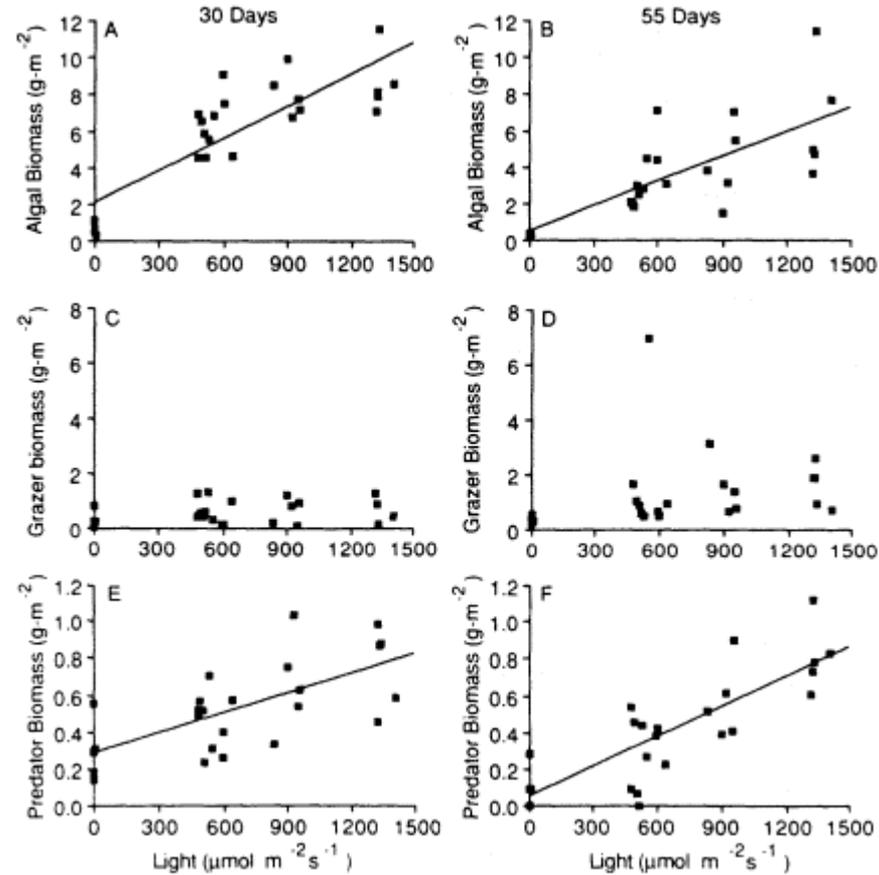
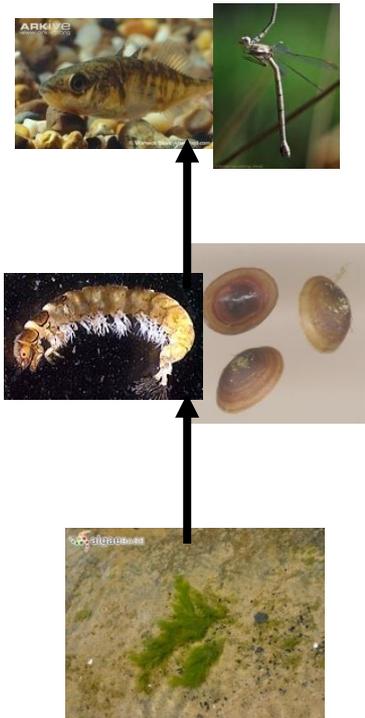
Control
by predators

Control by
resources



Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

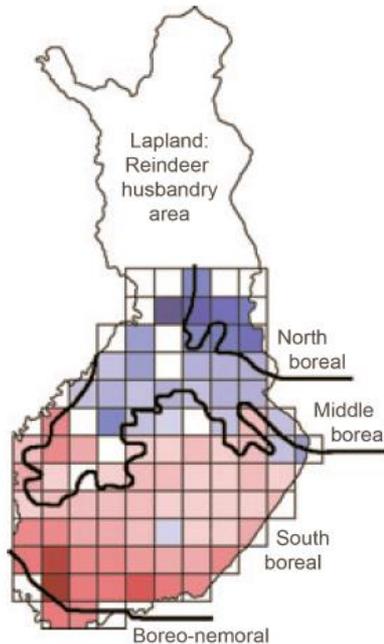
Données expérimentales



Wootton & Power 1993

Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

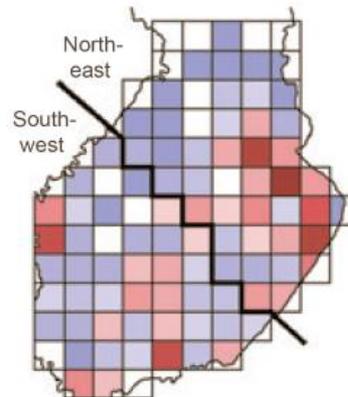
Observations empiriques



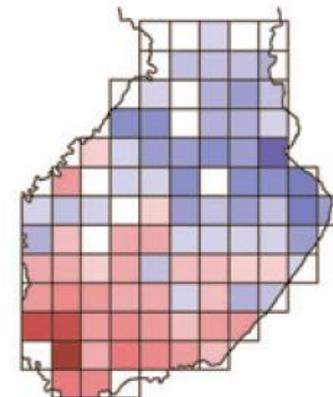
(a) Productivity score



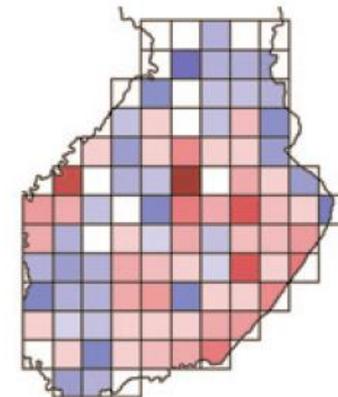
Productivity score	-0.8	0	0.8
Lynx REC intercept	-0.2	0	0.2
Fox REC intercept	-1.1	0	1.1
Hare REC intercept	-0.7	0	0.7



(b) Lynx REC intercept



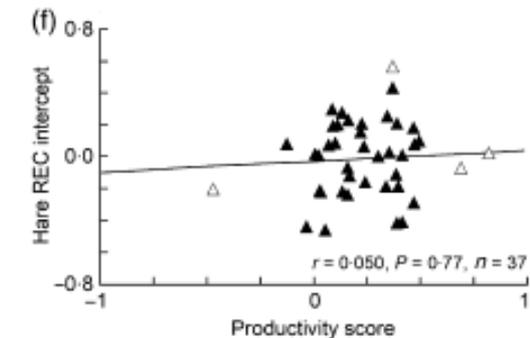
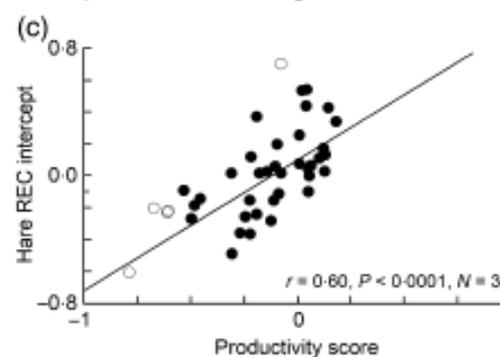
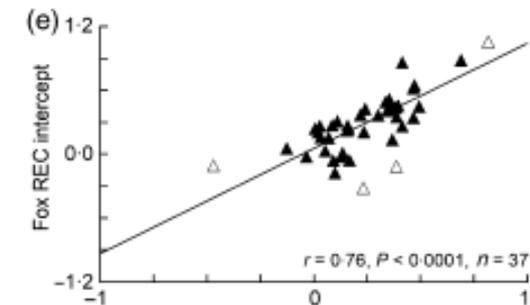
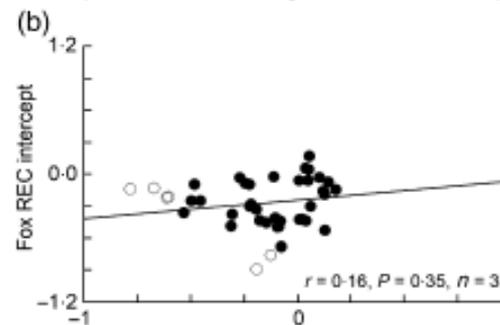
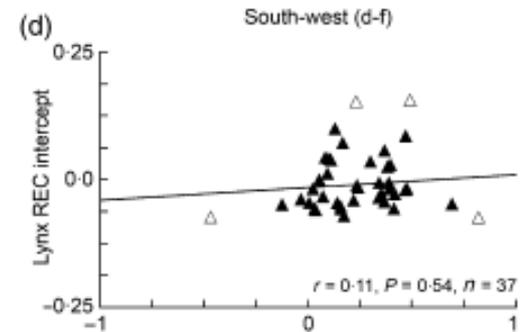
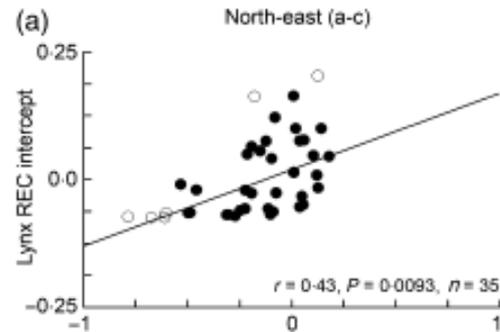
(c) Fox REC intercept



(d) Hare REC intercept

Étude des effets « bottom-up » et « top-down »

Observations empiriques



Des effets qui peuvent différer des prédictions

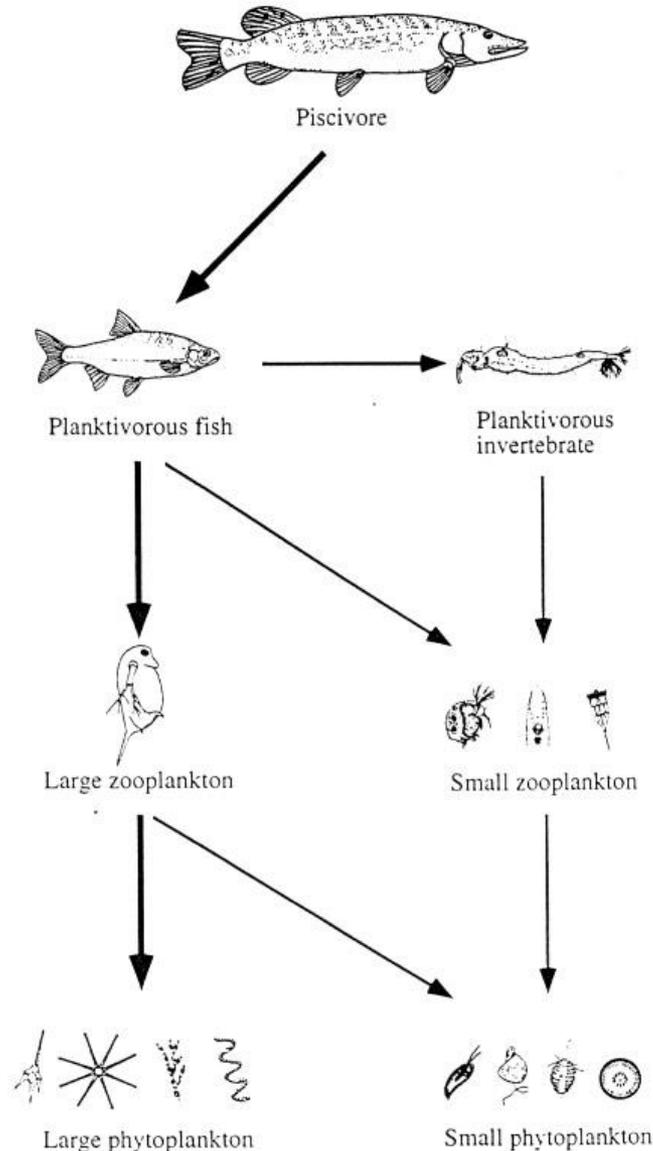


Table 1 Qualitative effects of nutrient enrichment as predicted by two linear food-chain models and corresponding experimental results in mesocosms

	Model predictions		Experimental results	
	Prey dependence	Ratio dependence	Without fish	With fish
Carnivores	+	+	-	§
Herbivores	0	+	ns	ns
Autotrophs	+	+	ns	ns
Phosphorus	0	+	ns	+

Qualitative effects are indicated by their sign: +, 0 and - denote a positive effect, no effect and a negative effect, respectively, of nutrient enrichment on density. Experimental results: + and - denote a significant positive effect and a significant negative effect, respectively ($P \leq 0.05$); brackets, marginally significant effect ($0.05 < P \leq 0.10$); ns, nonsignificant effect ($P > 0.10$); §, no test possible because the sum of invertebrate carnivores density and fish biomass is senseless.

Considérer la structure du réseau trophique?

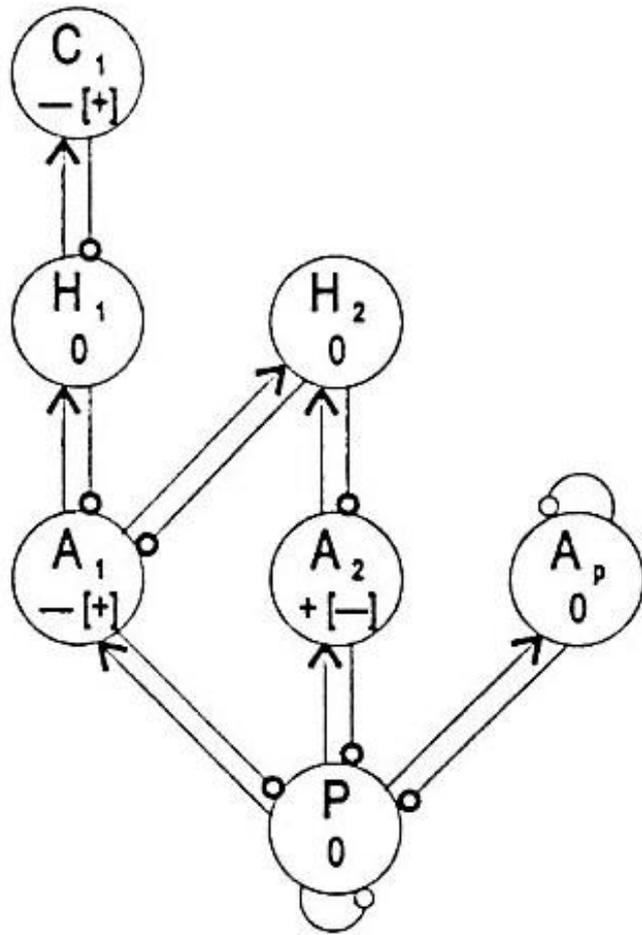


réseau pélagique simplifié

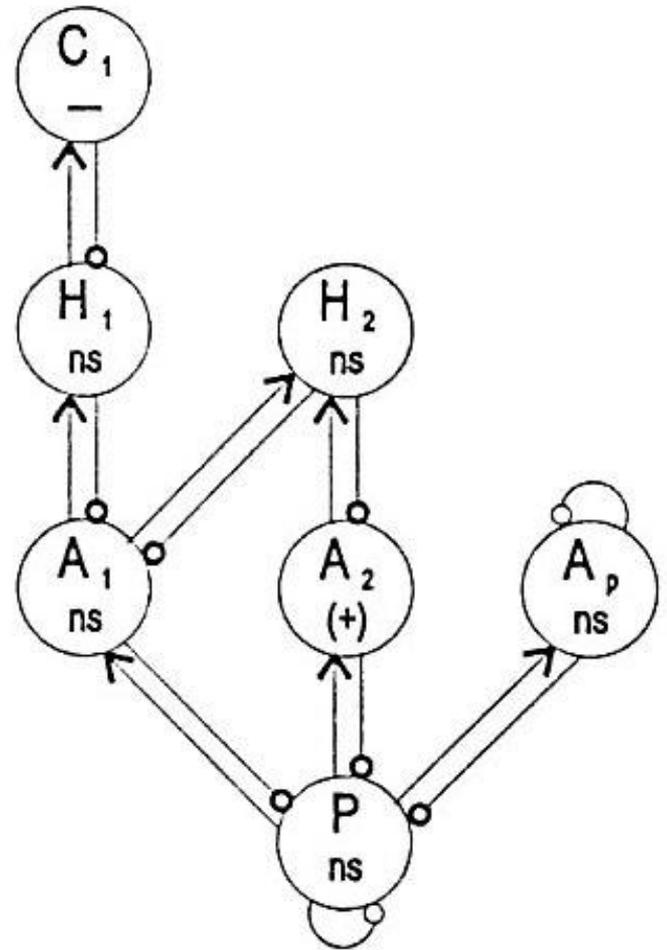
basé sur des groupes fonctionnels (« espèces trophiques »).
L'épaisseur des flèches indique la force des interactions.

(d'après Carpenter et Kitchell, 1993, *The trophic cascade in lakes*, Cambridge University Press).

Model



Experimental results

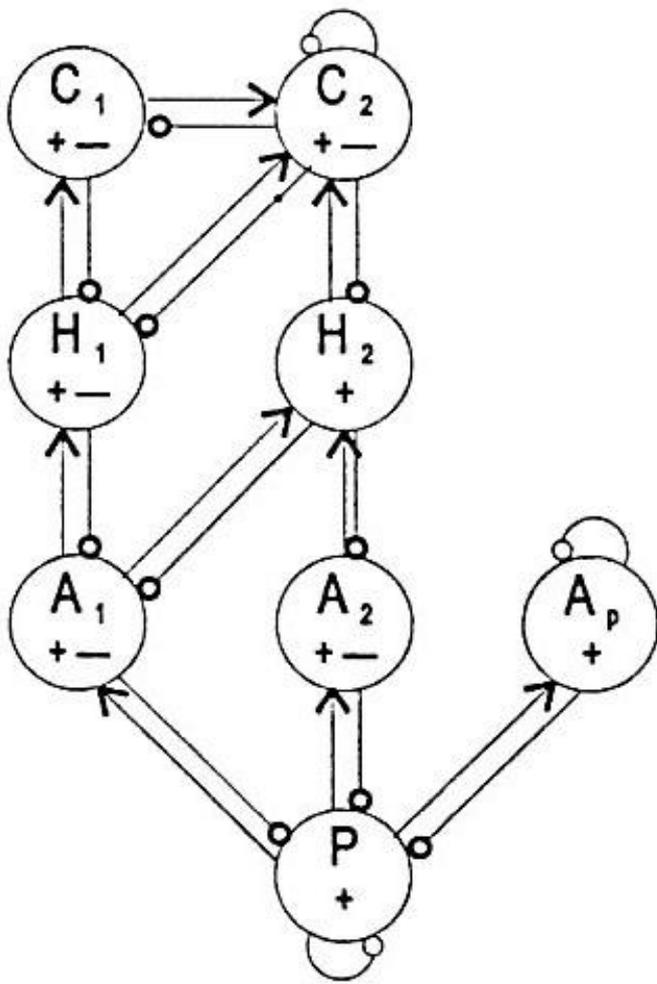


 Direct positive effect
 Direct negative effect

$$\frac{\partial A_2^*}{\partial l} = \frac{b_{12}a_{12}}{P^*\alpha}, \quad \frac{\partial A_1^*}{\partial l} = \frac{-b_{22}a_{22}}{P^*\alpha} \quad \text{and} \quad \frac{\partial C_1^*}{\partial l} = \frac{-b_{11}a_{11}b_{22}a_{22}}{P^*\alpha}$$

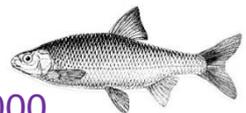
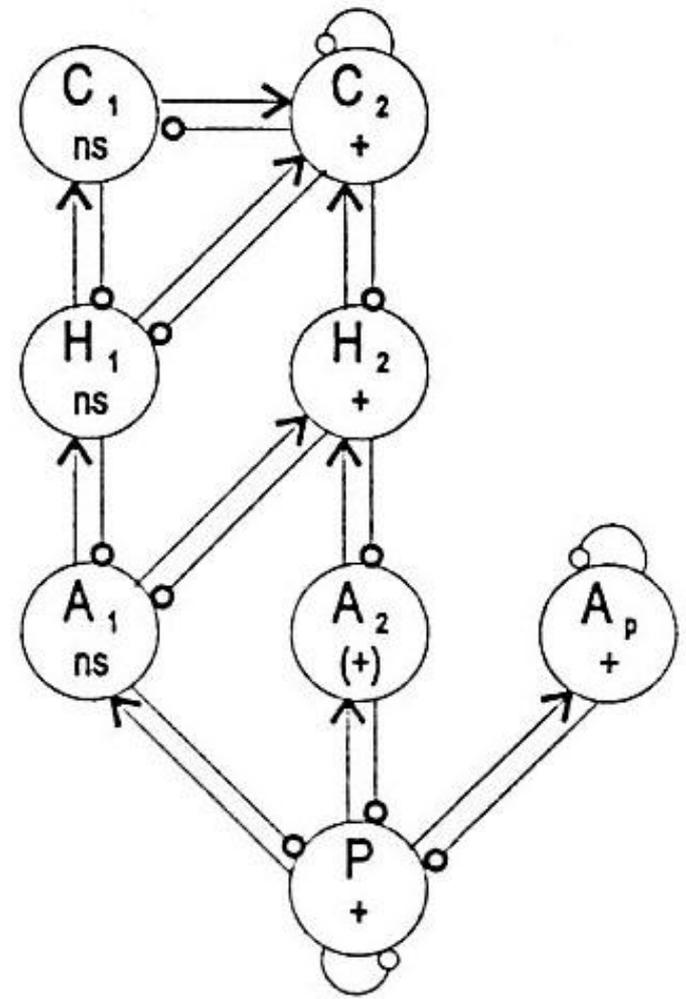
$$\alpha = b_{12}a_{12}l_2 - b_{22}a_{22}l_1$$

Model

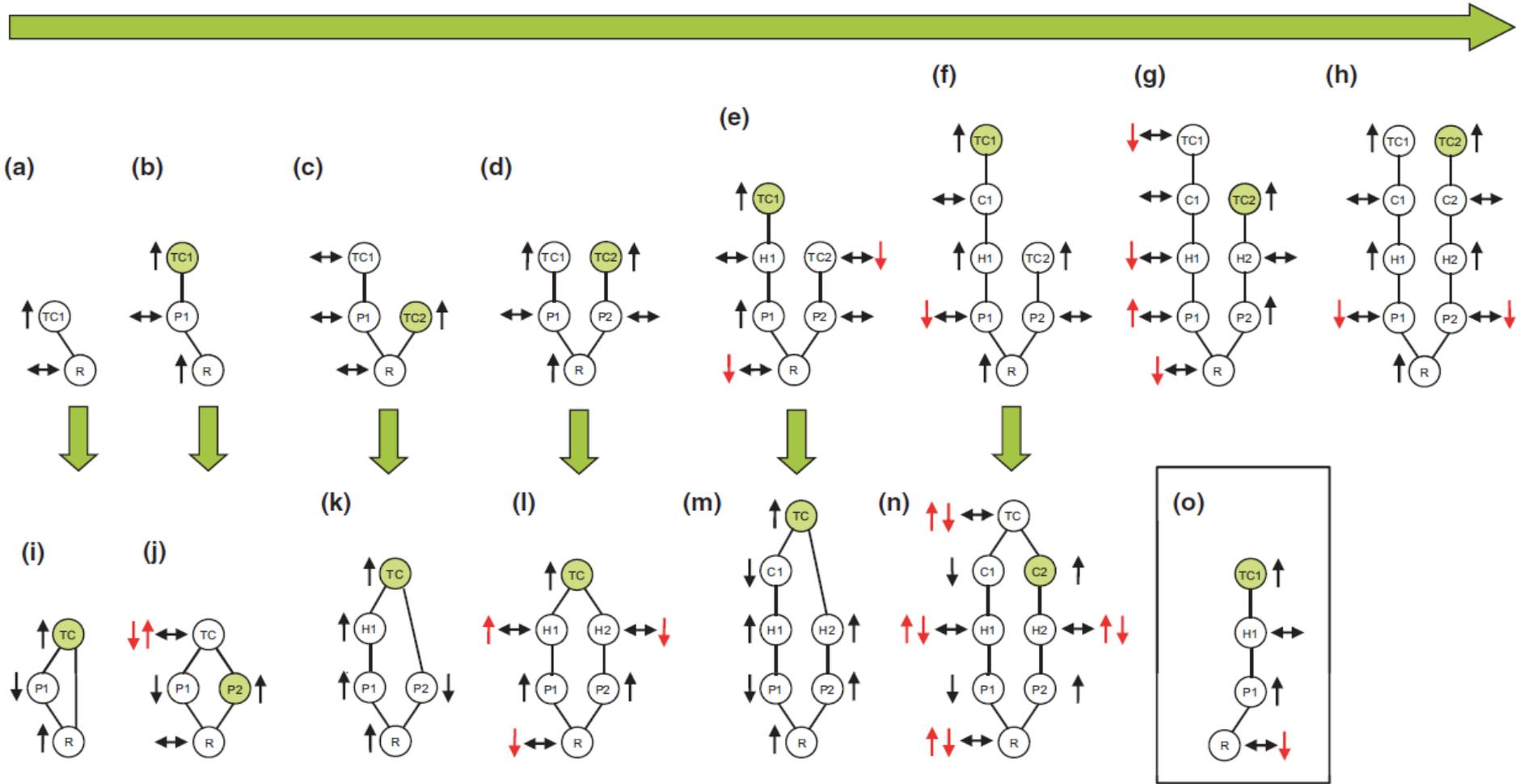


→ Direct positive effect
—○ Direct negative effect

Experimental results

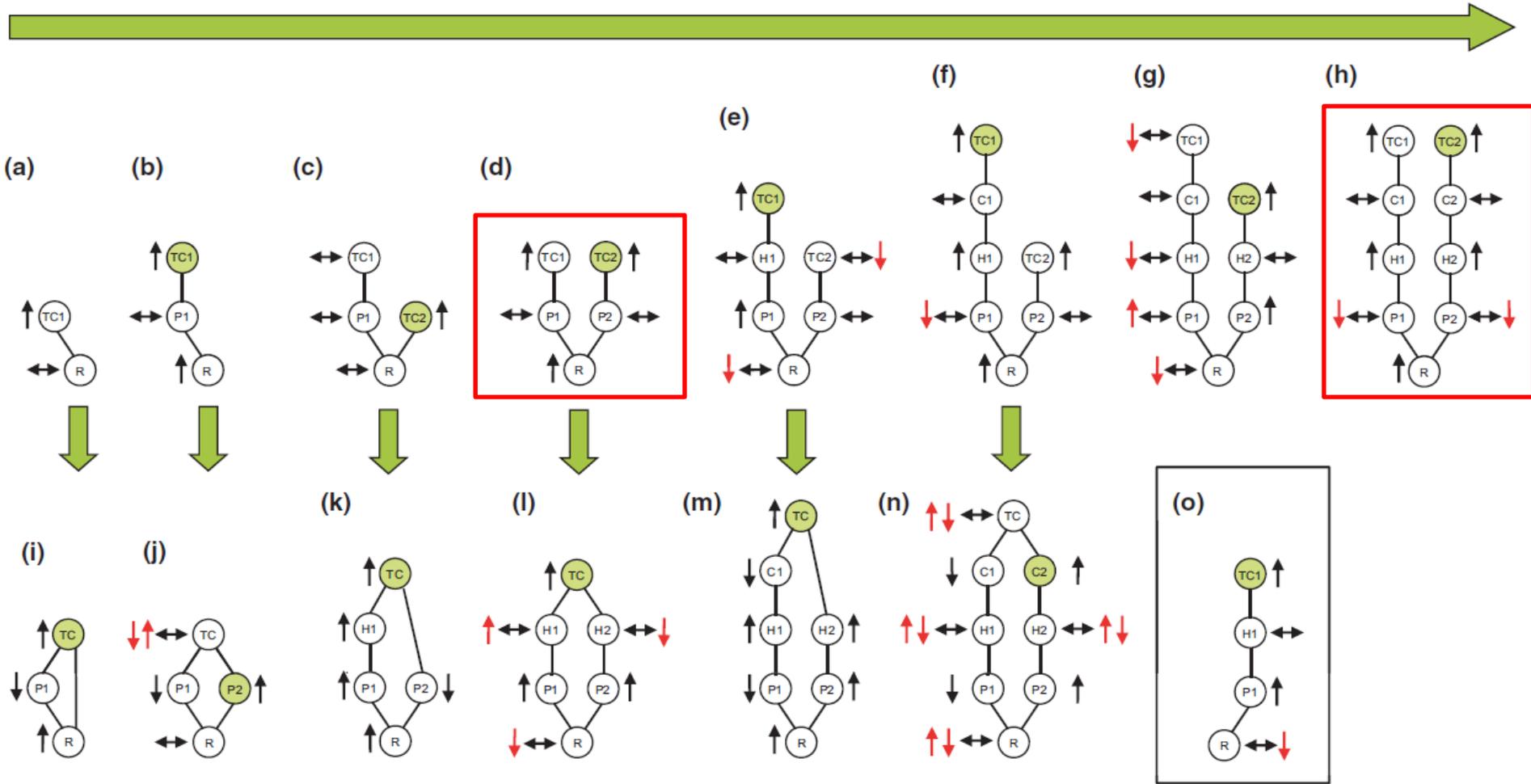


Structure du réseau trophique et effets bottom-up



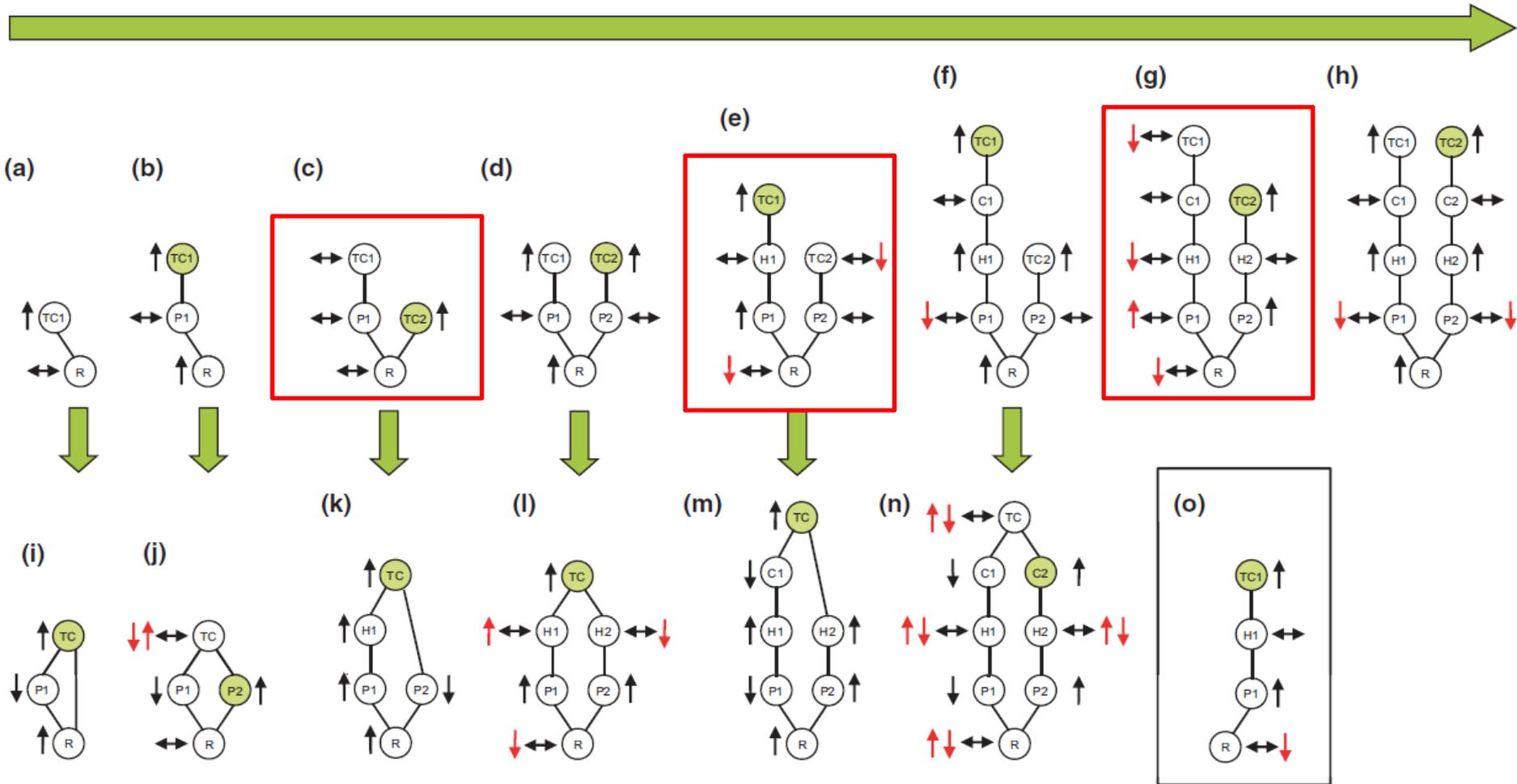
Structure du réseau trophique et effets bottom-up

Branched odd-odd chains



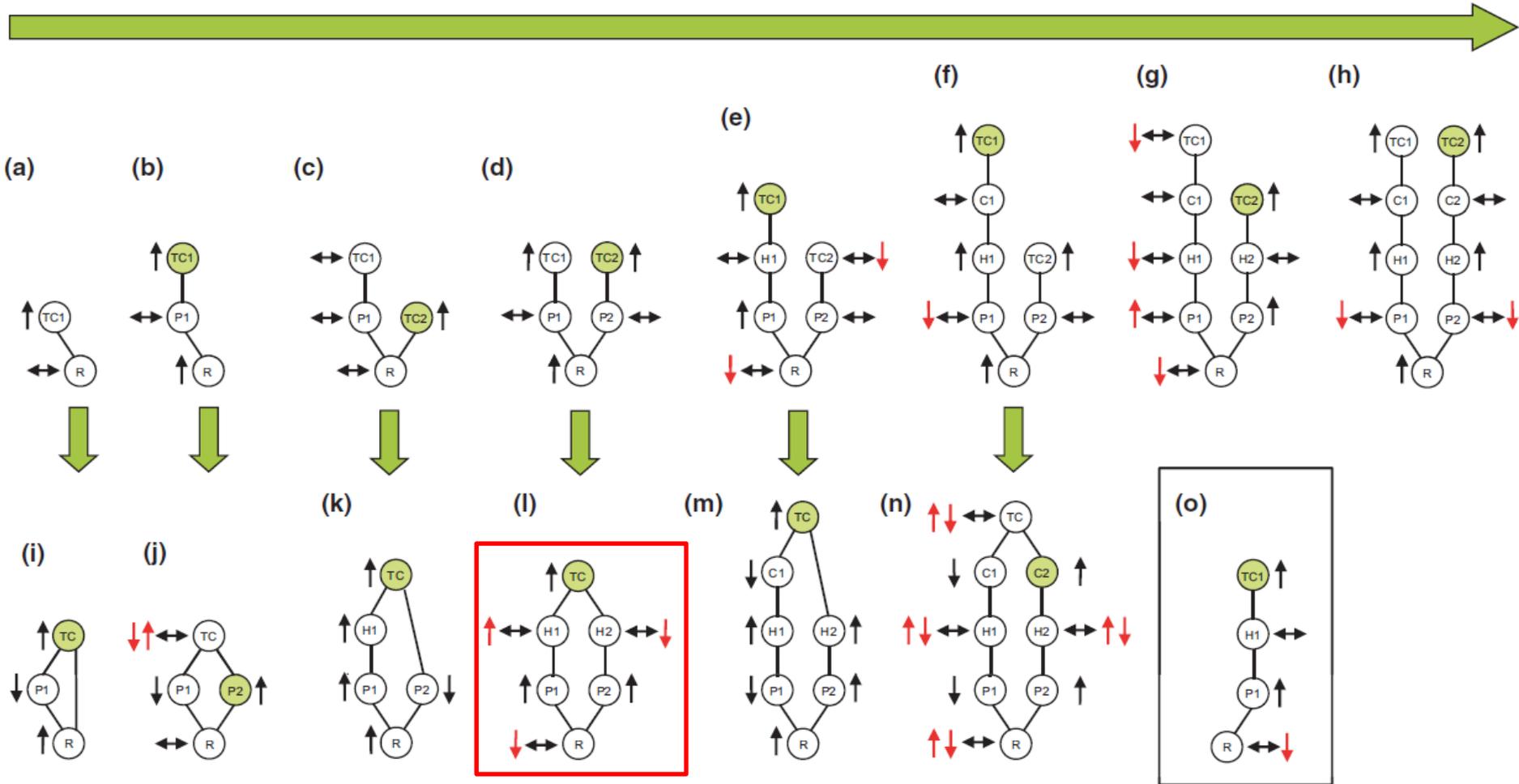
Structure du réseau trophique et effets bottom-up

Branched odd-even chains



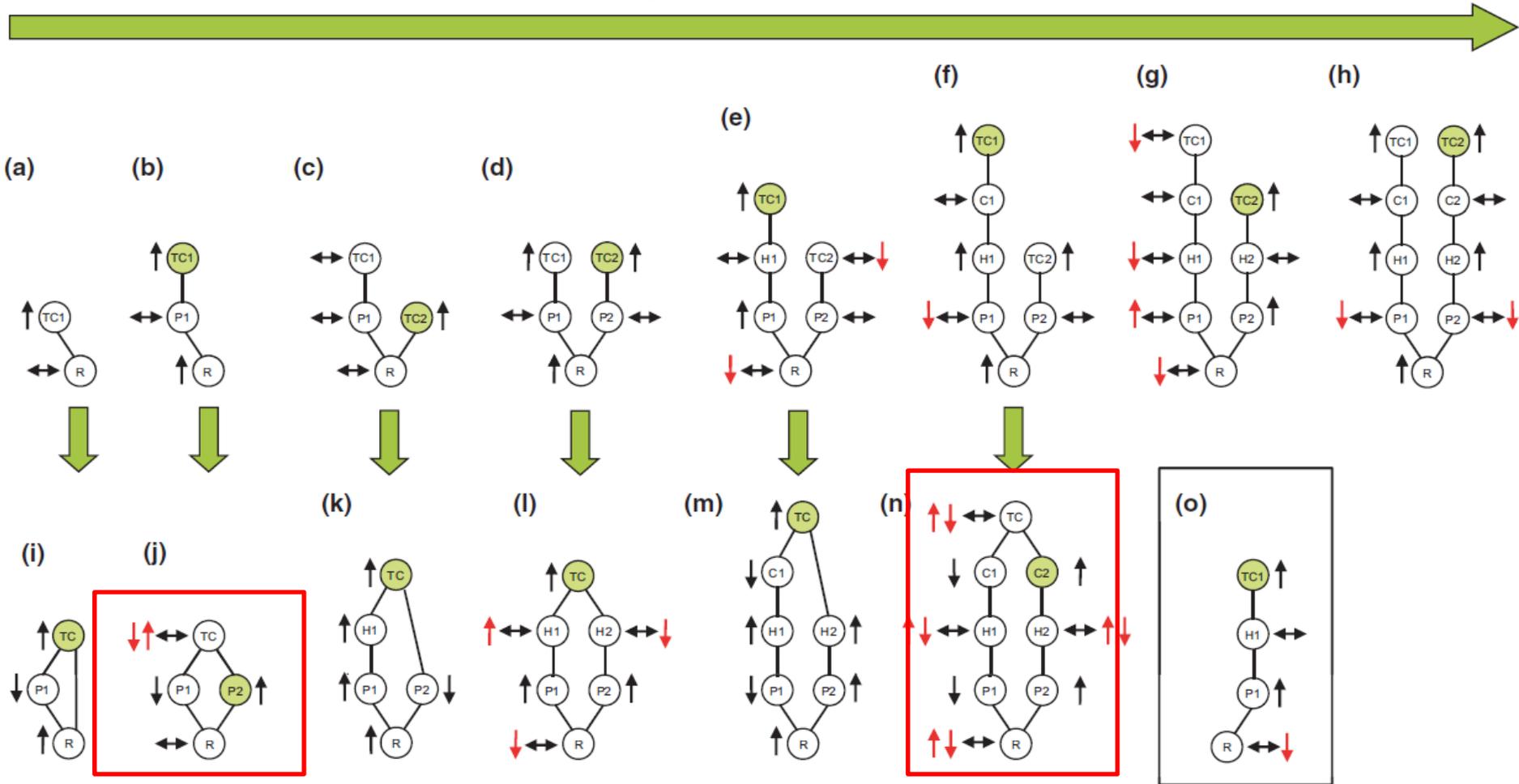
Structure du réseau trophique et effets bottom-up

Looped even-even webs



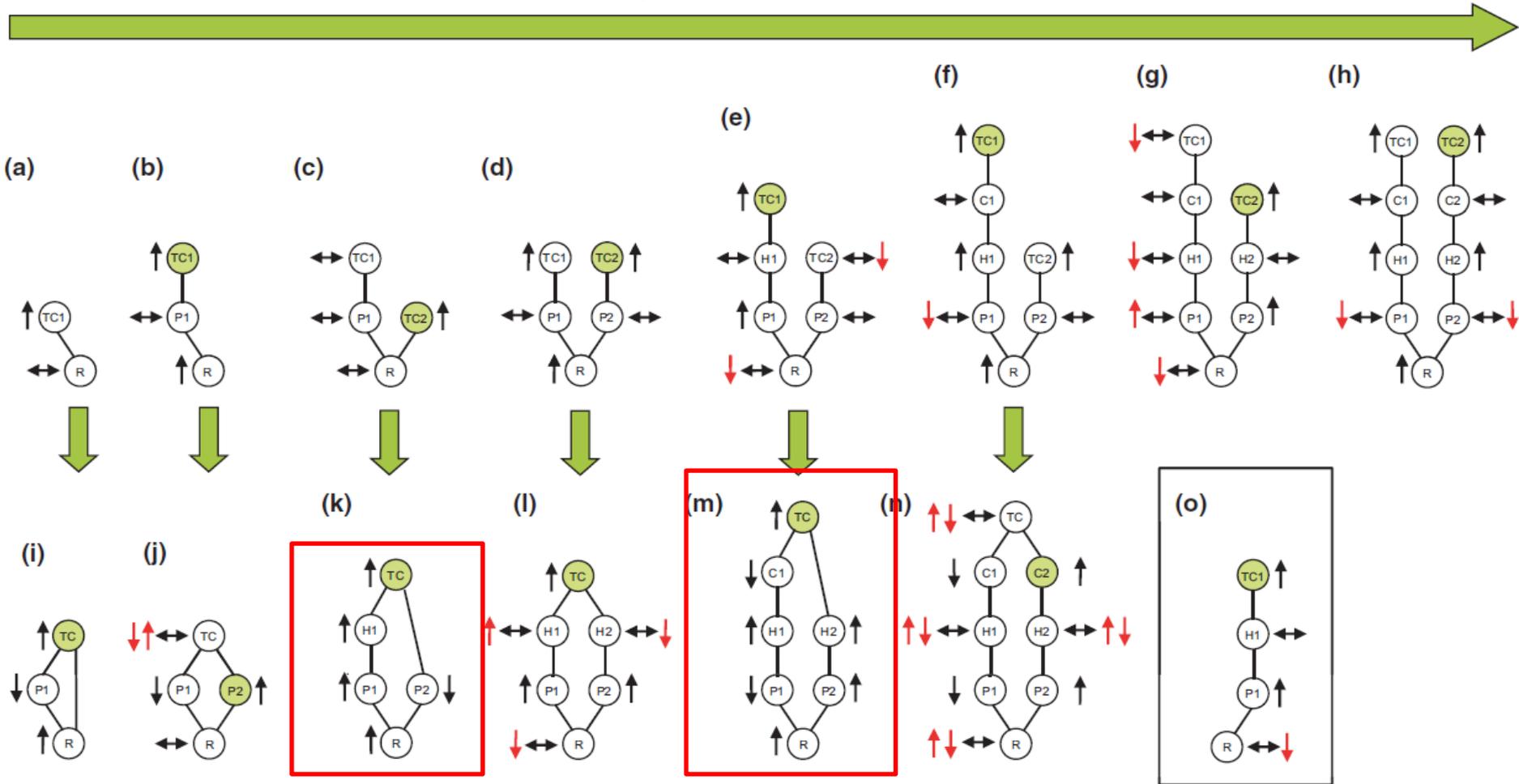
Structure du réseau trophique et effets bottom-up

Looped odd-odd webs



Structure du réseau trophique et effets bottom-up

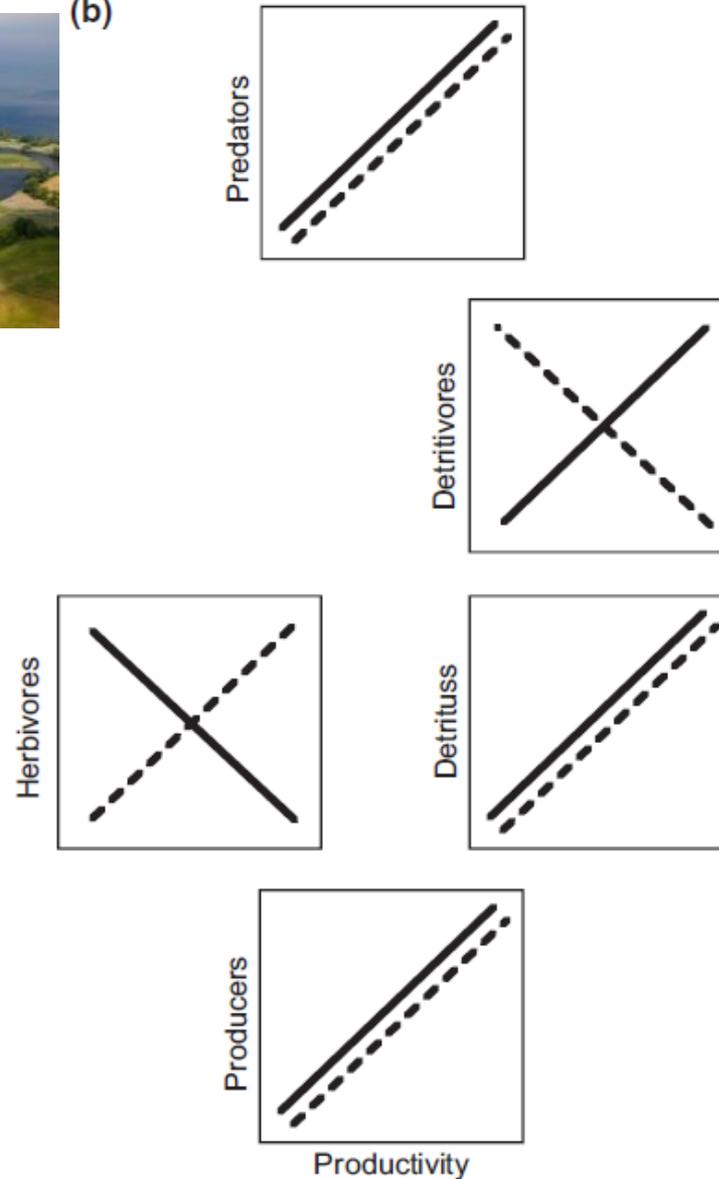
Looped odd-even webs



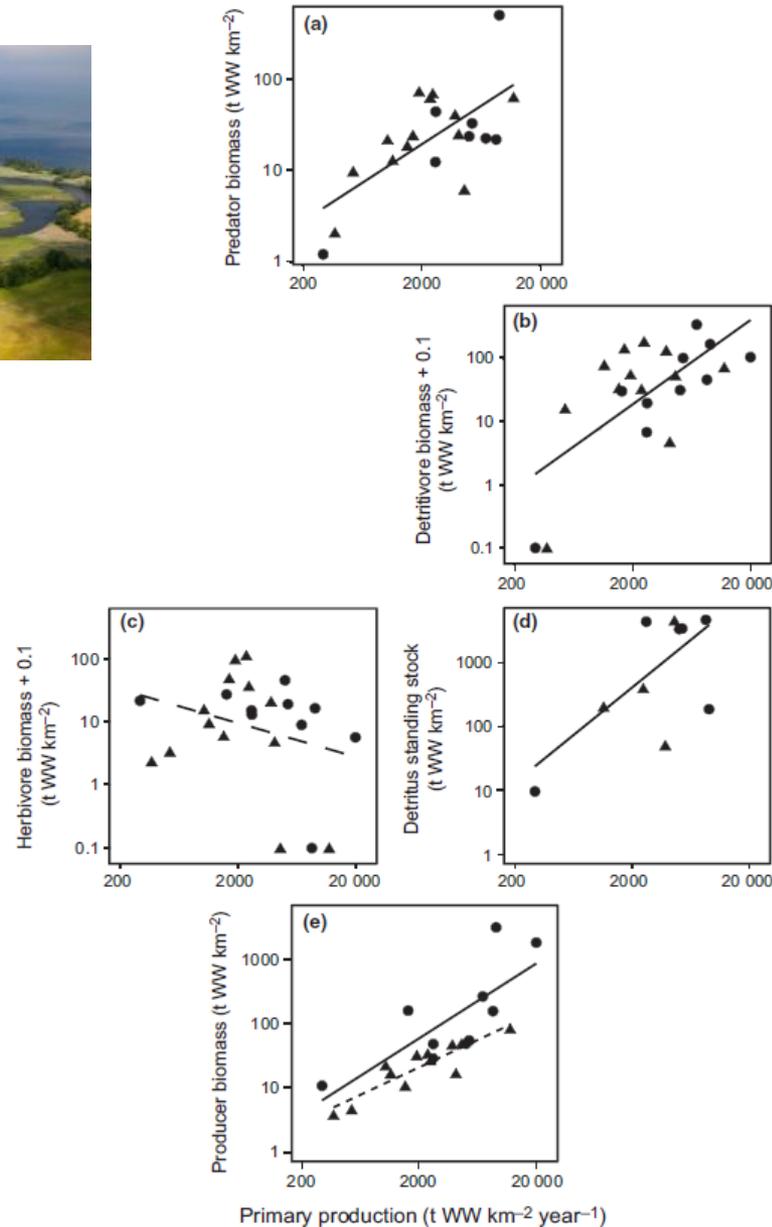
Structure du réseau trophique et effets bottom-up



(b)

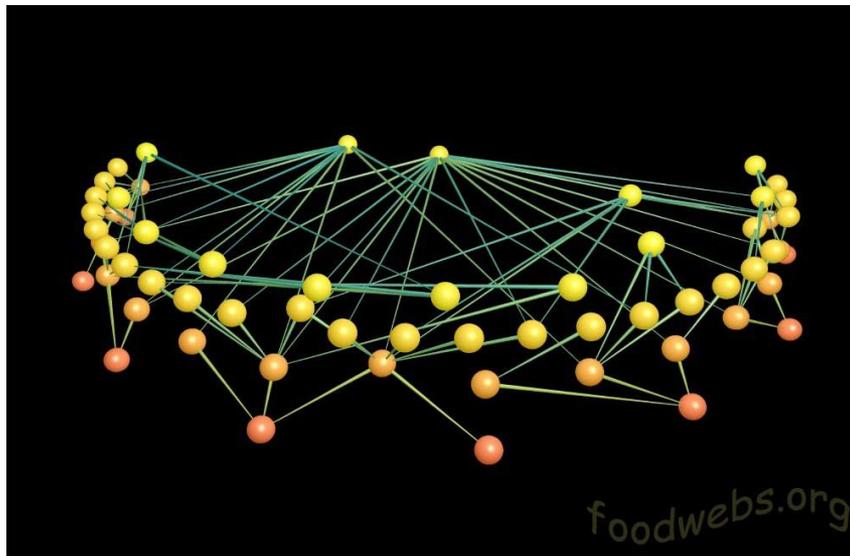


Structure du réseau trophique et effets bottom-up



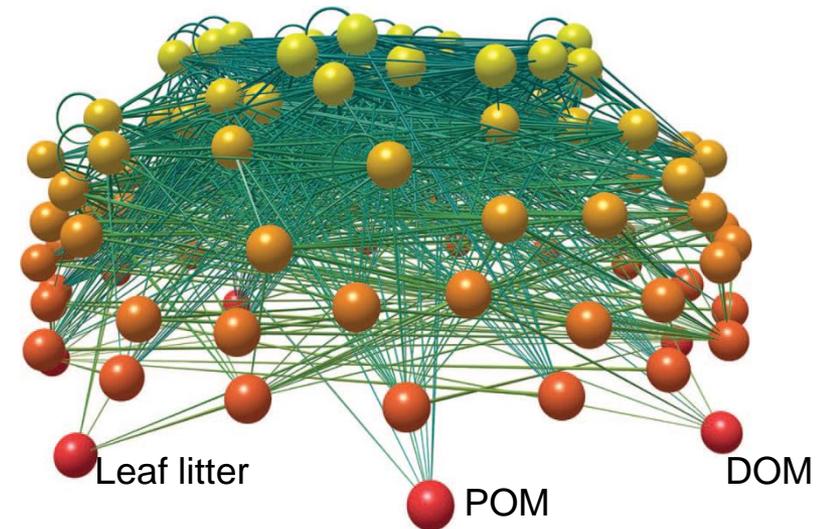
Green and brown food webs often studied in isolation

Green food web based on primary producers



United Kingdom Grassland
Trophic Web

Brown food web based on decomposers

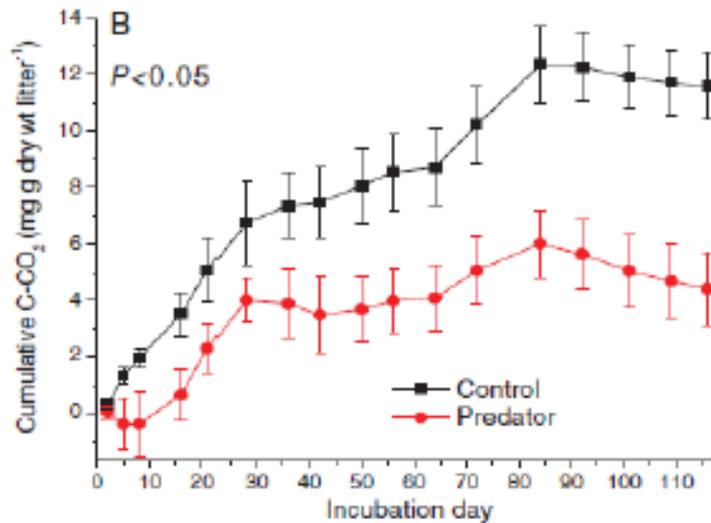


Soil food web
Digel et al. (2014)

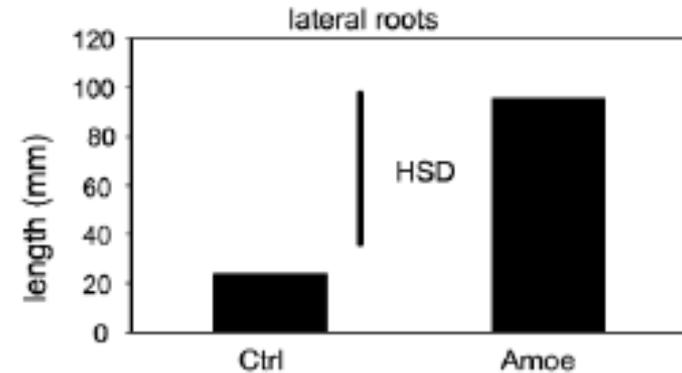
- Mineral resources necessary for primary production are recycled through the brown food web
- Brown food web depends on dead organic matter from the green food web

Known cascading effects of consumers between green and brown webs

Effects of predators of the green food web



Effects of predators of the brown food web

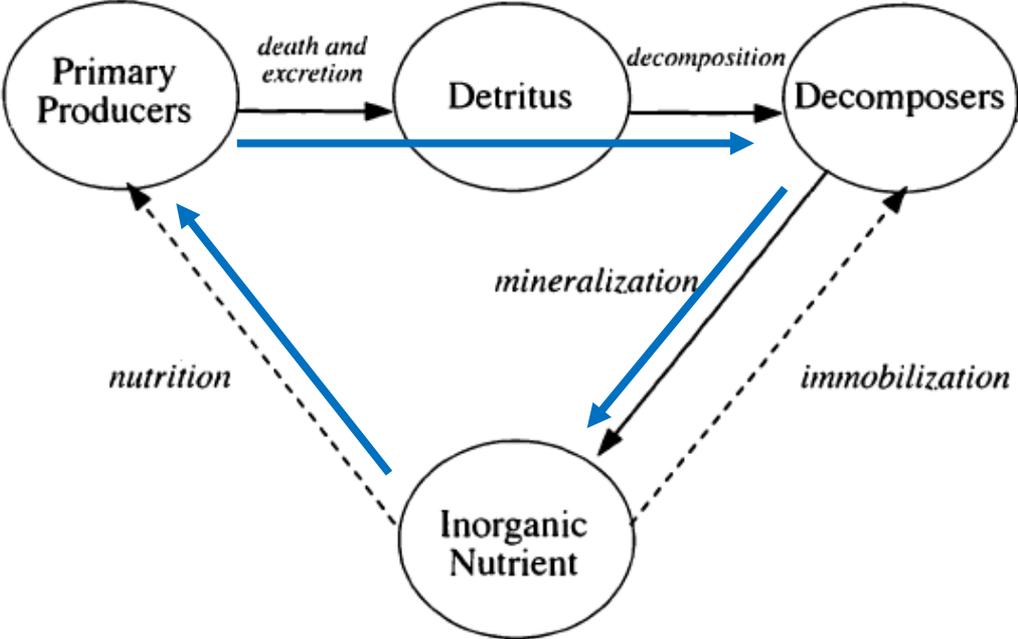


Bonkowski & Brandt *SBB* 2002

Hawlena et al. *Science* 2012

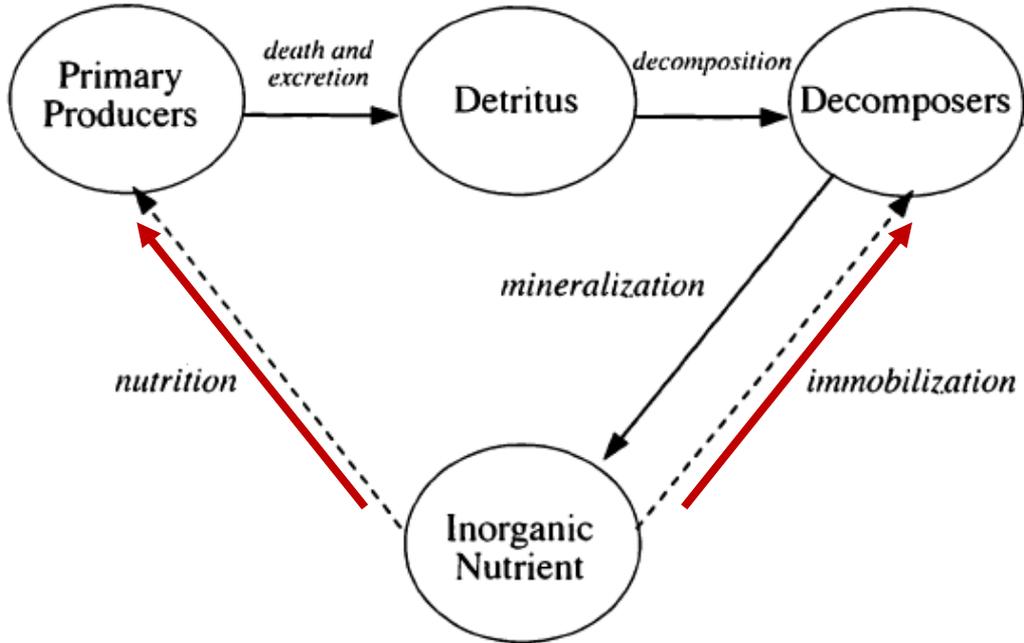
Complex interaction between primary producers and decomposers

Indirect mutualism

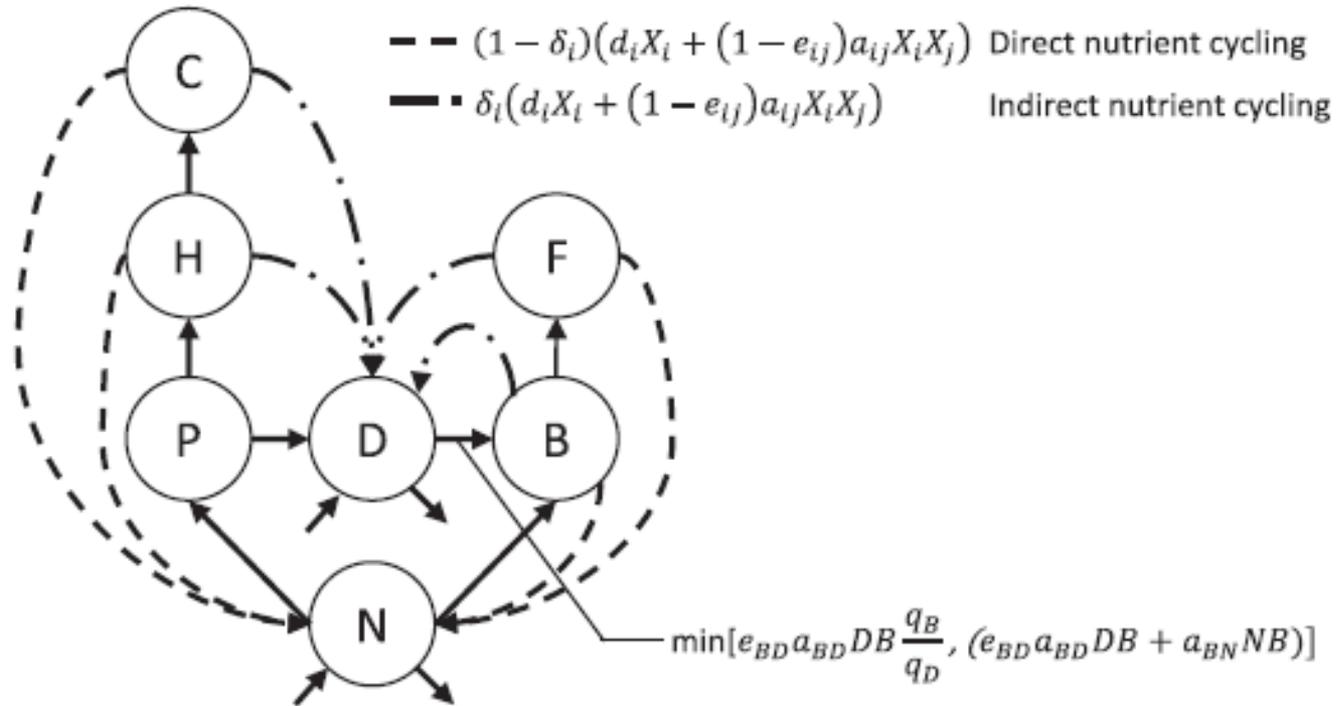


Complex interaction between primary producers and decomposers

Competition

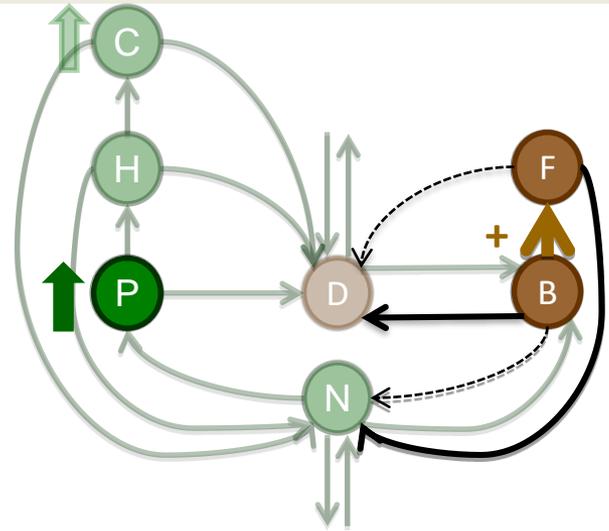


Trophic cascades: the model



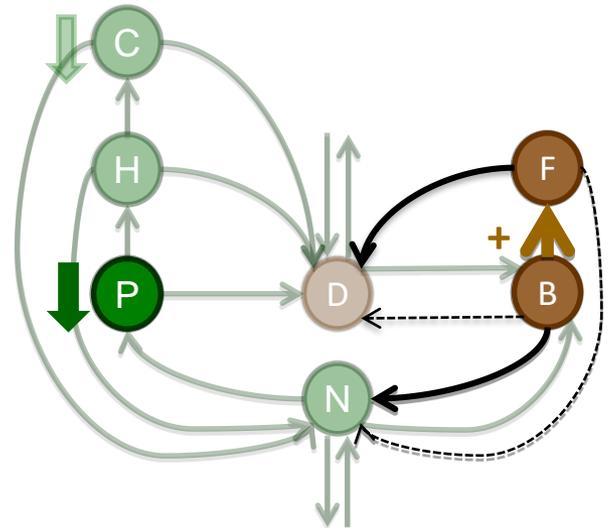
Trophic cascades from brown to green food webs

Predators of decomposers
increase primary
production

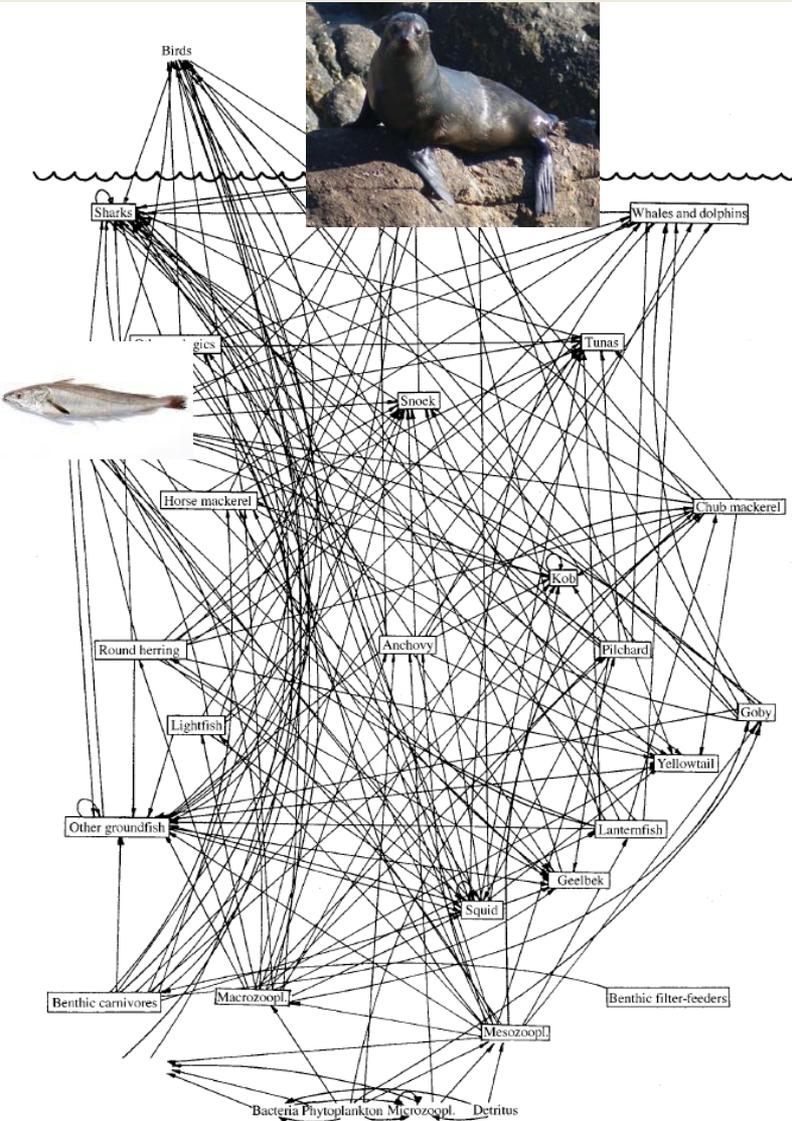


Effect determined by the relative proportion of direct / indirect nutrient cycling by decomposers and their predators

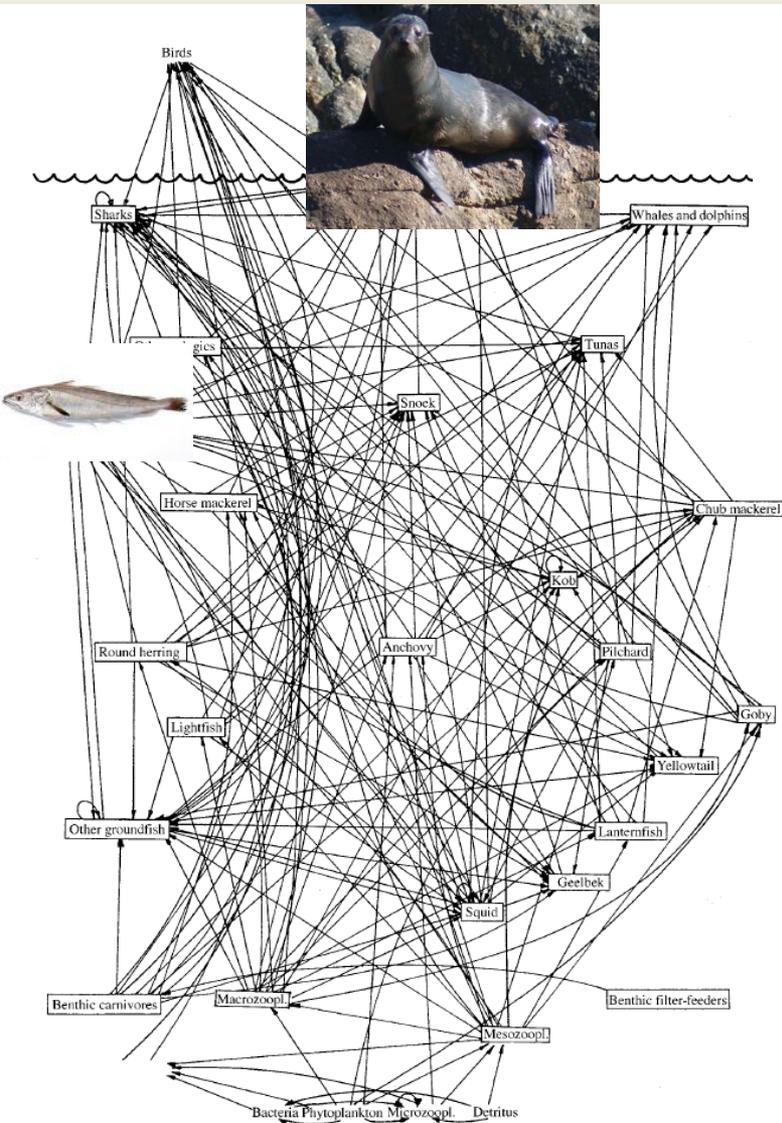
Predators of decomposers
decrease primary
production



Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



$$\frac{dB_i}{dt} = r_i B_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i} \right) - \sum_k F_{ik} B_k - H_i \equiv g_i$$

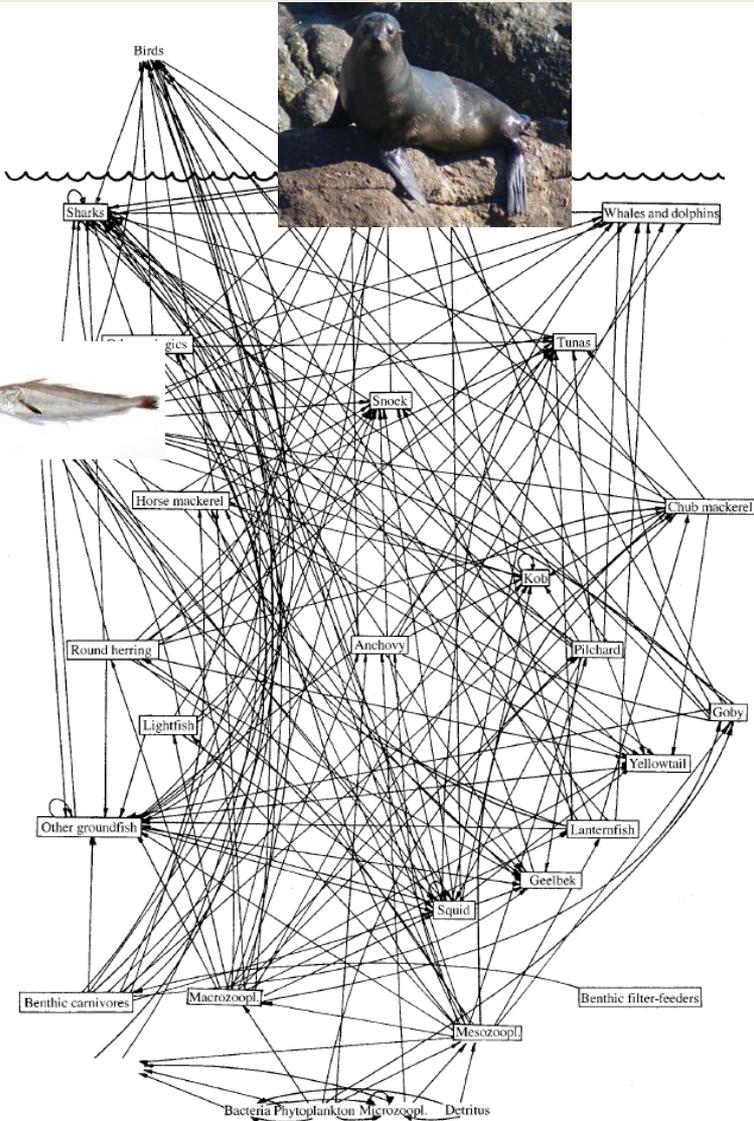
$$\frac{dB_i}{dt} = \left(-T_i + \sum_k (1 - \delta_k) F_{ki} \right) B_i - \sum_k F_{ik} B_k - I_i B_i^2 - H_i \equiv g_i.$$

Jacobian matrix : $A_{ij} = \left[\frac{\partial g_i}{\partial B_j} \right]_e$

The long-term change in the biomass of species i in response to a change in seal rate of cull is given by

$$R(i, s) \equiv \frac{dB_i^e}{dH_s} = (\mathbf{A}^{-1})_{is} \quad (7)$$

Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



$$\frac{dB_i}{dt} = r_i B_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i} \right) - \sum_k F_{ik} B_k - H_i \equiv g_i$$

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(-T_i + \sum_k (1 - \delta_k) F_{ki} \right) B_i - \sum_k F_{ik} B_k - I_i B_i^2 - H_i \equiv g_i.$$

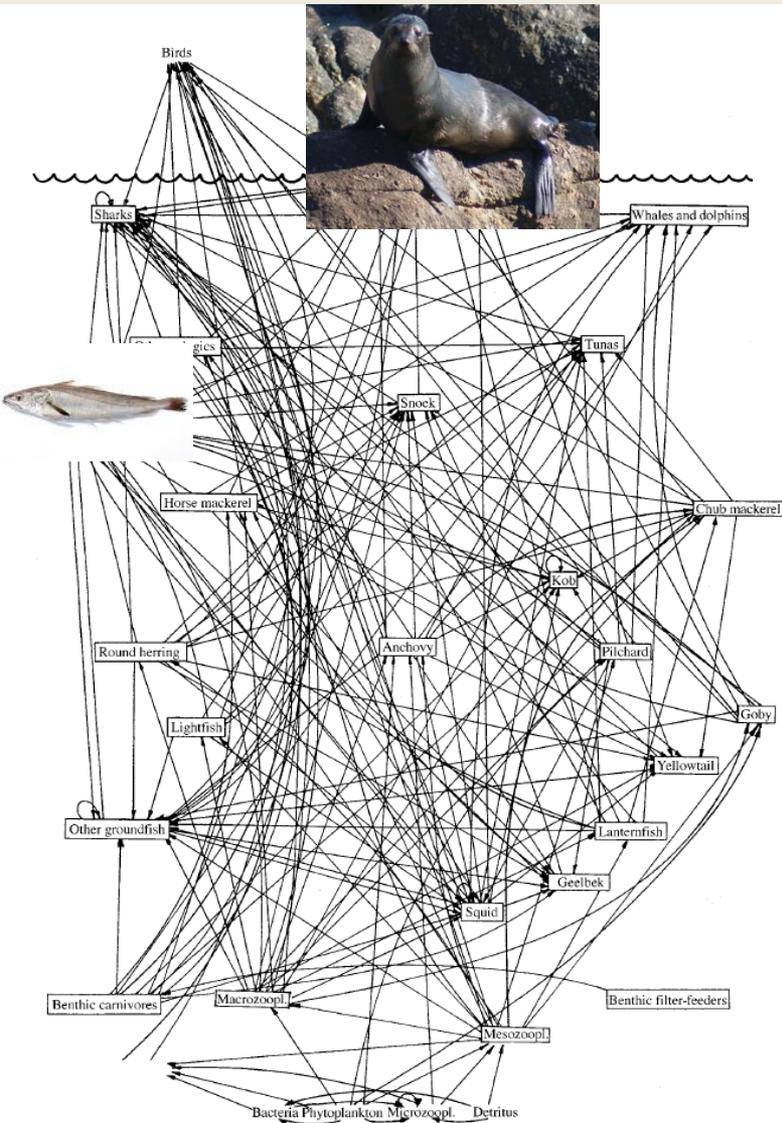
Jacobian matrix : $A_{ij} = \left[\frac{\partial g_i}{\partial B_j} \right]_e$

The long-term change in the biomass of species i in response to a change in seal rate of cull is given by

$$R(i, s) \equiv \frac{dB_i^e}{dH_s} = (\mathbf{A}^{-1})_{is} \quad (7)$$

$$R(i, s; o) \equiv \left[\frac{dB_i^e}{dH_s} \right]_{dB_o^e=0} = (\mathbf{A}^{-1})_{is} - \frac{(\mathbf{A}^{-1})_{io} (\mathbf{A}^{-1})_{os}}{(\mathbf{A}^{-1})_{oo}}$$

Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



$$\frac{dB_i}{dt} = r_i B_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i} \right) - \sum_k F_{ik} B_k - H_i \equiv g_i$$

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(-T_i + \sum_k (1 - \delta_k) F_{ki} \right) B_i - \sum_k F_{ik} B_k - I_i B_i^2 - H_i \equiv g_i.$$

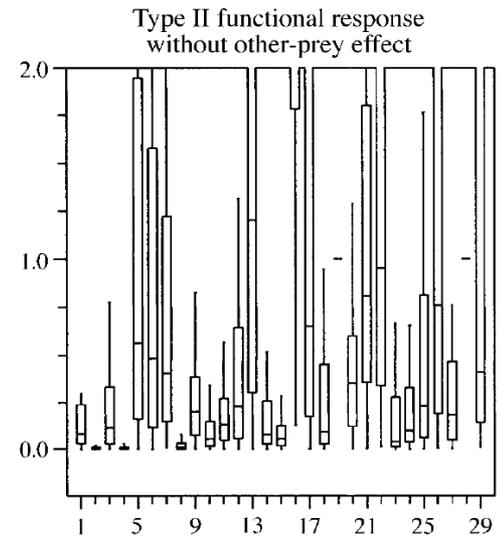
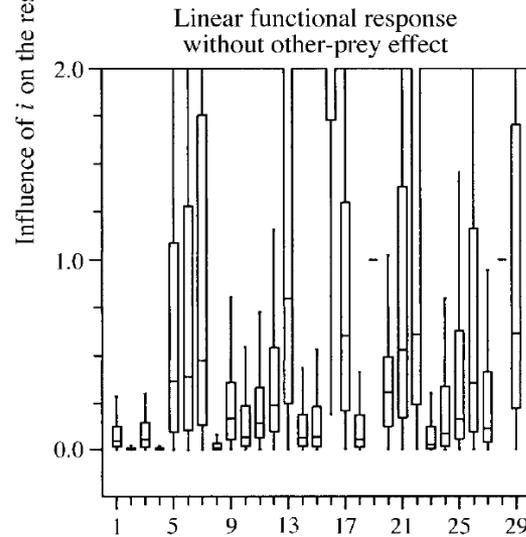
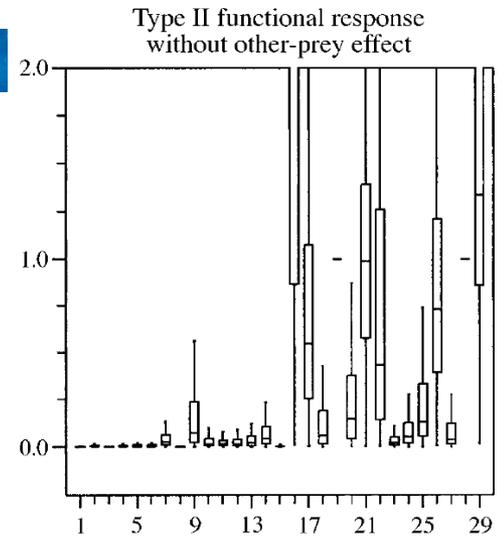
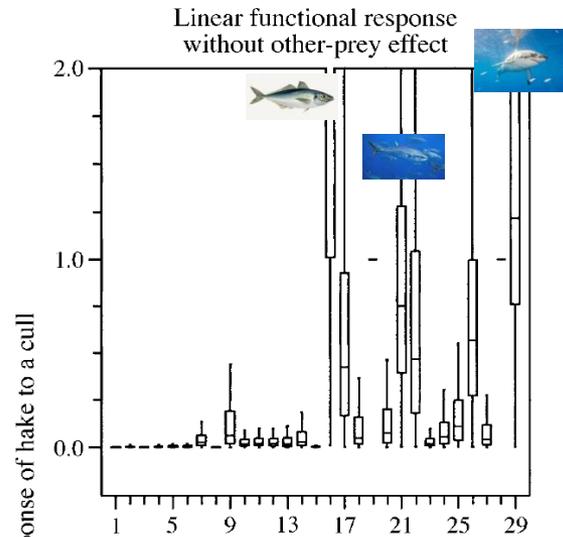
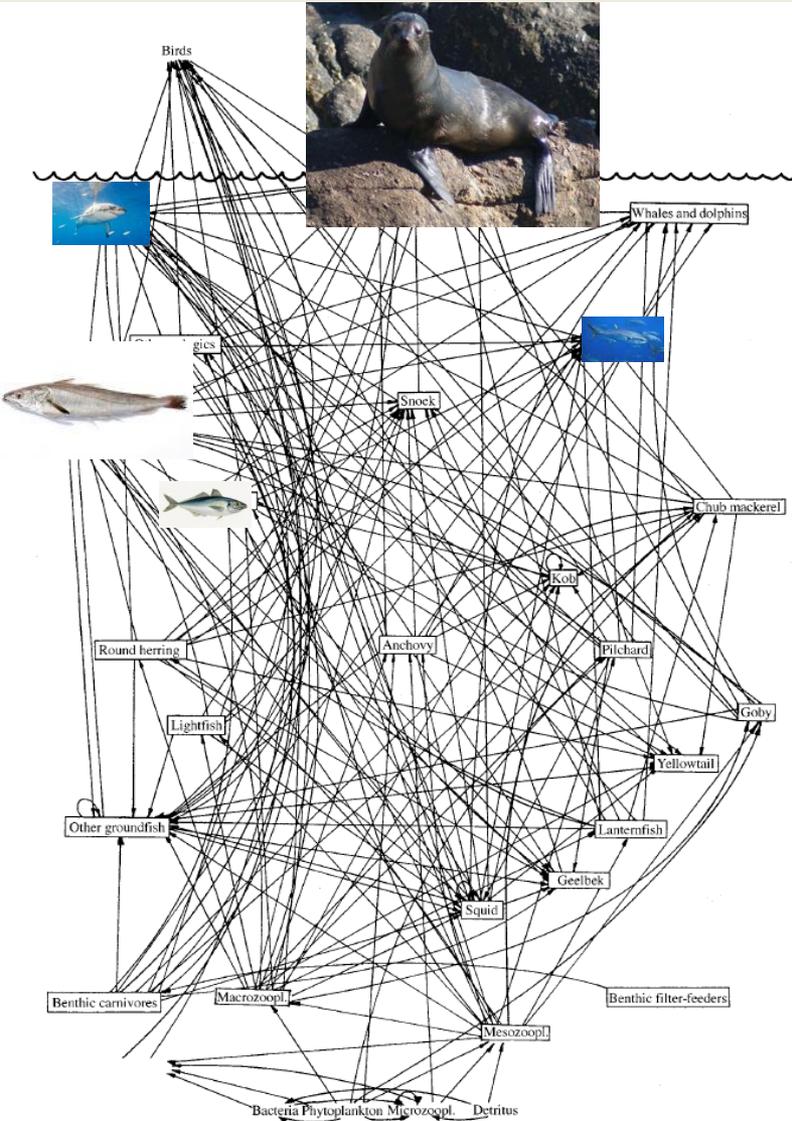
Jacobian matrix : $A_{ij} = \left[\frac{\partial g_i}{\partial B_j} \right]_e$

Influence of a species o on the response of species i to a cull of seals s :

$$I(i, s; o) \equiv \left| \frac{R(i, s; o) - R(i, s)}{R(i, s)} \right|$$

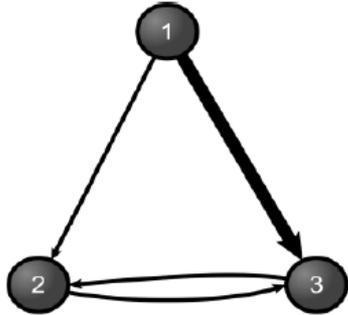
$$= \left| \frac{(\mathbf{A}^{-1})_{io} (\mathbf{A}^{-1})_{os}}{(\mathbf{A}^{-1})_{oo} (\mathbf{A}^{-1})_{is}} \right|.$$

Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



Species label i

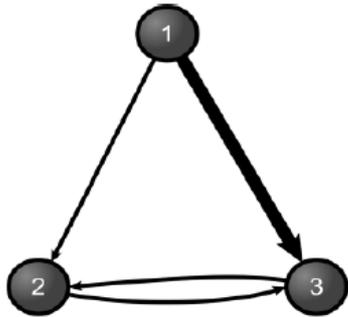
Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



$$\mathbf{c} = \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} 1 & 2 & 3 \\ \begin{bmatrix} 0 & - & - \\ + & 0 & - \\ + & - & 0 \end{bmatrix} \end{array} \\ \begin{array}{l} 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \end{array} \quad \mathbf{c}^{-1} = \begin{array}{c} \begin{array}{ccc} 1 & 2 & 3 \\ \begin{bmatrix} \dots & - & + \\ \dots & \dots & - \\ \dots & \dots & \dots \end{bmatrix} \end{array} \\ \begin{array}{l} 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \end{array}$$

Montoya et al. 2009

Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



$$\mathbf{c} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 0 & - & - \\ + & 0 & - \\ + & - & 0 \end{bmatrix} \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ 3 \end{matrix} \quad \mathbf{c}^{-1} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 3 \\ \dots & - & + \\ \dots & \dots & - \\ \dots & \dots & \dots \end{bmatrix} \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ 3 \end{matrix}$$

Montoya et al. 2009

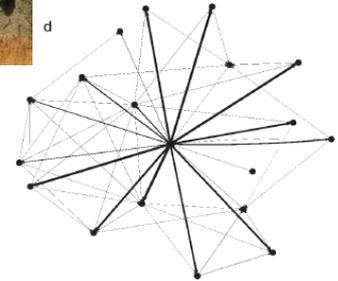
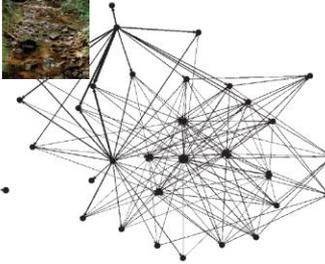
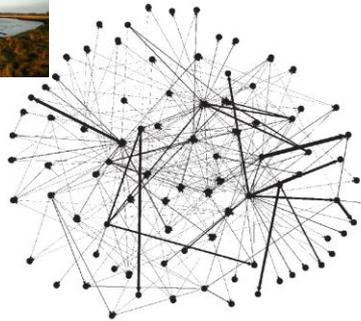


TABLE 3. Sign structure of the Jacobian matrix \mathbf{C} and of its inverse \mathbf{C}^{-1} .

Food web	Same sign		Different sign	
	%	log mean $ c_{ij} $	%	log mean $ c_{ij} $
Ythan	54.4	-1.41***	45.6	-1.59***
Broadstone	54	0.16***	46	-0.28***
Soil 1	63.1	0.38	36.9	0.17
Soil 2	53.8	0.12***	46.2	0.46***
Soil 3	63.2	0.45***	36.8	0.3***
Soil 4	57.9	0.44	42.1	0.46
Soil 5	66.7	0.78***	33.3	0.55***
Soil 6	77.8	0.85***	22.2	-0.20***
Soil 7	57.5	0.13***	42.5	-0.04***
Mean	60.93		39.07	

Paramétrer le modèle et estimer la Jacobienne...

Dynamique des populations :

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(\sum_j e_j c_{ji} X_j - d_i - \sum_k c_{ik} X_k \right)$$

Jacobienne :

$$a_{ij} = \frac{\partial \left(\frac{dX_i}{dt} \right)}{\partial X_j}$$

Observations:

B: biomass ; ***F***: feeding rates ; ***e***: energy conversion efficiency

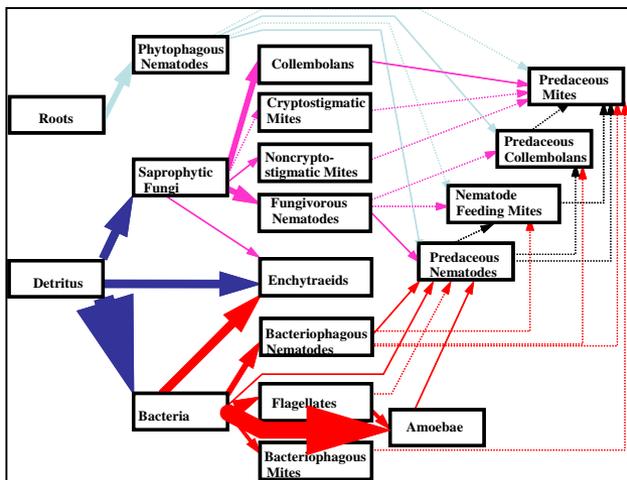
$$F_{ij} = c_{ij} X_i X_j \quad B_i = X_i^* \text{ and } B_j = X_j^*$$

Effet du prédateur j sur la proie i :

$$a_{ij} = -c_{ij} X_i^* = -F_{ij} / B_j$$

Effet de la proie i sur le prédateur j :

$$a_{ji} = e_j c_{ij} X_j^* = e_j F_{ij} / B_i$$



Une autre approche : modèle de réseau trophique basé sur des relations allométriques

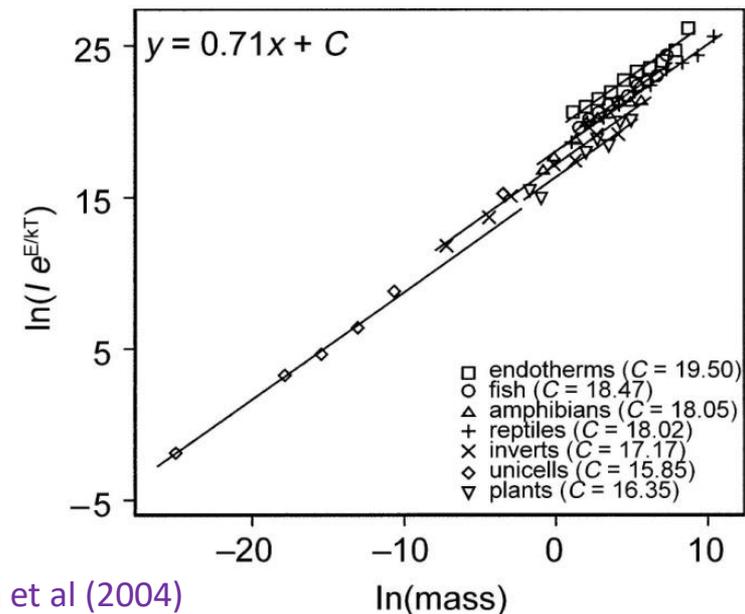
Modèle bioénergétique de Yodzis and Innes (1992)

$$\frac{dC}{dt} = C \left(-T + (1 - \delta) J_{\max} \frac{R^n}{R^n + R_0^n} \right)$$

$$\frac{dR}{dt} = rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - C \frac{J_{\max}}{f_e} \frac{R^n}{R^n + R_0^n}$$

T = mass-specific respiration rate of the population
(respiration per unit biomass)

$$T = a_T m_C^{-0.25}$$



Brown et al (2004)

Une autre approche : modèle de réseau trophique basé sur des relations allométriques

Modèle bioénergétique de Yodzis and Innes (1992)

$$\frac{dC}{dt} = C \left(-T + (1 - \delta) J_{\max} \frac{R^n}{R^n + R_0^n} \right)$$

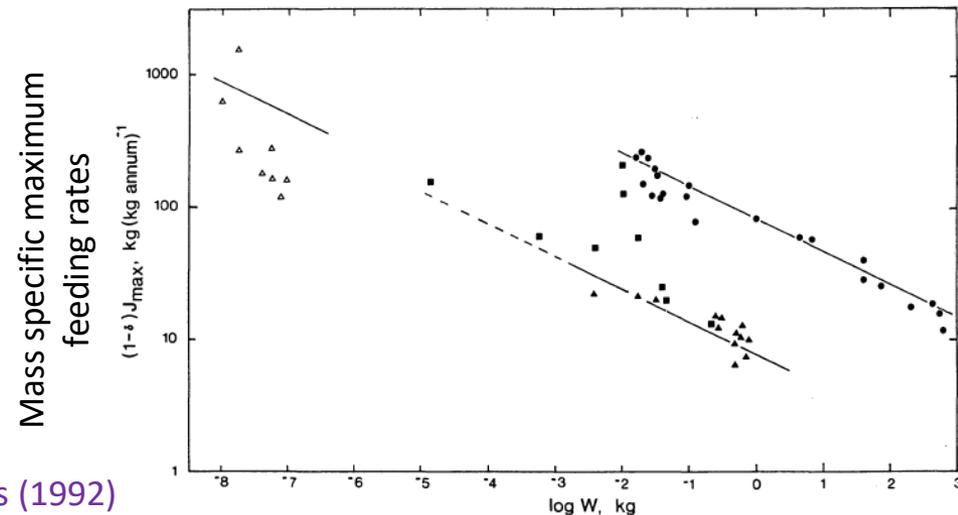
$$\frac{dR}{dt} = rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - C \frac{J_{\max}}{f_e} \frac{R^n}{R^n + R_0^n}$$

T = mass-specific respiration rate of the population
(respiration per unit biomass)

J = mass-specific ingestion rate of the population

$$T = a_T m_C^{-0.25}$$

$$(1 - \delta) J_{\max} = f_J a_J m_C^{-0.25}$$



Yodzis and Innes (1992)

Une autre approche : modèle de réseau trophique basé sur des relations allométriques

Modèle bioénergétique de Yodzis and Innes (1992)

$$\frac{dC}{dt} = C \left(-T + (1 - \delta) J_{\max} \frac{R^n}{R^n + R_0^n} \right)$$
$$\frac{dR}{dt} = rR \left(1 - \frac{R}{K} \right) - C \frac{J_{\max}}{f_e} \frac{R^n}{R^n + R_0^n}$$

T = mass-specific respiration rate of the population
(respiration per unit biomass)

J = mass-specific ingestion rate of the population

r = intrinsic production-biomass ratio

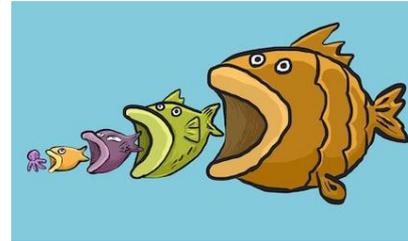
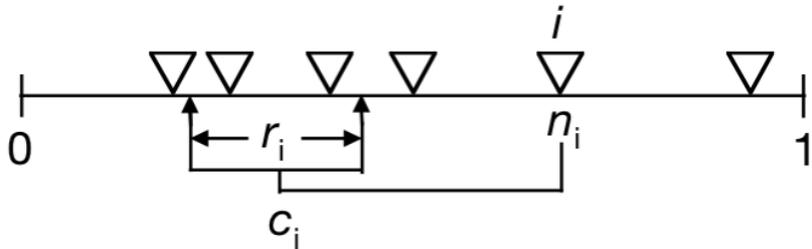
$$T = a_T m_C^{-0.25}$$

$$(1 - \delta) J_{\max} = f_J a_J m_C^{-0.25}$$

$$r = f_r a_r m_R^{-0.25}$$

Une autre approche : modèle de réseau trophique basé sur des relations allométriques

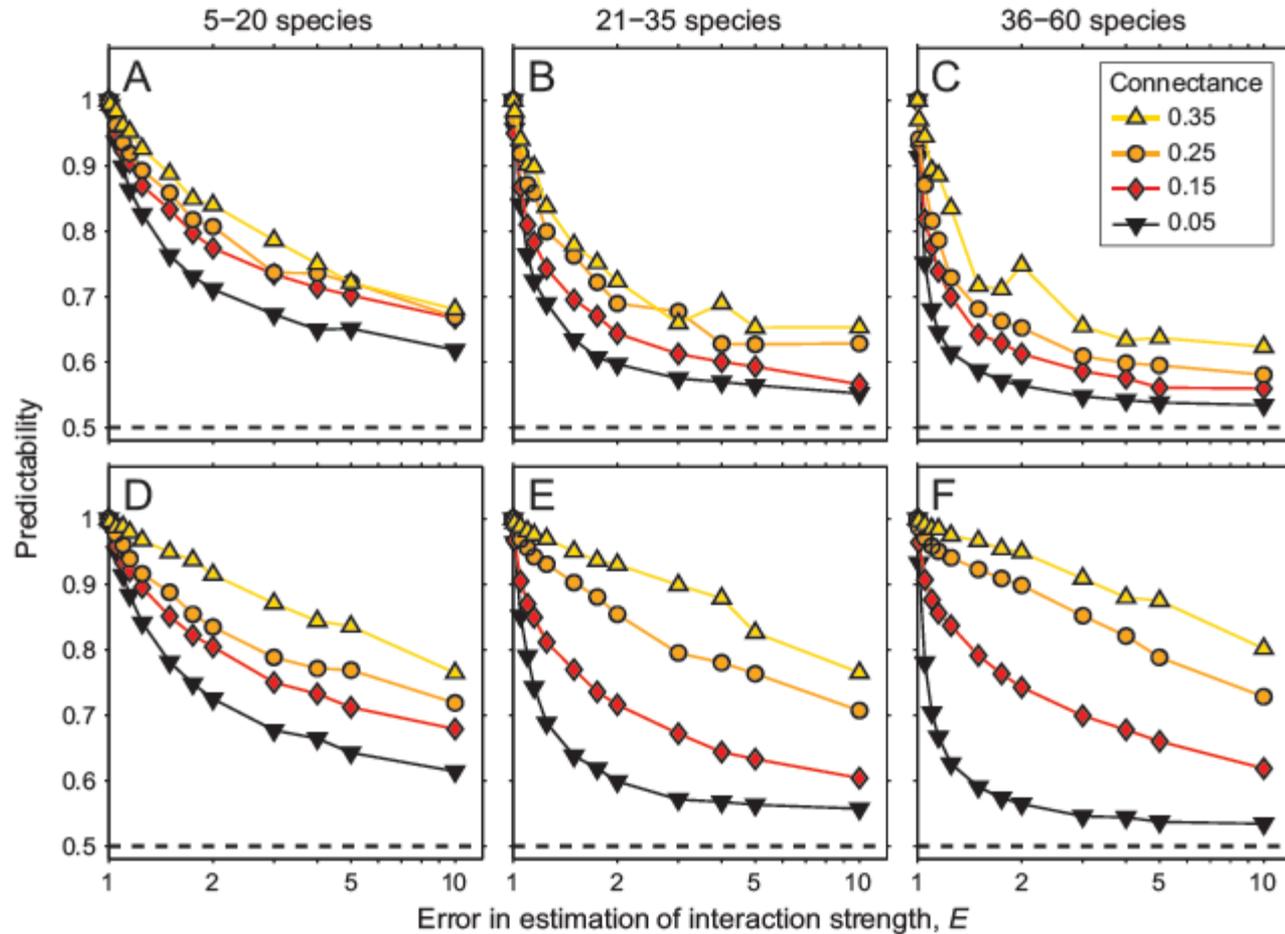
Interactions trophiques définies par le modèle de niche



$$\frac{dB_i}{dt} = \underbrace{\sum_{j=1}^n x_j y B_j F_{ji}}_{\text{resource gain}} - \underbrace{\sum_{k=1}^m x_k \left(\frac{y}{e_i}\right) B_k F_{ik}}_{\text{consumer loss}} - \underbrace{x_i B_i}_{\text{metabolic loss}} \quad (2a)$$

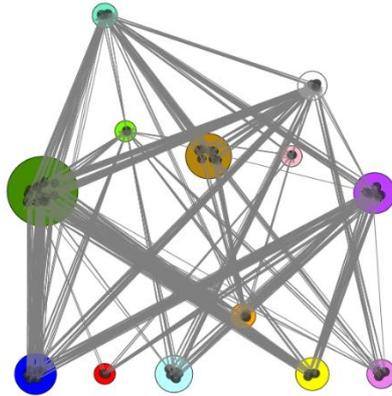
$$\frac{dB_i}{dt} = \underbrace{\varepsilon x_i B_i G_i}_{\text{production gain}} - \underbrace{\sum_{k=1}^m x_k \left(\frac{y}{e_i}\right) B_k F_{ik}}_{\text{consumer loss}} - \underbrace{(1 - \varepsilon) x_i B_i}_{\text{metabolic loss}} \quad (2b)$$

Prédire les conséquences d'une perturbation dans des réseaux complexes?



Partie II : conclusion

- Importance d'étudier les effets en cascade dans les réseaux pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes
- Prédire les conséquences de perturbations dans les réseaux : à quelle point cela dépend de la structure et de la complexité du réseau?



- Des études très centrées sur les réseaux trophiques

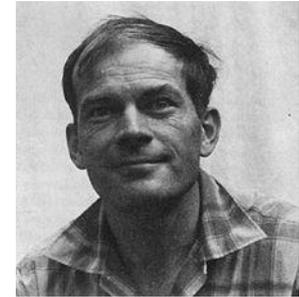
Partie III

Structure des réseaux et stabilité

Avant les années 1970, la vision est que la diversité et la complexité favorisent la stabilité



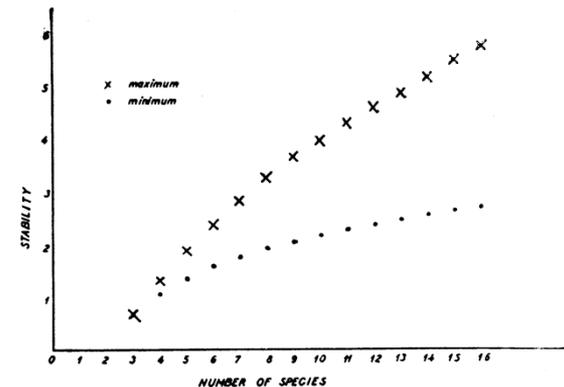
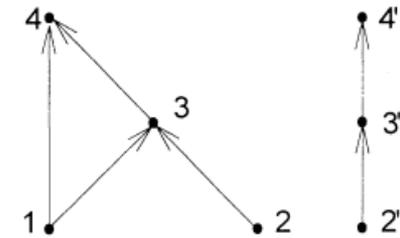
Elton 1958



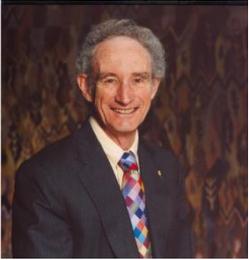
MacArthur 1955

Several arguments:

- Theoretical and experimental evidence that simple model ecosystems are inherently unstable
- species-poor islands and artificial agricultural ecosystems are more prone to invasions by new species and pests than are their continental and natural counterparts.



Cette vision est questionnée au début des années 70 par plusieurs travaux théoriques



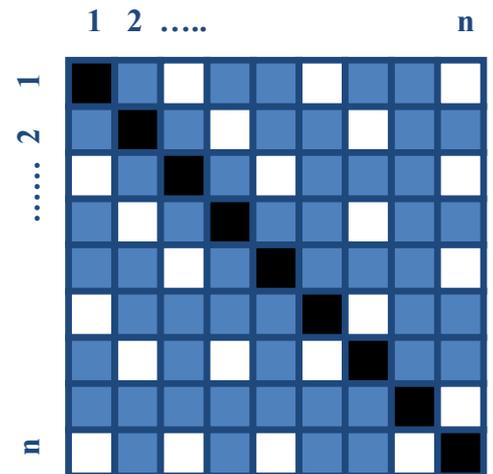
May 1972

- Soit une communauté a k espèces dont on note les populations N_i
- Dynamique des populations: $\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, \dots, N_k)$
- Jacobienne du système à l'équilibre:

$$a_{ij} = \left(\frac{\partial F_i}{\partial N_j} \right)_{eq}$$

A = matrice de communauté

a_{ij} = force d'interaction

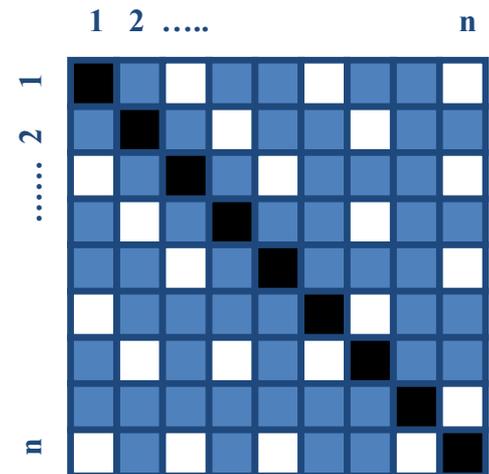


Cette vision est questionnée au début des années 70 par plusieurs travaux théoriques

Pour une large matrice avec une proportion C de forces d'interactions non nulles (connectance), et des forces d'interactions distribuées aléatoirement (valeur moyenne=0 et variance= s), la probabilité de stabilité est proche de 1 dès que:

$$s\sqrt{kC} < 1$$

May 1972

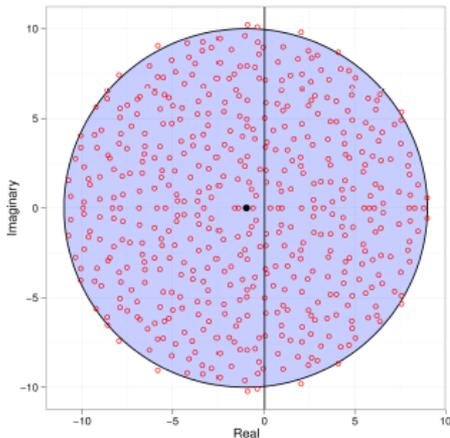


Cette vision est questionnée au début des années 70 par plusieurs travaux théoriques

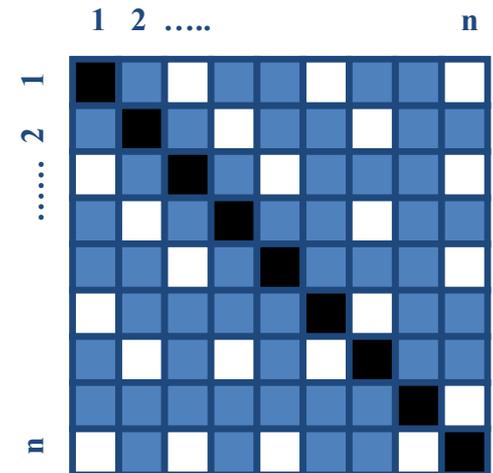
Pour une large matrice avec une proportion C de forces d'interactions non nulles (connectance), et des forces d'interactions distribuées aléatoirement (valeur moyenne=0 et variance= s), la probabilité de stabilité est proche de 1 dès que:

$$s\sqrt{kC} < 1$$

May 1972



Allesina & Tang 2012



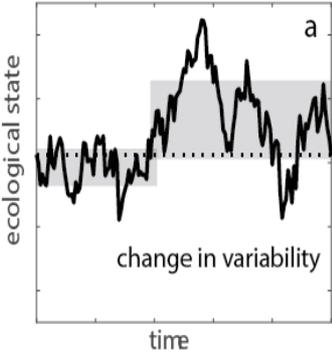
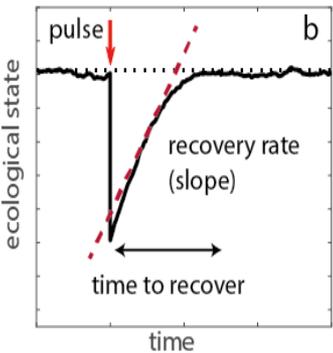
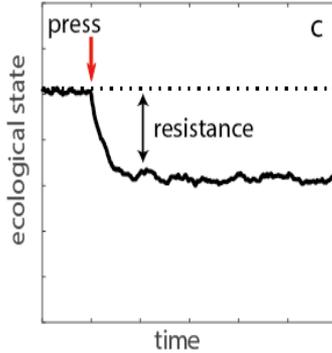
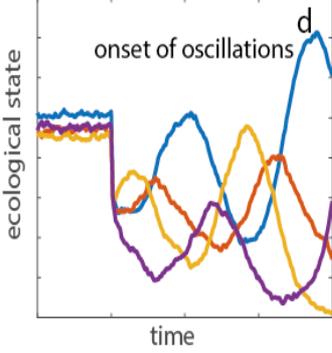
Diversité, complexité, et stabilité

Ces travaux sont à l'origine d'un débat et de nombreux travaux sur la stabilité des réseaux d'interactions en écologie

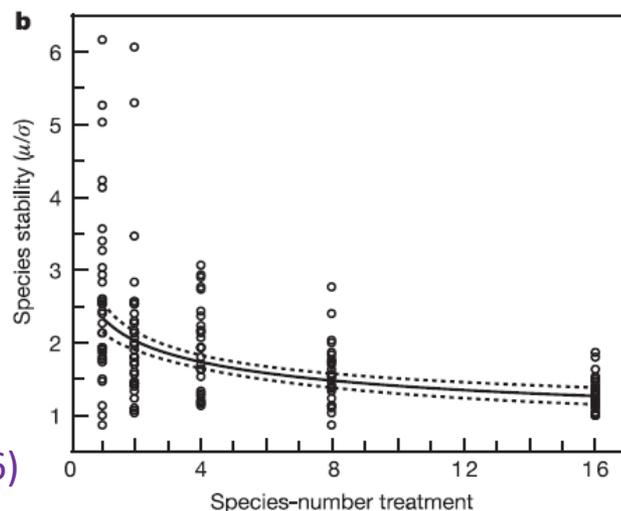
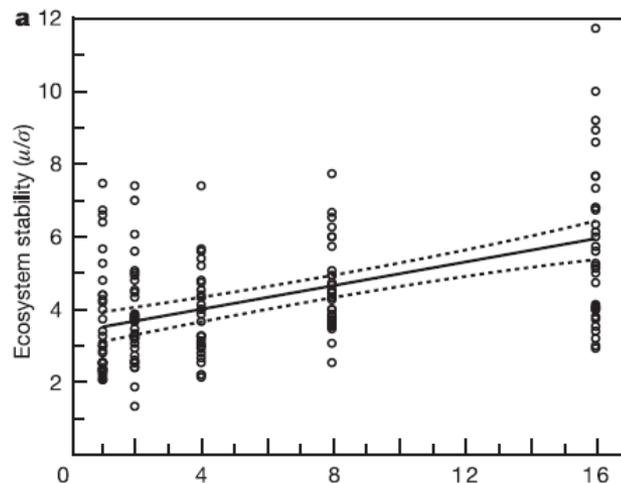
Quelques exemples de travaux sur ce sujet :

- Nouvelles perspectives en relation avec différentes définitions de la stabilité
- Aller au-delà des travaux de May: les réseaux écologiques ne sont pas aléatoires

La stabilité : de très nombreuses définitions

	Constancy	Recovery	Resistance	Dynamical Attractors
definition	variability (or lack thereof) of the dynamics of composition or structure of the system over time or space	whether and how fast the system recovers after a perturbation	how much the system changes after a perturbation	existence or changes between attractors/dynamical states (alternative stable states or stable to unstable/oscillation)
metric (example)	variability (cv, std) persistence permanence	engineering resilience recovery back to pre-disturbed state	resistance (eg deviation from reference) robustness	attractor type trends in variance/autocorrelation
	 <p>ecological state</p> <p>time</p> <p>change in variability</p> <p>a</p>	 <p>ecological state</p> <p>time</p> <p>pulse</p> <p>recovery rate (slope)</p> <p>time to recover</p> <p>b</p>	 <p>ecological state</p> <p>time</p> <p>press</p> <p>resistance</p> <p>c</p>	 <p>ecological state</p> <p>time</p> <p>onset of oscillations</p> <p>d</p>

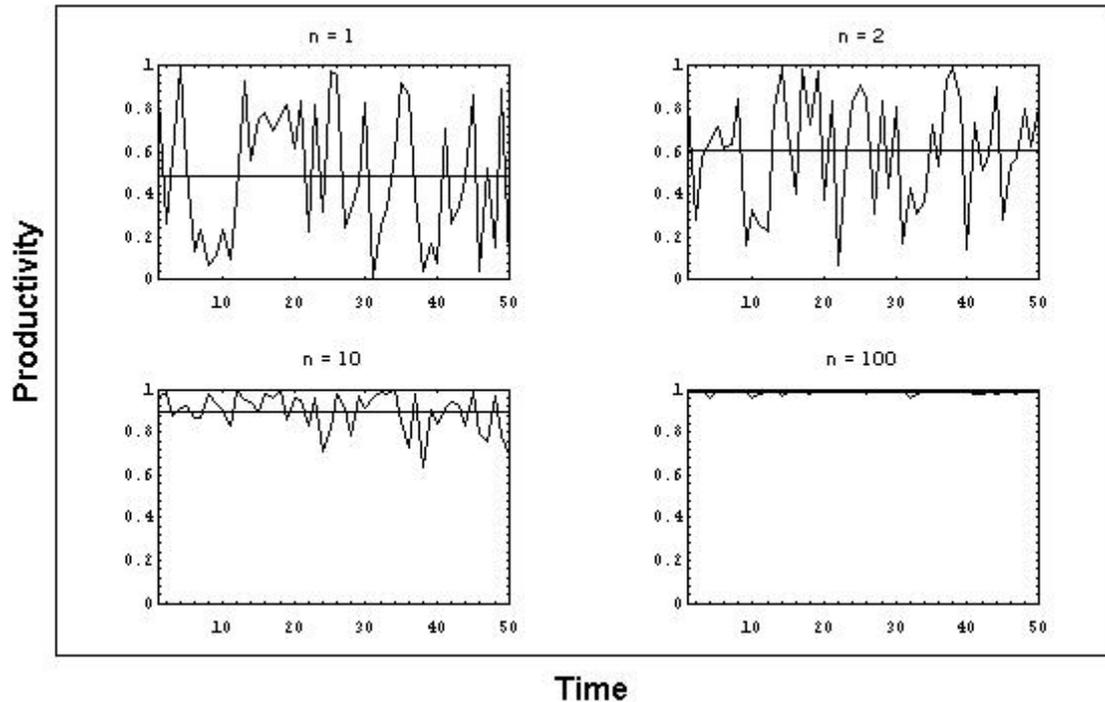
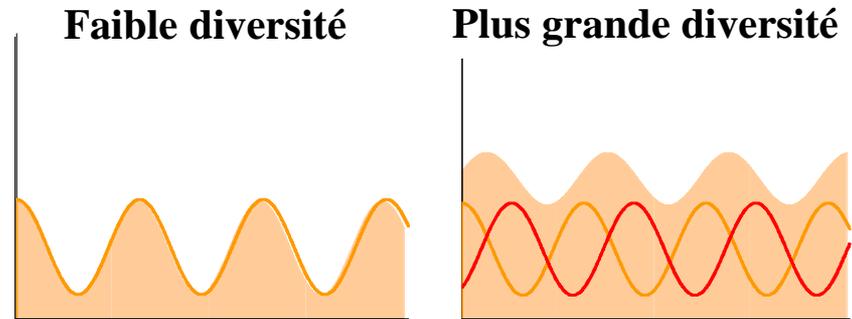
La variabilité temporelle du fonctionnement des écosystèmes : une autre perspective sur le débat diversité - stabilité



Tilman et al. (2006)

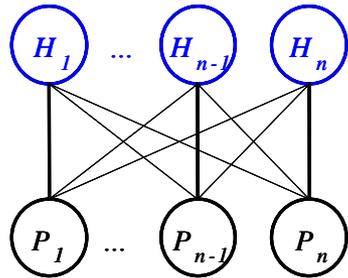
L'hypothèse d'assurance

La diversité diminue la variabilité des propriétés de l'écosystème via des réponses asynchrones des espèces aux fluctuations environnementales

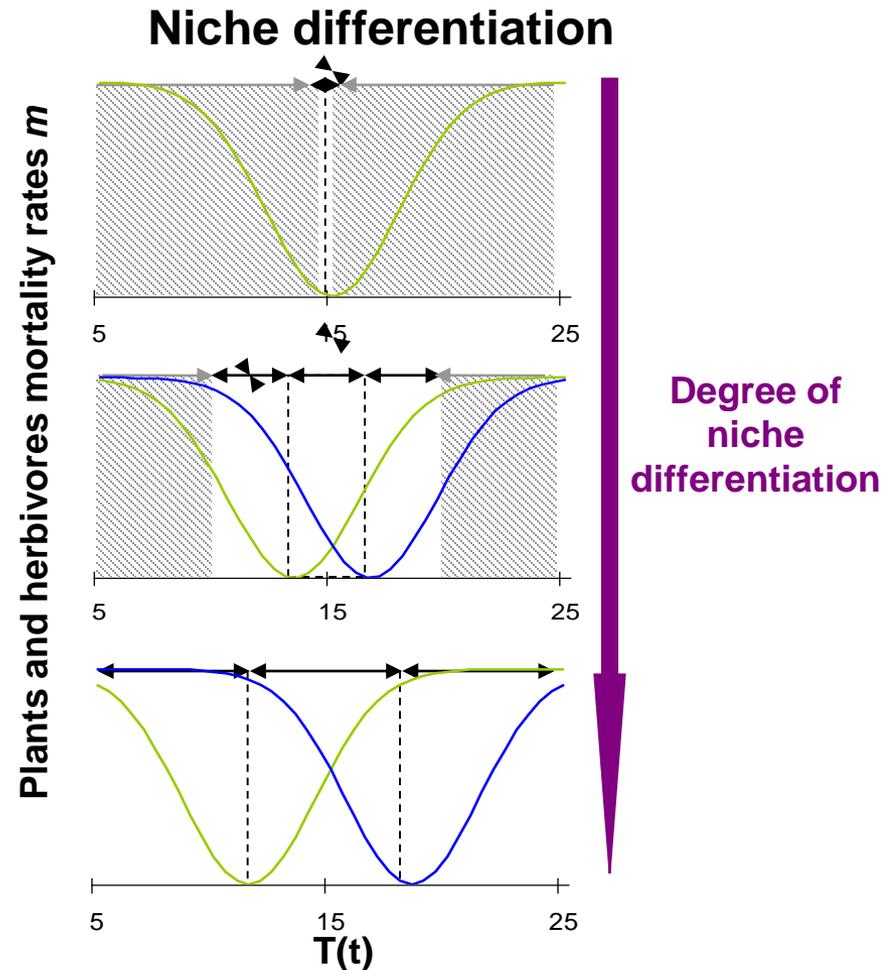
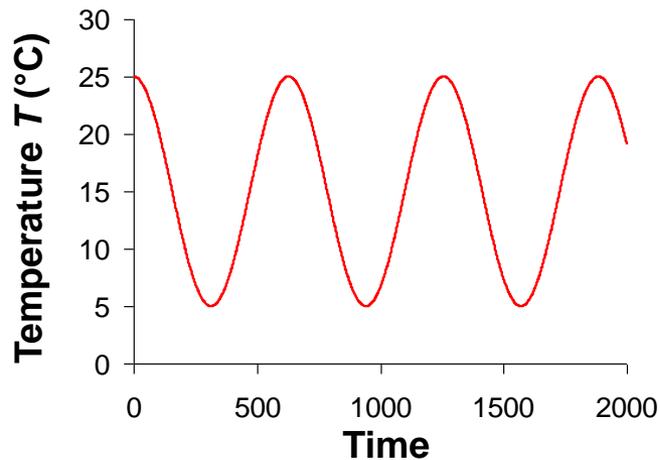


Yachi & Loreau (1999)

Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques

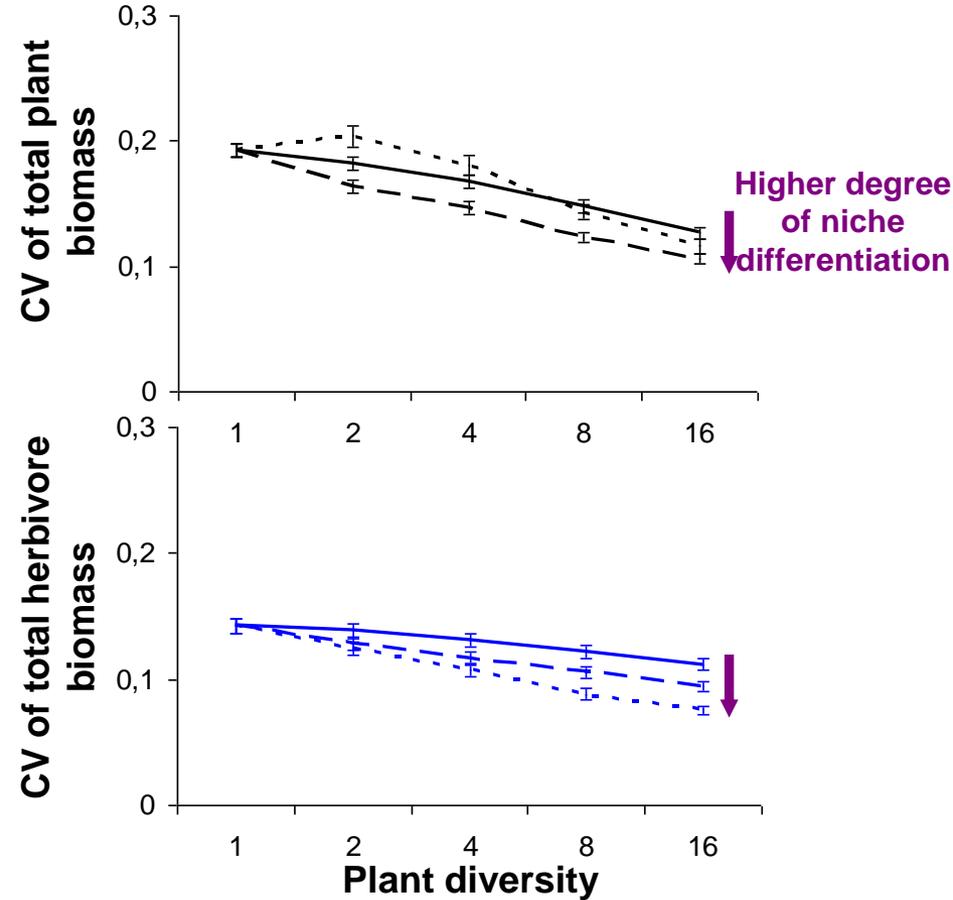
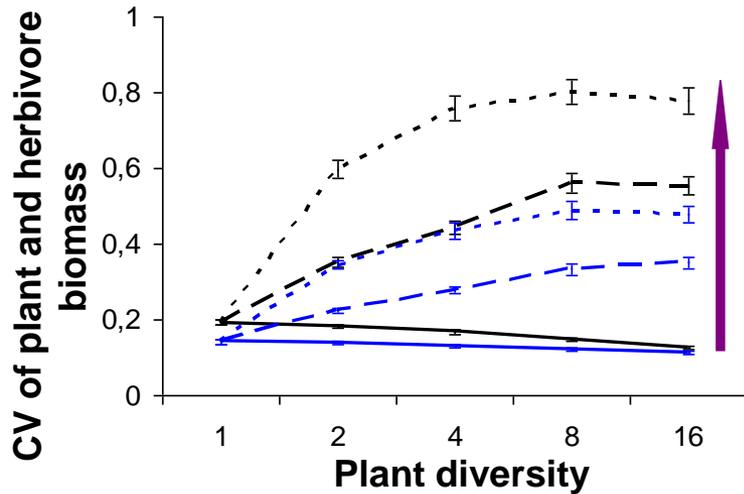
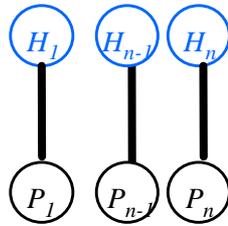


Environmental fluctuations



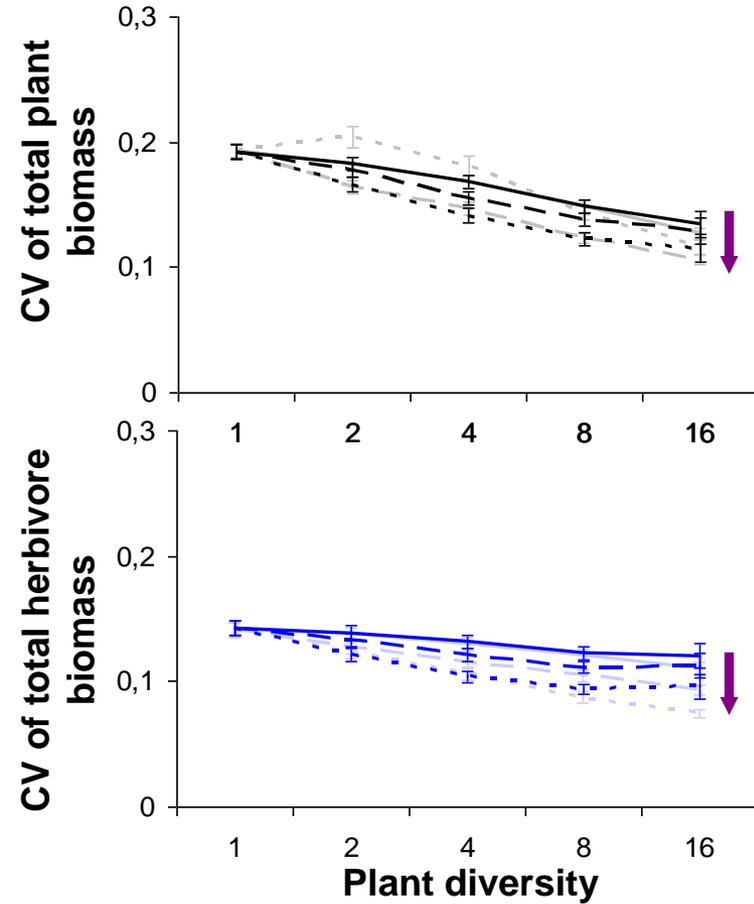
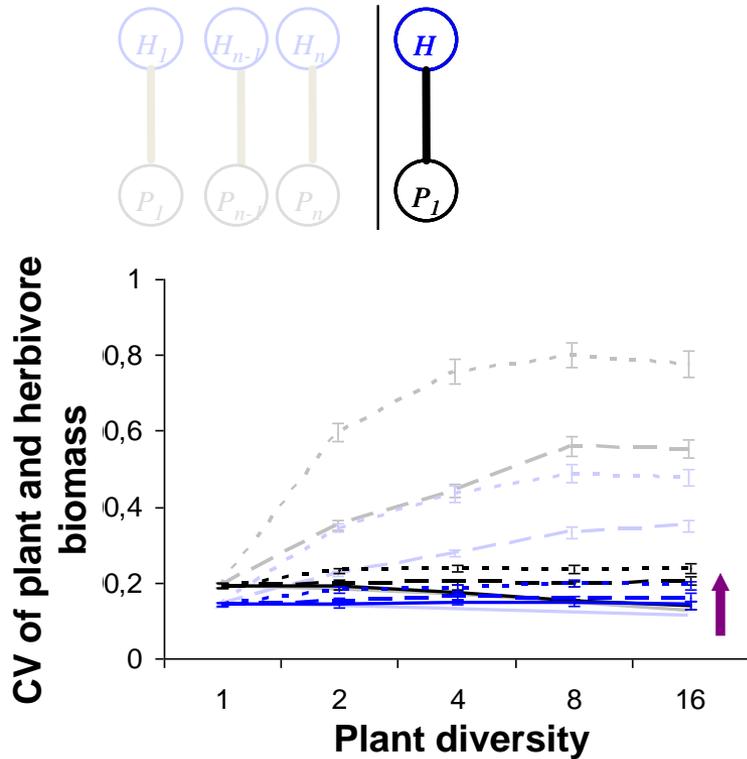
Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques

Specialist herbivores



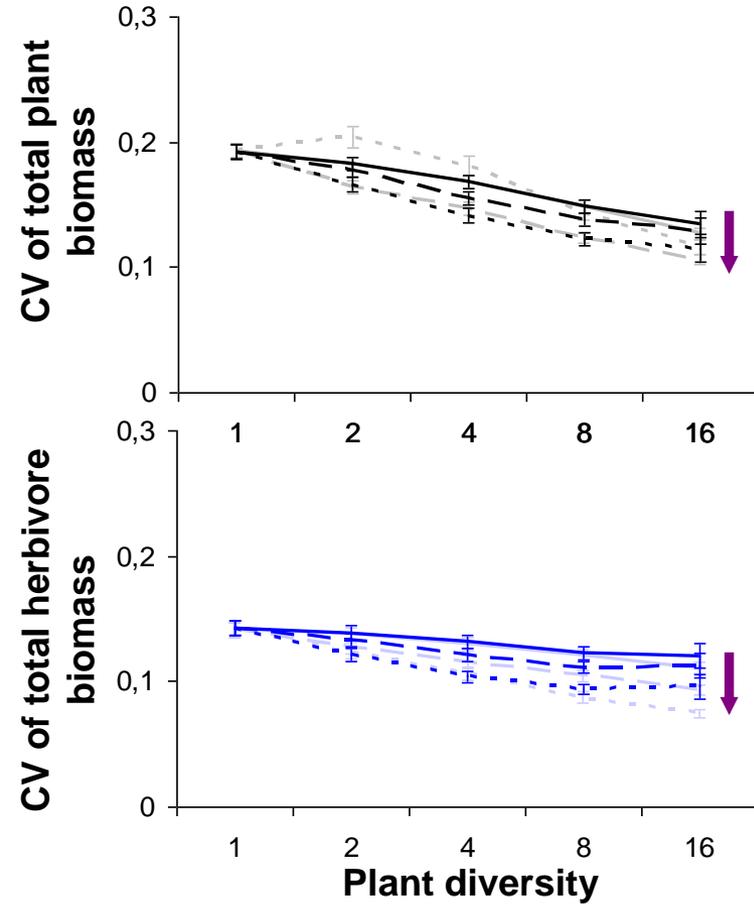
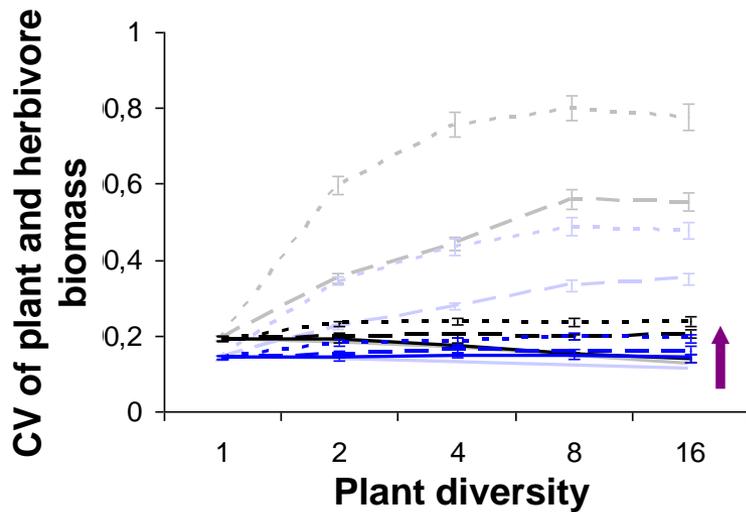
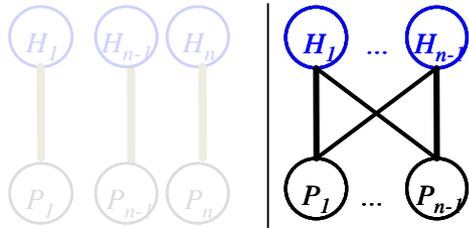
- synchronous responses
- - - asynchronous responses
- highly asynchronous responses

Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques



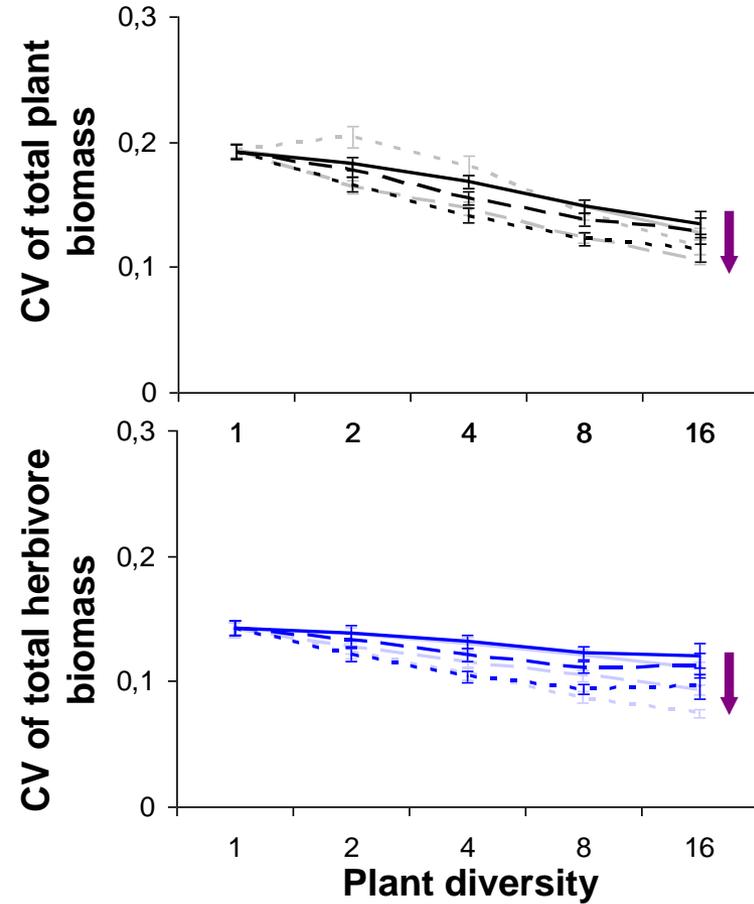
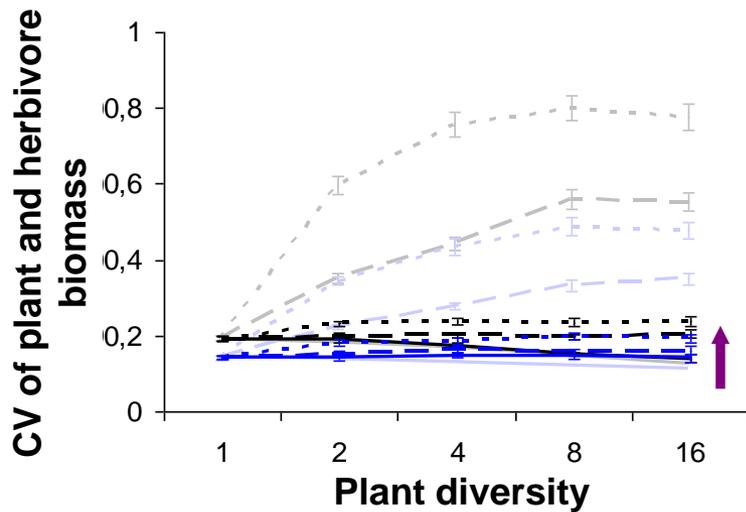
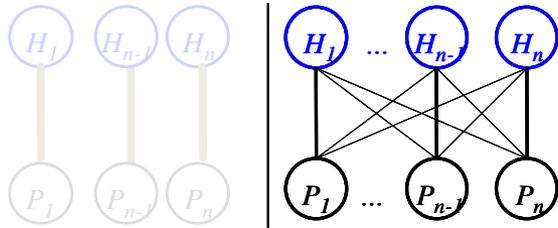
- synchronous responses
- - - asynchronous responses
- highly asynchronous responses

Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques



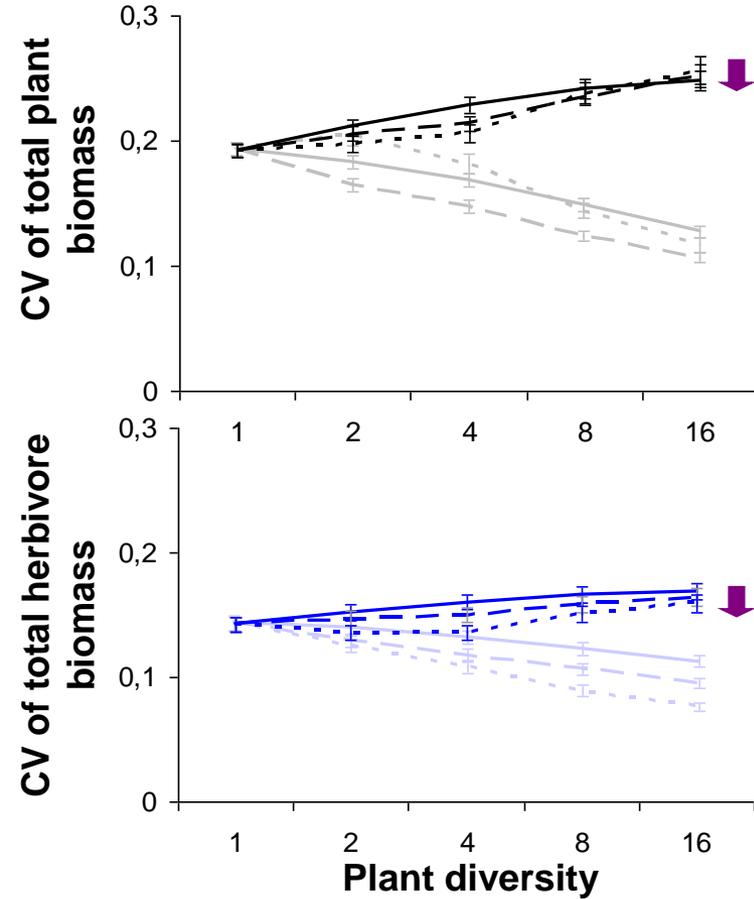
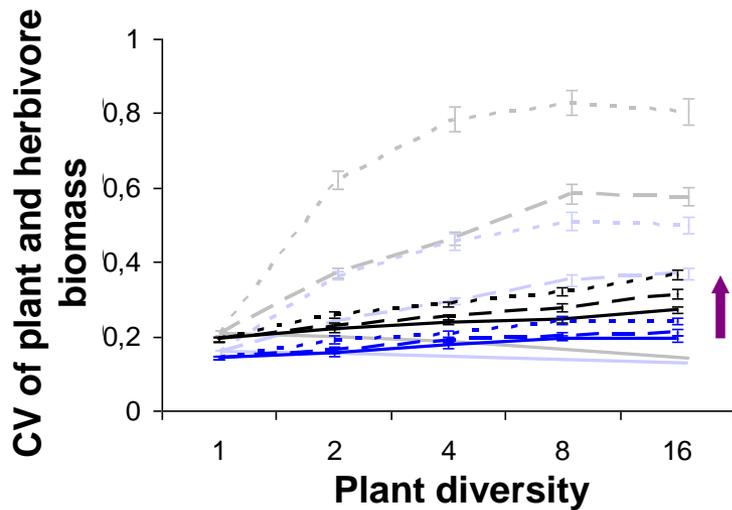
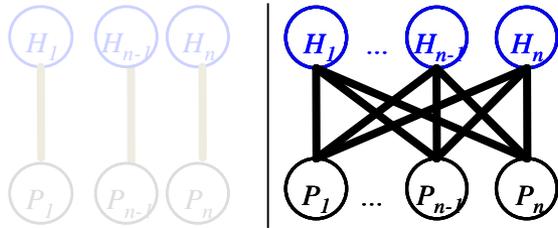
- synchronous responses
- - - asynchronous responses
- highly asynchronous responses

Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques



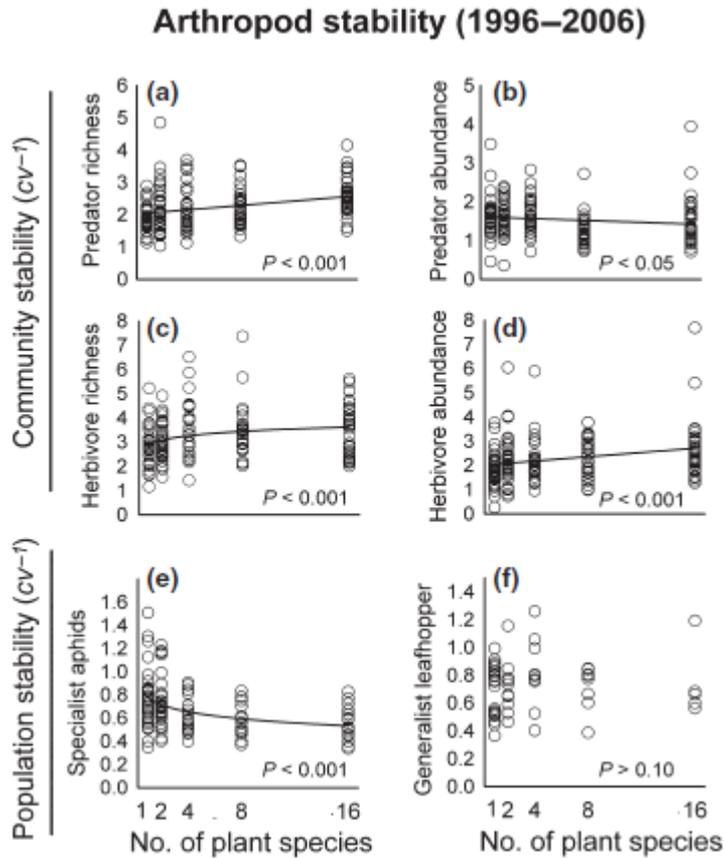
- synchronous responses
- - - asynchronous responses
- highly asynchronous responses

Hypothèse d'assurance et réseaux trophiques

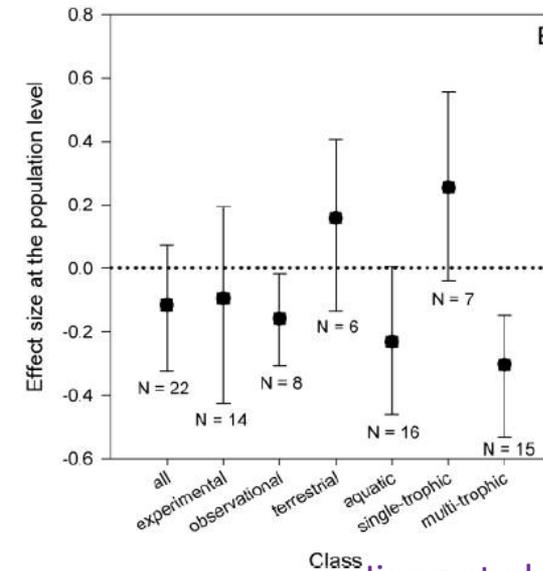
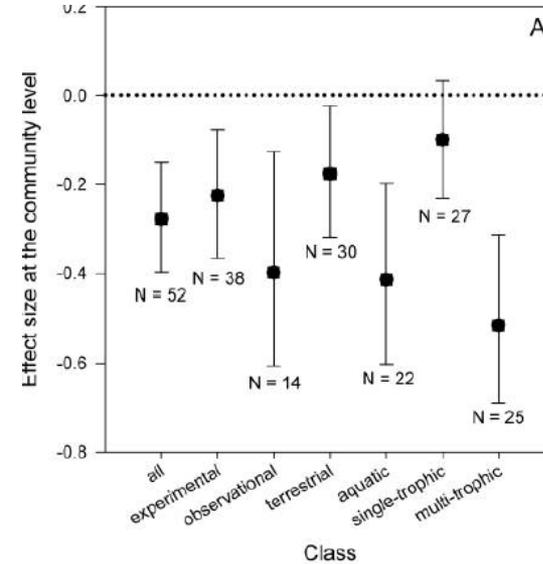


- synchronous responses
- - - asynchronous responses
- highly asynchronous responses

Diversité et stabilité du fonctionnement : résultats expérimentaux



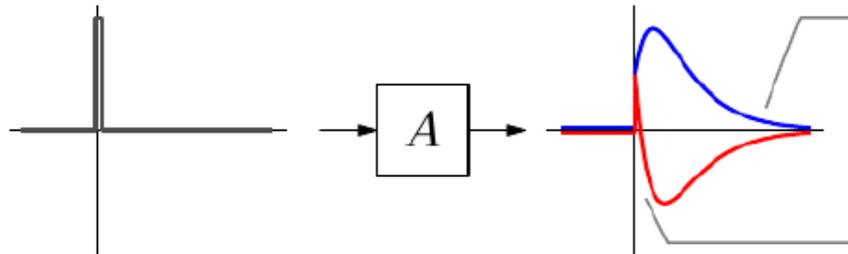
Haddad et al. 2010



Jiang et al. 2009

Vers d'autres mesures de stabilité

Pulse perturbation



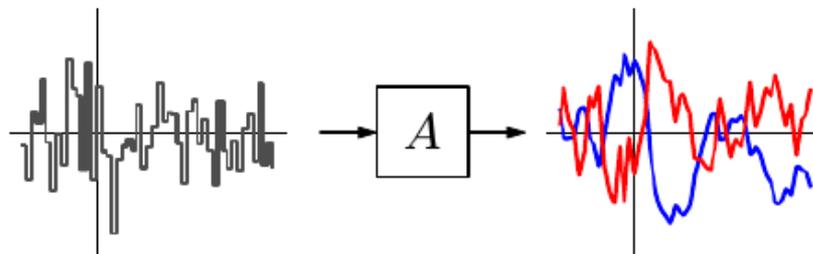
slowest asymptotic rate
of return to equilibrium

→ **asymptotic
resilience \mathcal{R}_∞**

slowest initial rate
of return to equilibrium

→ **initial
resilience \mathcal{R}_0**

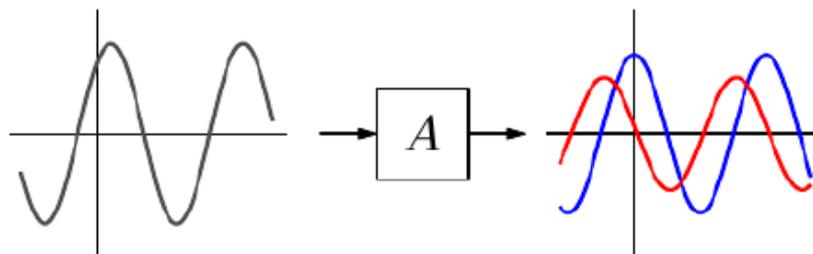
Persistent perturbation – white noise



most variable response
(as a function of
perturbation direction)

→ **stochastic
invariability \mathcal{I}_S**

Persistent perturbation – single frequency



largest amplitude
(over frequency and
perturbation direction)

→ **deterministic
invariability \mathcal{I}_D**

Vers d'autres mesures de stabilité

Stability measure	Interpretation	Formula
Asymptotic resilience	Slowest asympt. rate of return to equilibrium after a shock.	$\mathcal{R}_\infty = -\Re(\lambda_{\text{dom}}(A))$ (a)
Deterministic invariability	Inverse of maximal response amplitude to periodic forcing.	$\mathcal{I}_D = (\sup_\omega \ (i\omega - A)^{-1}\)^{-1}$ (b)
Stochastic invariability	Inverse of maximal response variance to white-noise.	$\mathcal{I}_S = \frac{1}{2} \ \hat{A}^{-1}\ ^{-1}$ (c)
Initial resilience	Slowest initial rate of return to equilibrium after a shock.	$\mathcal{R}_0 = -\frac{1}{2} \lambda_{\text{dom}}(A + A^\top)$ (d)

(a) λ_{dom} is the eigenvalue of community matrix A with maximal real part $\Re(\lambda_{\text{dom}})$.

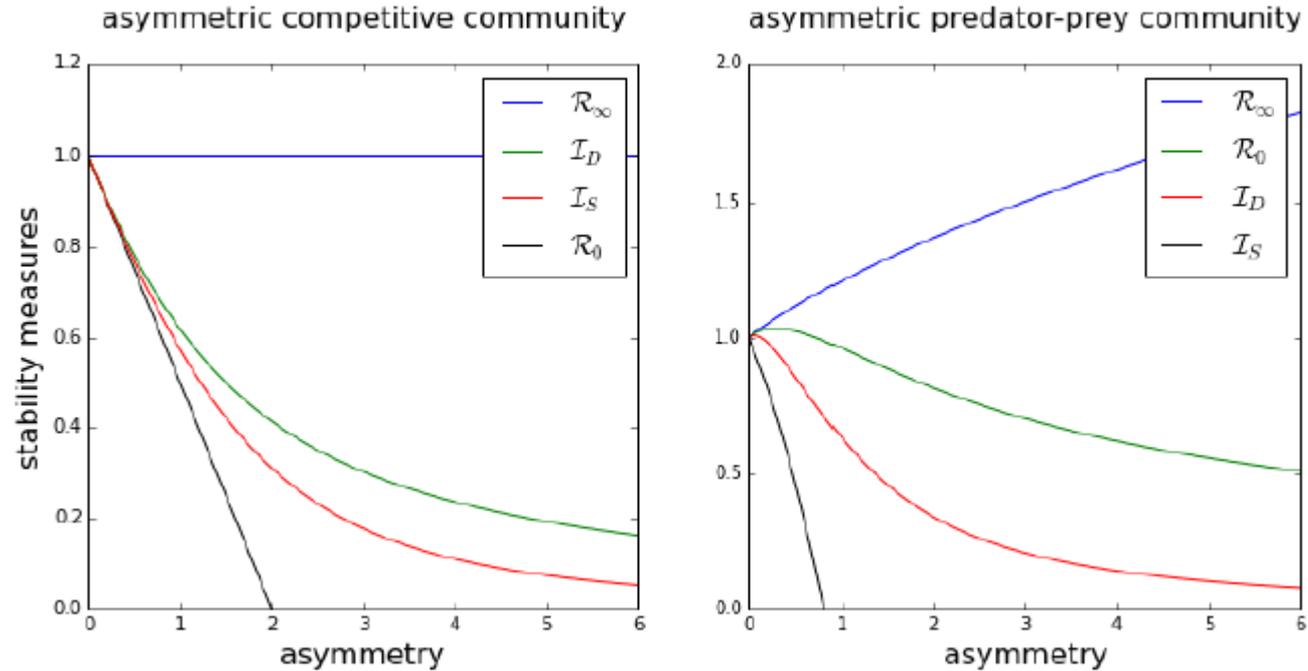
(b) i is the imaginary unit and $\omega \geq 0$. $\|\cdot\|$ is the spectral norm of matrices.

(c) $\hat{A} = A \otimes \mathbb{I} + \mathbb{I} \otimes A$ where \mathbb{I} is the identity matrix; \otimes is the Kronecker product.

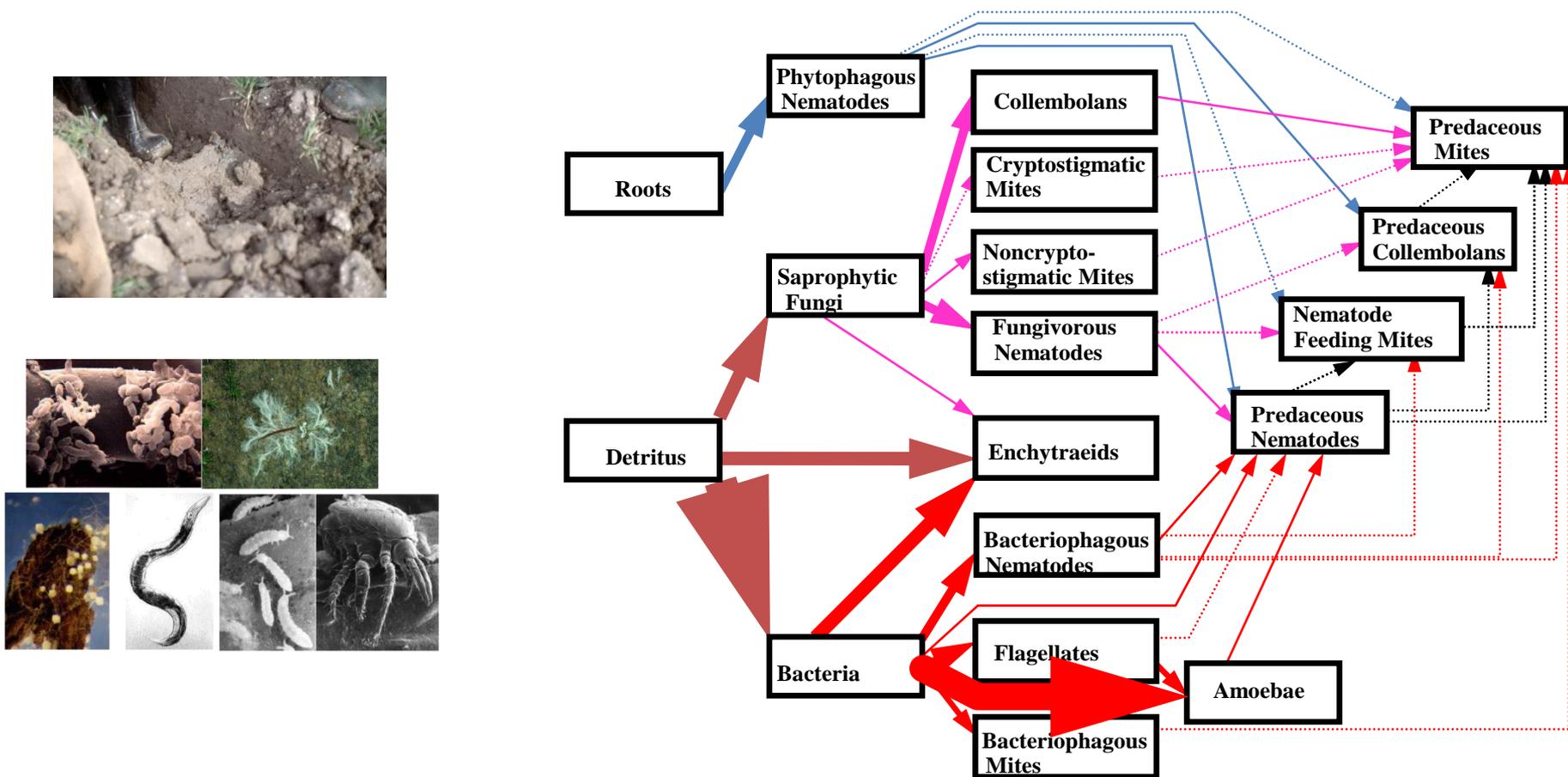
(d) A^\top is the transpose of A .

$$\mathcal{R}_0 \leq \mathcal{I}_S \leq \mathcal{I}_D \leq \mathcal{R}_\infty$$

Vers d'autres mesures de stabilité



Des réseaux non aléatoires : l'exemple de la distribution des forces d'interactions dans les réseaux trophiques



Estimer les forces d'interactions dans les réseaux trophiques

Population dynamics:

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(\sum_j e_j c_{ji} X_j - d_i - \sum_k c_{ik} X_k \right)$$

Interaction strengths:

$$a_{ij} = \frac{\partial \left(\frac{dX_i}{dt} \right)}{\partial X_j}$$

From field data:

***B*: biomass ; *F*: feeding rates ;
e: energy conversion efficiency**

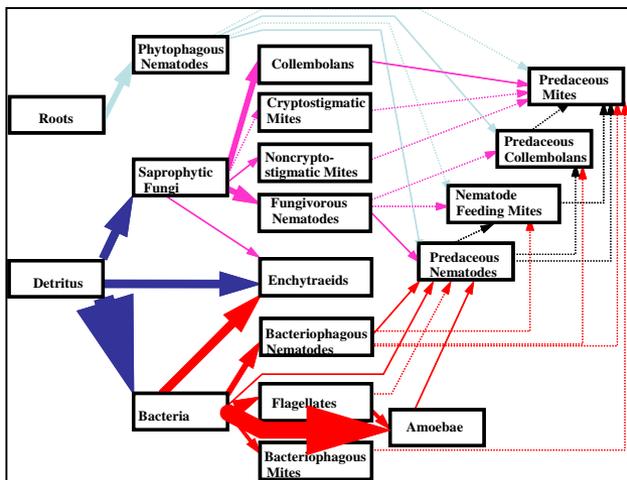
$$F_{ij} = c_{ij} X_i X_j \quad B_i = X_i^* \text{ and } B_j = X_j^*$$

Effet du prédateur j sur la proie i :

$$a_{ij} = -c_{ij} X_i^* = -F_{ij} / B_j$$

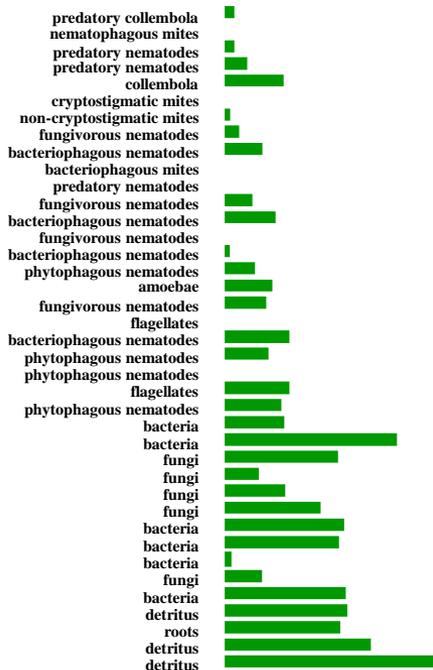
Effet de la proie i sur le prédateur j :

$$a_{ji} = e_j c_{ij} X_j^* = e_j F_{ij} / B_i$$



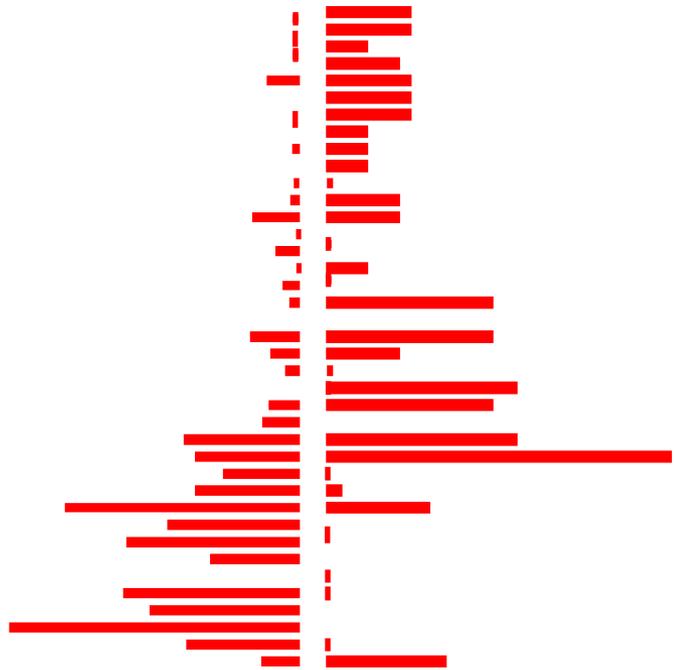
Distribution des forces d'interactions dans les réseaux trophiques

resource



1 100
0.1 10 1,000

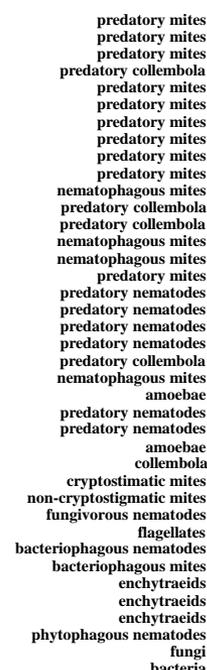
top predators



basal resources

-40 -30 -20 -10 0 0 0.1 0.2 0.3 0.4 0.5
per capita effect on prey per capita effect on predator

consumer



$$s\sqrt{(n.C)} = 9$$

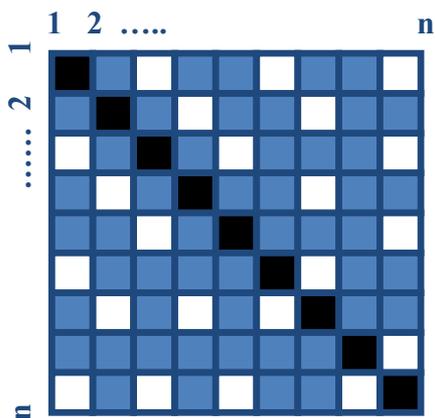
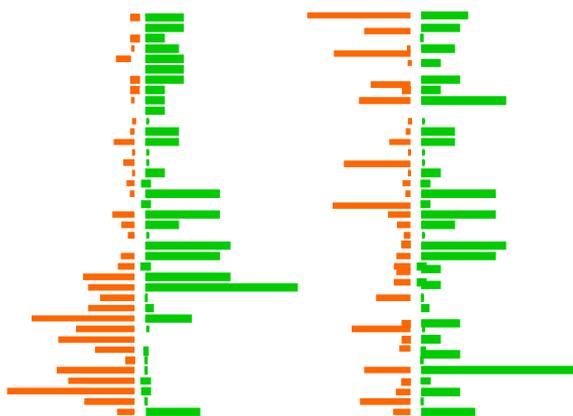
n = 18
C = 0.25
s = 4.5

Distribution des forces d'interactions dans les réseaux trophiques

Interaction strengths

Measured

Random



unstable



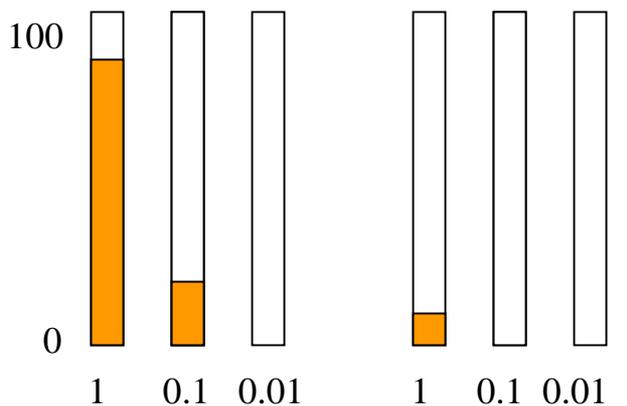
stable



Probability of community matrix stability (%)

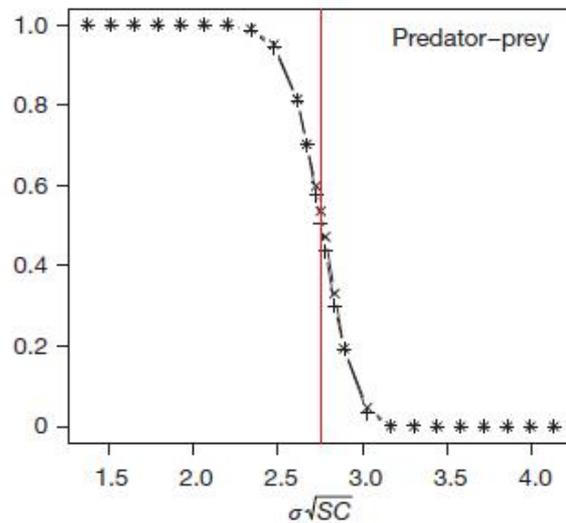
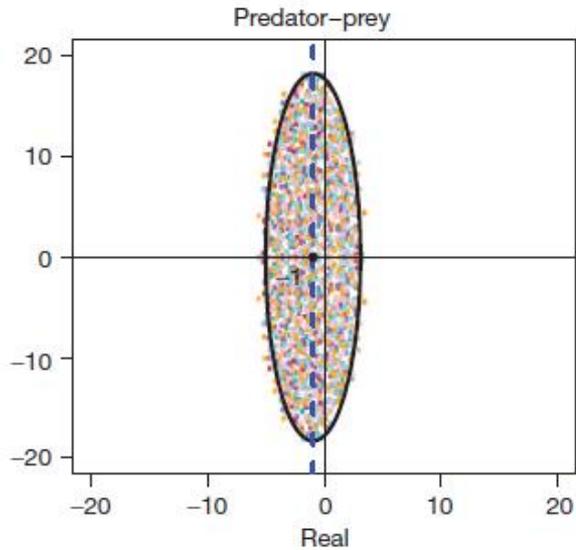
Patterned

Random



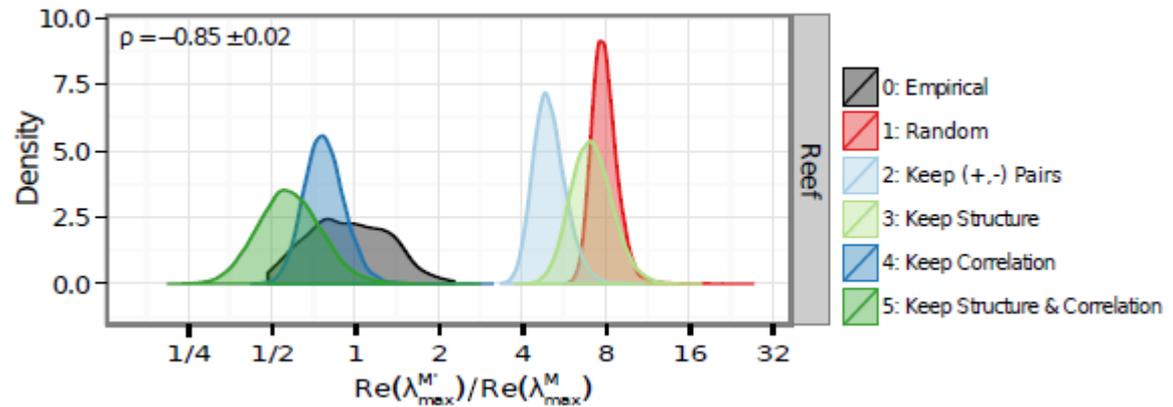
Level of
Intra-specific interference

De retour à l'approche de May



$$\sqrt{SC} < \frac{\theta\pi}{\pi - 2}$$

Allesina & Tang 2012

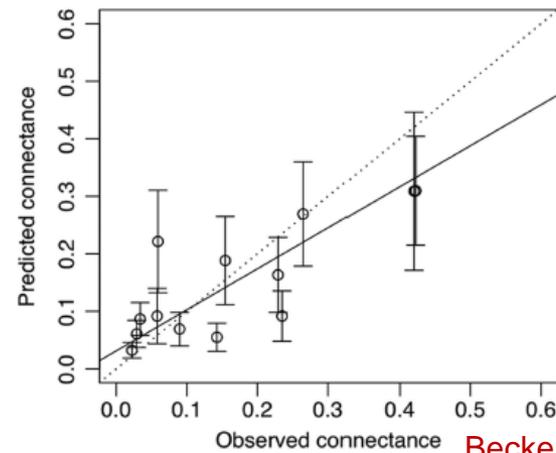


Tang et al. 2014

Considering effects of foraging adaptation

- Effects of foraging adaptation on specialisation

Consumer's foraging efforts are such that the consumer maximizes its net rate of energy intake during foraging.

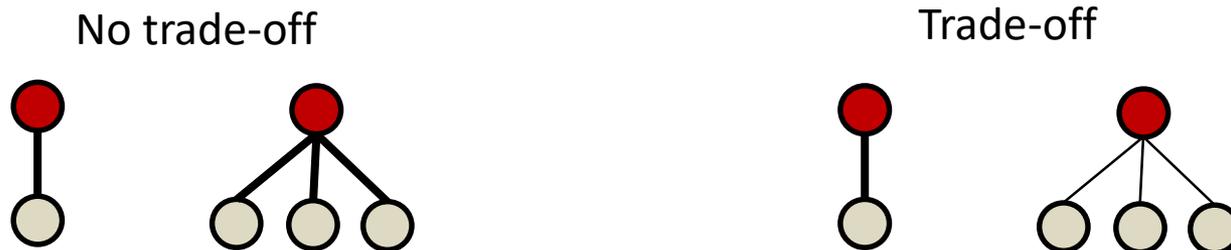


Beckerman et al. (2006)

Considering effects of foraging adaptation

- Effects of foraging adaptation on specialisation
- Importance of the trade-off between foraging efficiencies and generalism degree

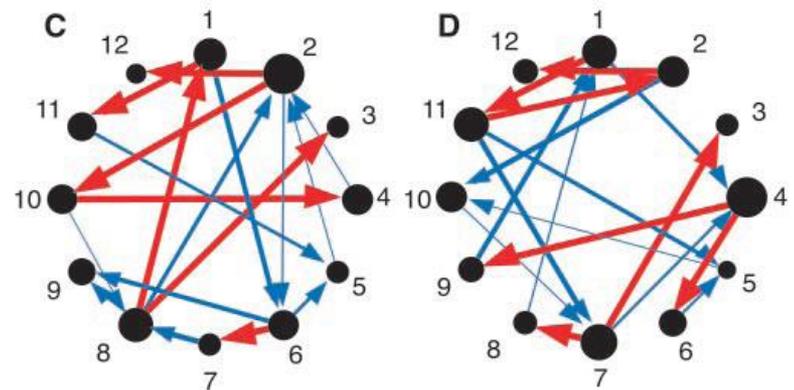
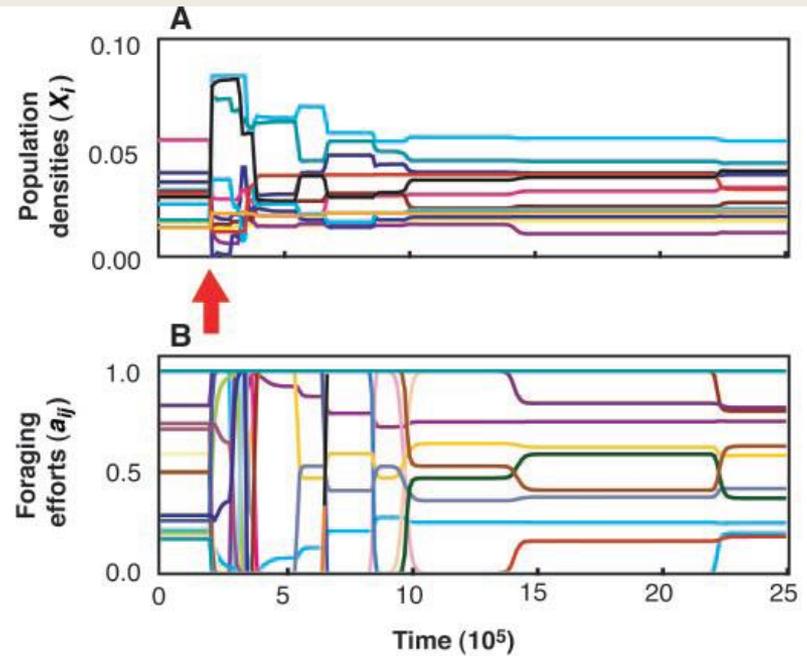
Consumers might not consume different resource species simultaneously because of the prey's patchy distribution, the capturing strategy for different preys, consumer's sensory and cognitive constraints for discriminating between preys.



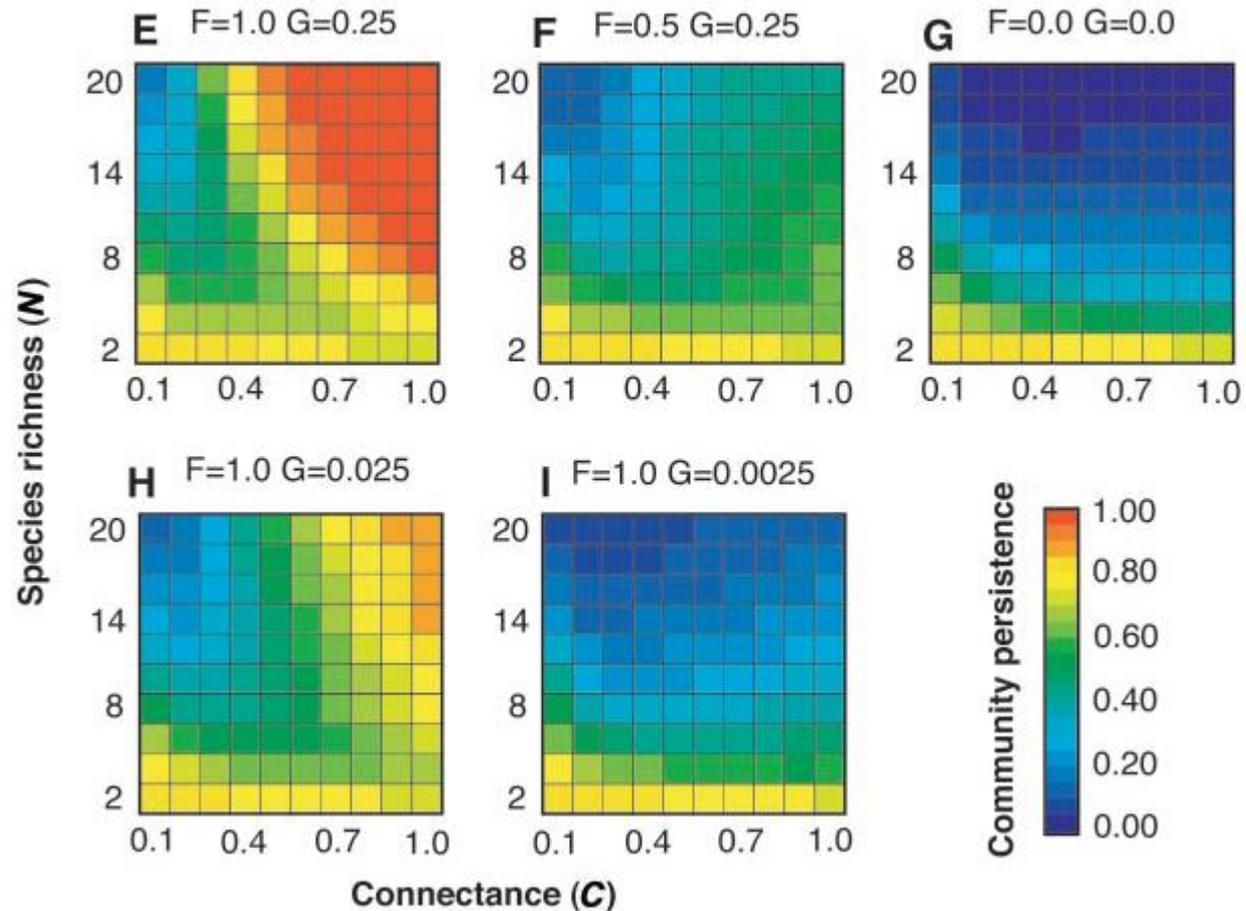
Considering effects of foraging adaptation

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(r_i - s_i X_i + \sum_{j \in \text{resources}} e_{ij} f_{ij} a_{ij} X_j - \sum_{j \in \text{consumers}} f_{ji} a_{ji} X_j \right) \quad (1)$$

$$\frac{da_{ij}}{dt} = G_i a_{ij} \left(e_{ij} f_{ij} X_j - \sum_{k \in \text{resources}} a_{ik} e_{ik} f_{ik} X_k \right) \quad (2)$$

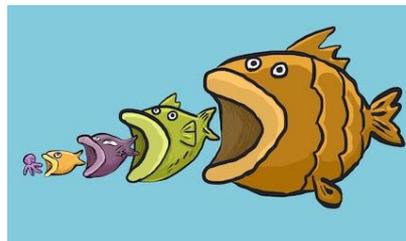
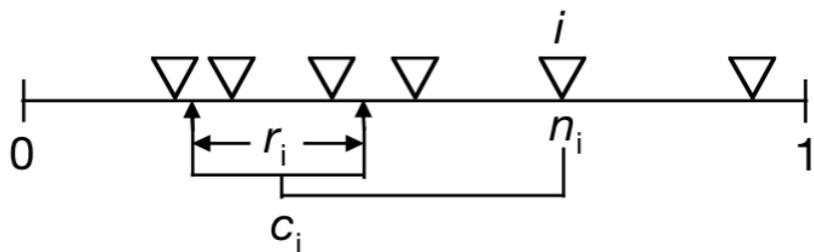


Considering effects of foraging adaptation



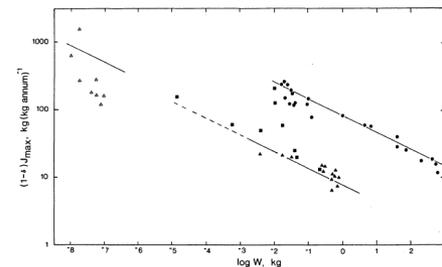
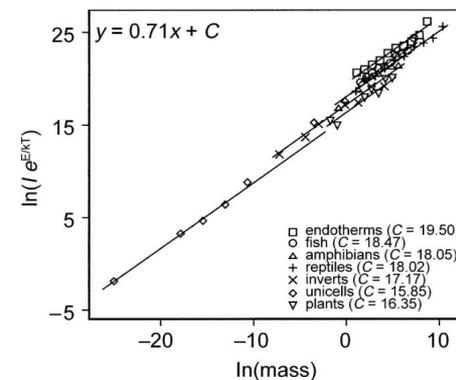
Modèles basés sur des relations allométriques et stabilité

Interactions trophiques définies par le modèle de niche

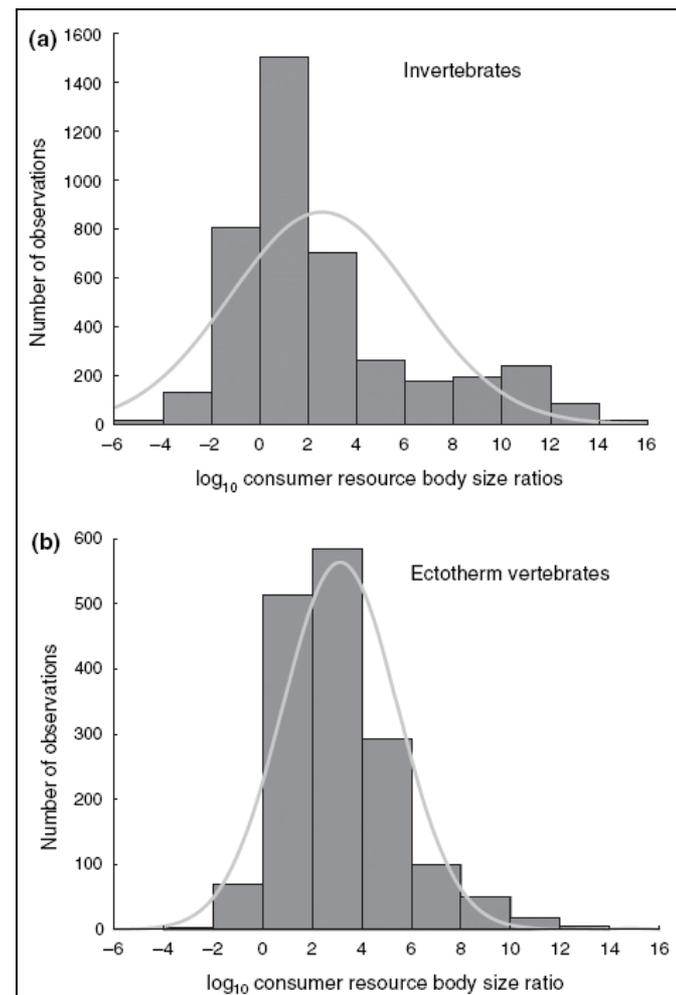
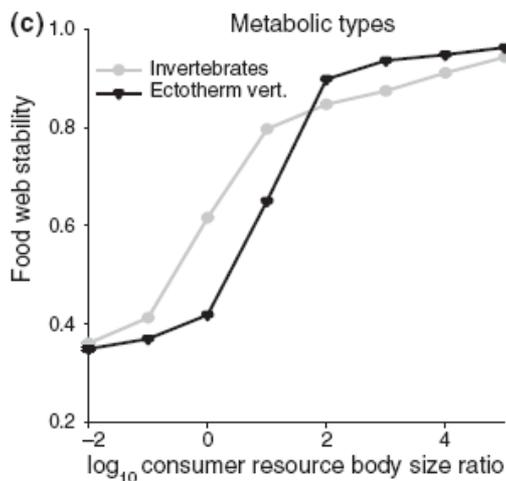
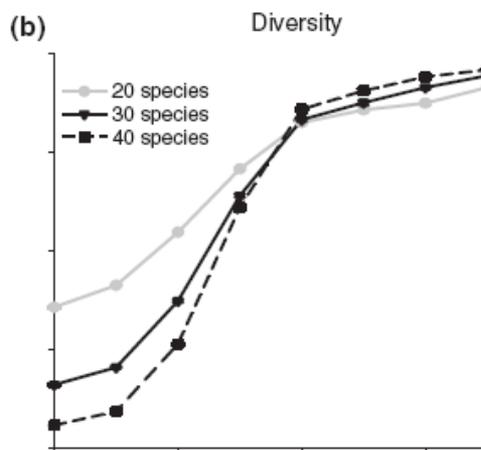
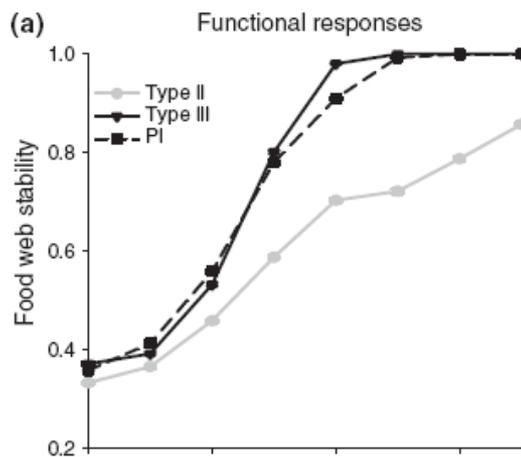


$$\frac{dB_i}{dt} = \underbrace{\sum_{j=1}^n x_j y B_j F_{ji}}_{\text{resource gain}} - \underbrace{\sum_{k=1}^m x_k \left(\frac{y}{e_i}\right) B_k F_{ik}}_{\text{consumer loss}} - \underbrace{x_i B_i}_{\text{metabolic loss}} \quad (2a)$$

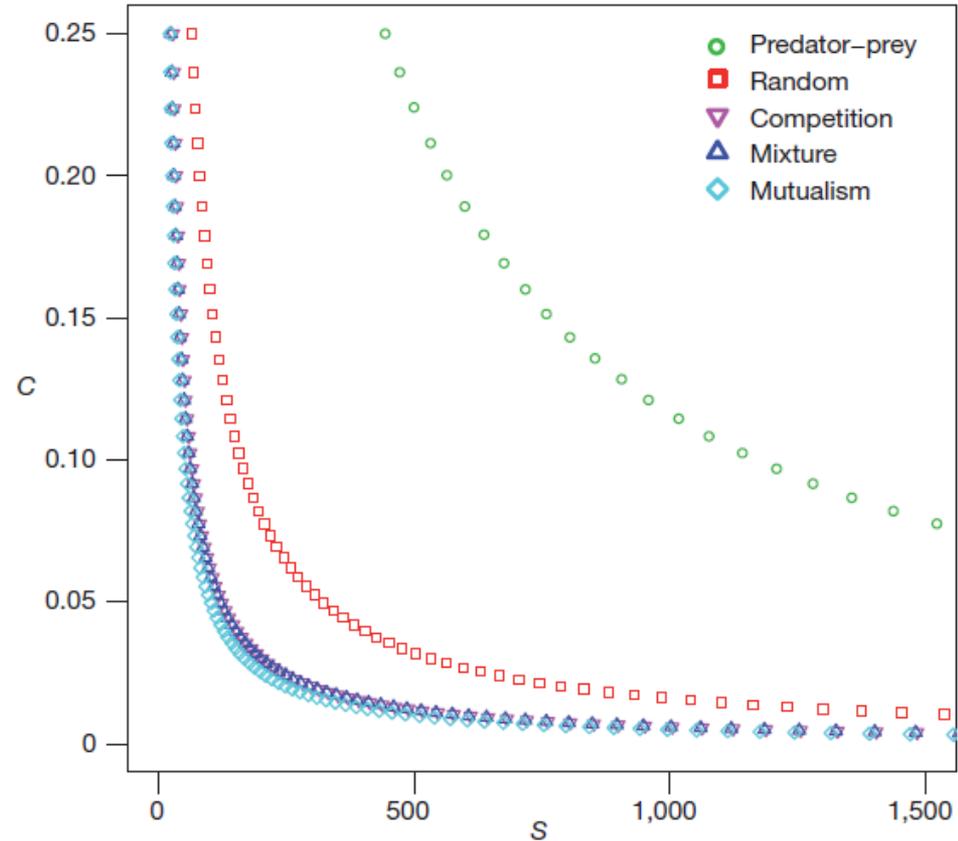
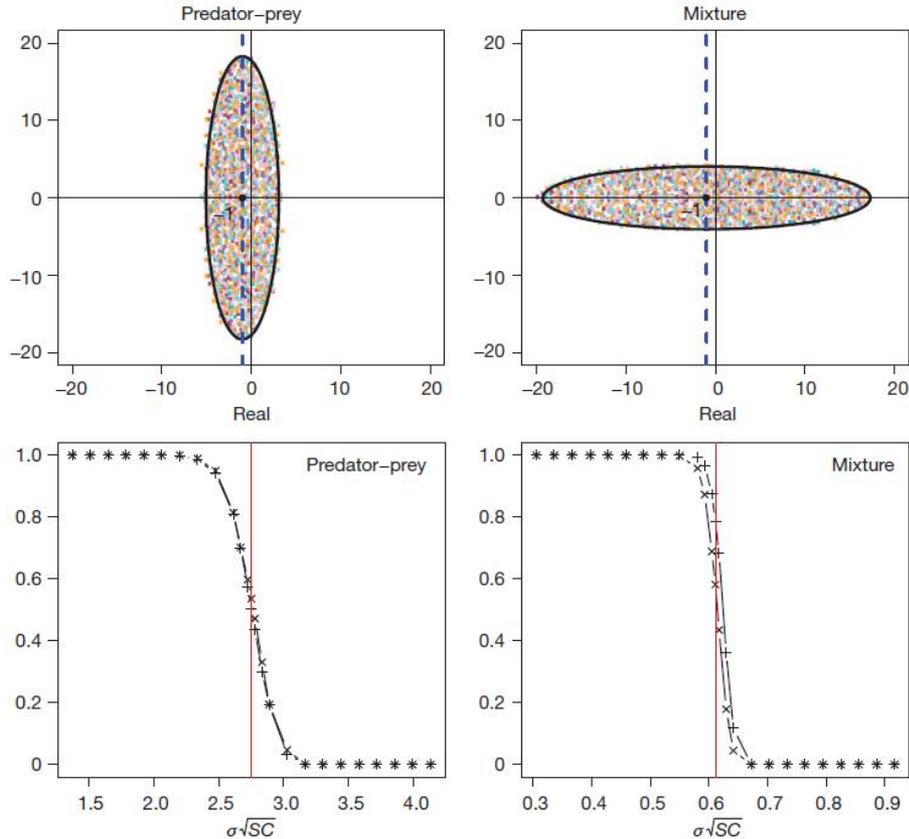
$$\frac{dB_i}{dt} = \underbrace{\varepsilon x_i B_i G_i}_{\text{production gain}} - \underbrace{\sum_{k=1}^m x_k \left(\frac{y}{e_i}\right) B_k F_{ik}}_{\text{consumer loss}} - \underbrace{(1 - \varepsilon) x_i B_i}_{\text{metabolic loss}} \quad (2b)$$



Modèles basés sur des relations allométriques et stabilité

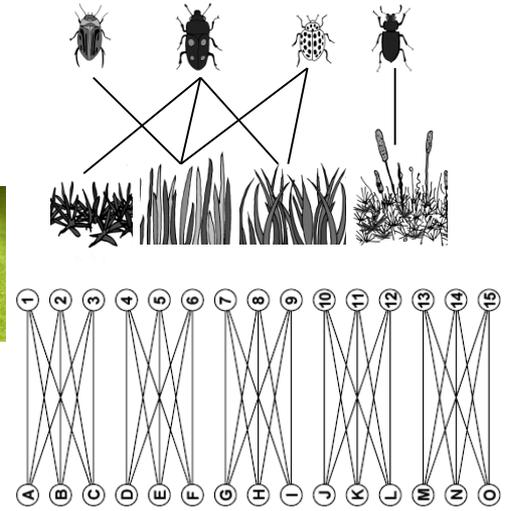
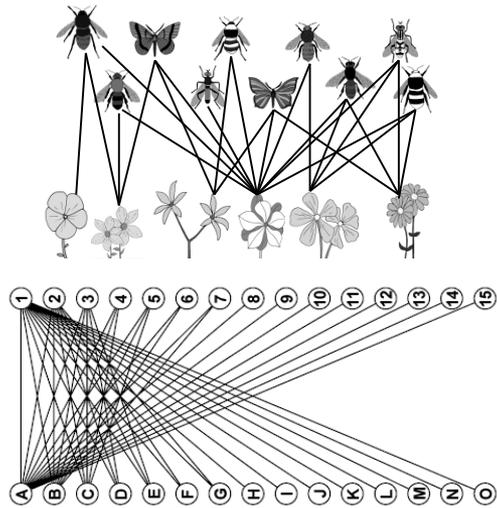


Effet de la nature des interactions?

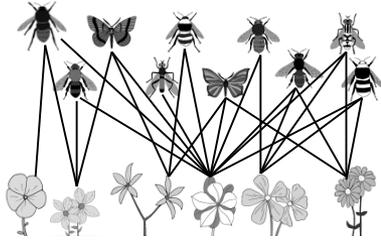


Allesina & Tang 2012

Structure du réseau et nature des interactions



Structure du réseau et nature des interactions

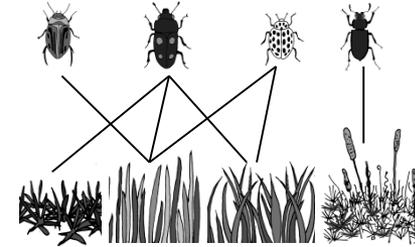


Mutualistic

$$\frac{dA_i}{dt} = r_{A_i} A_i - I_{A_i} A_i^2 + \sum_{j=1}^{N_p} \frac{c_{ji} A_i P_j}{\alpha_{ji}^{-1} + \sum_{P_k \in \text{mut}(A_i)} P_k}$$

$$\frac{dP_i}{dt} = r_{P_i} P_i - I_{P_i} P_i^2 + \sum_{j=1}^{N_a} \frac{c_{ij} A_j P_i}{\alpha_{ij}^{-1} + \sum_{A_k \in \text{mut}(P_i)} A_k}$$

- intrinsic growth rates
 r_P and $r_A < 0 \rightarrow$ obligate mutualism
- density dependence term
- interaction term
saturates with mutualistic partner densities



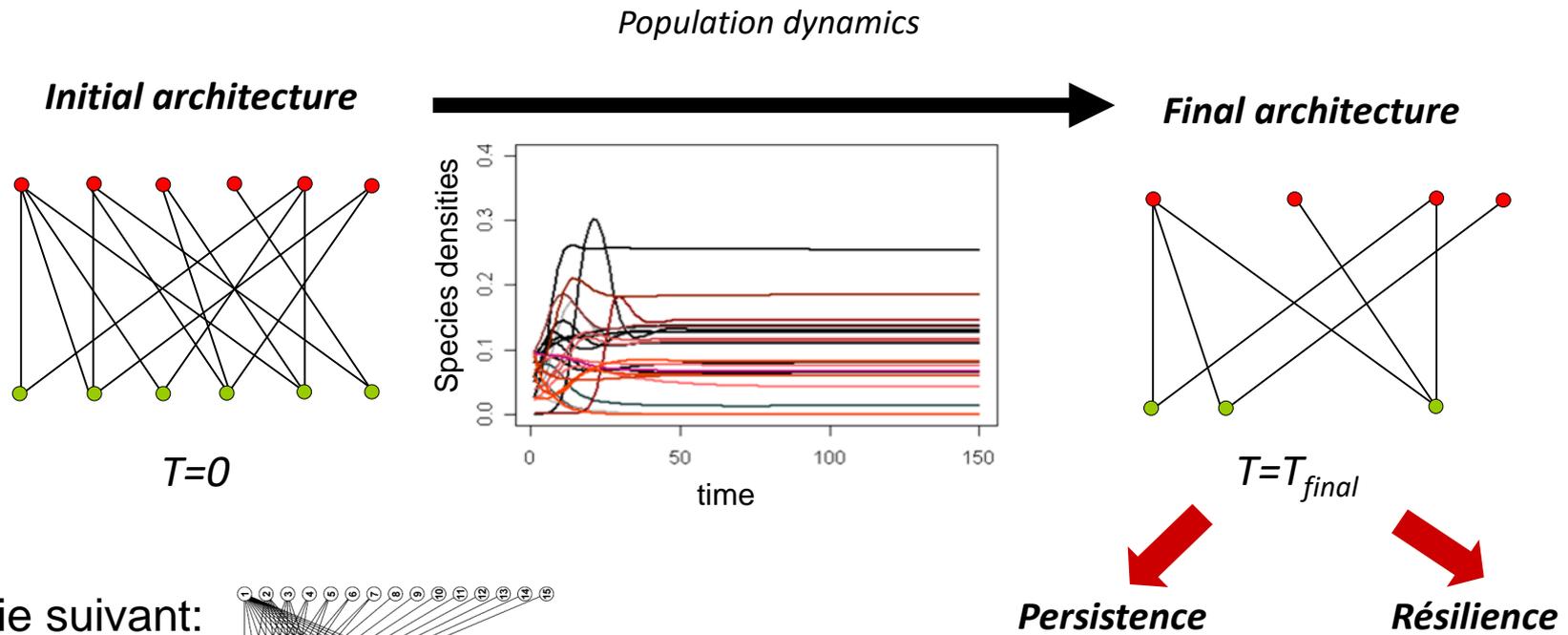
Trophic

$$\frac{dA_i}{dt} = r_{A_i} A_i - I_{A_i} A_i^2 + \sum_{j=1}^{N_p} \frac{c_{ji} A_i P_j}{\alpha_{ji}^{-1} + \sum_{P_k \in \text{prey}(A_i)} P_k}$$

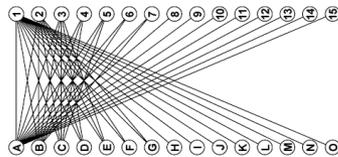
$$\frac{dP_i}{dt} = r_{P_i} P_i - I_{P_i} P_i^2 - \sum_{j=1}^{N_a} \frac{c_{ij} A_j P_i}{\alpha_{ij}^{-1} + \sum_{P_k \in \text{prey}(A_j)} P_k}$$

- intrinsic growth rates
 $r_P > 0$ and $r_A < 0$
- density dependence term
- interaction term
saturates with prey densities

Structure du réseau et nature des interactions



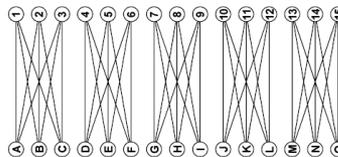
Varie suivant:
emboitement



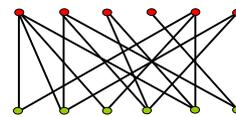
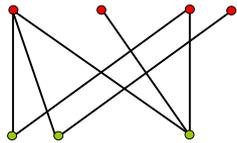
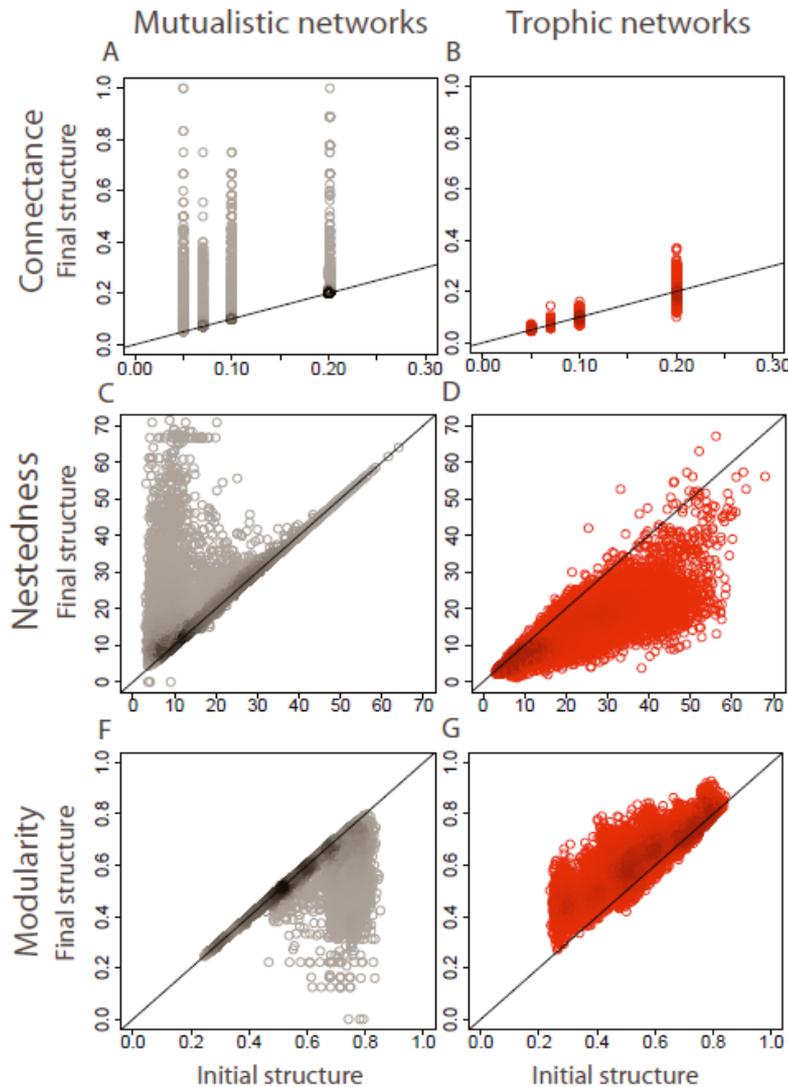
compartimentalisation

diversité

connectance



Structure du réseau et nature des interactions



Structure du réseau et nature des interactions

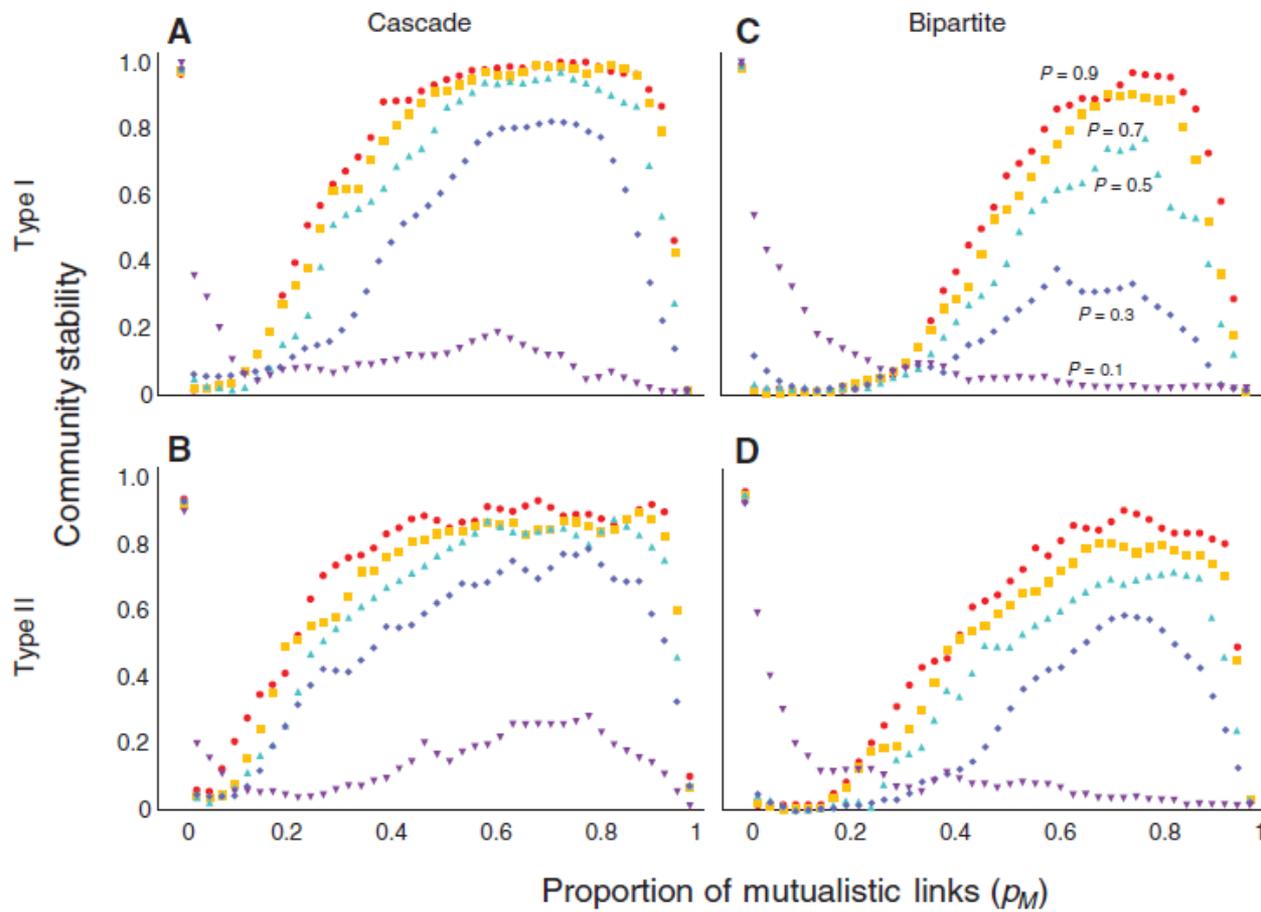
Persistence

	réseau mutualiste	réseau trophique
diversité	+	-
connectance	+	-
emboitement		-
compartimentalisation	-	

Résilience

	réseau mutualiste	réseau trophique
diversité	+	-
connectance	+	-
emboitement	+	
compartimentalisation		+

Stabilité de réseaux intégrant différents types d'interactions?



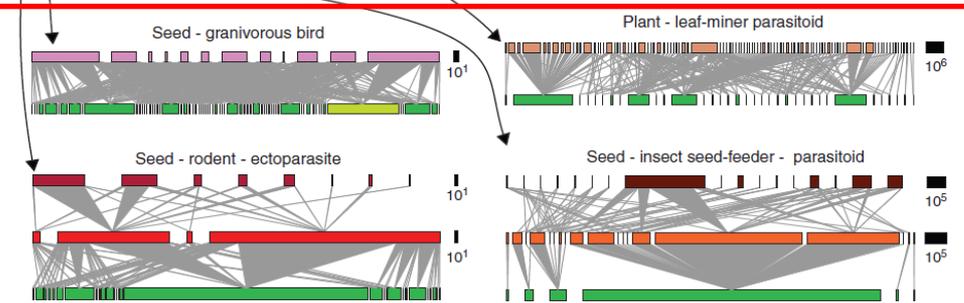
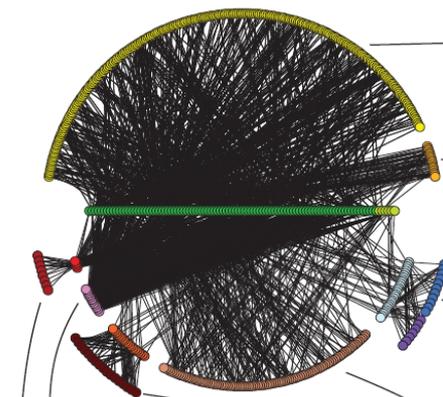
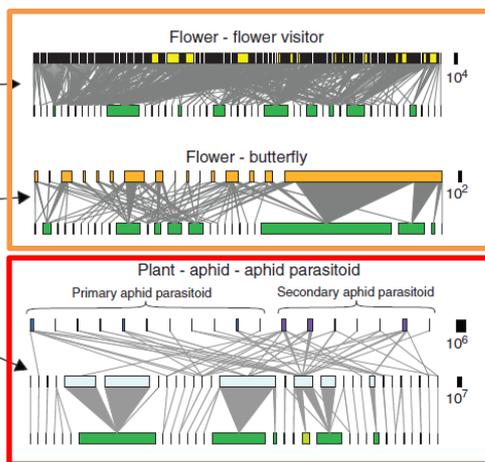
Stabilité de réseaux intégrant différents types d'interactions?

How plants connect pollination and herbivory networks?

Sauve et al. (2016)

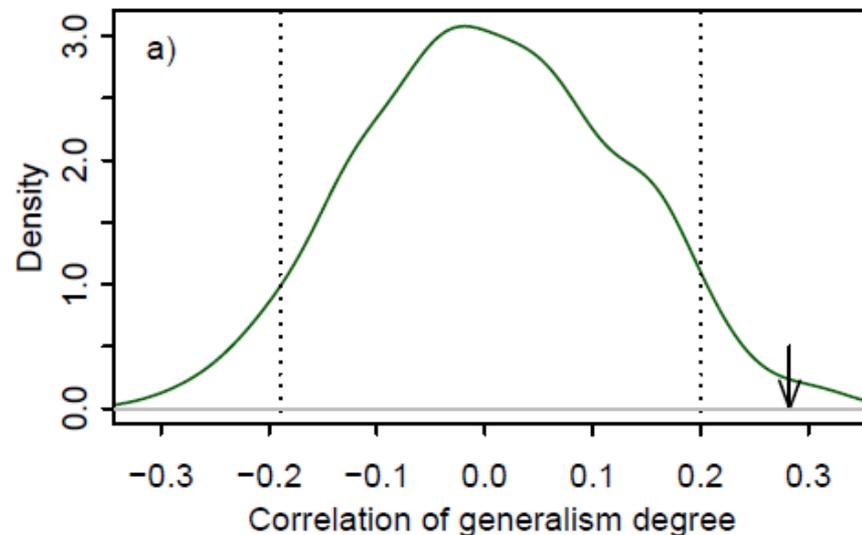
- Correlation between plant degrees in mutualistic and antagonistic networks

Mutualistic



Antagonistic

Pocock et al. (2012)

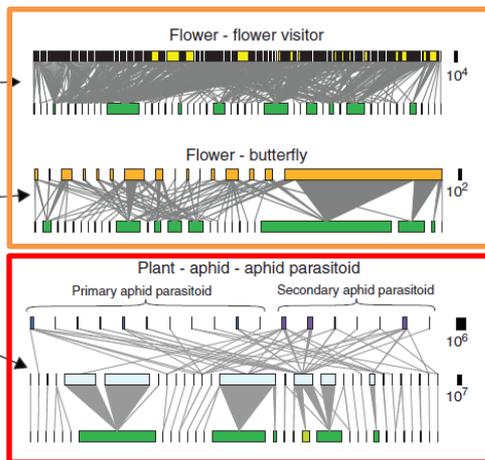


Stabilité de réseaux intégrant différents types d'interactions?

How plants connect pollination and herbivory networks?

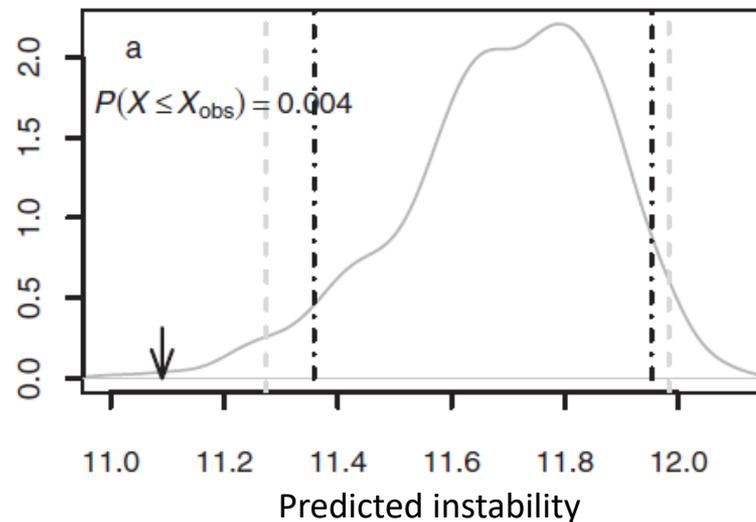
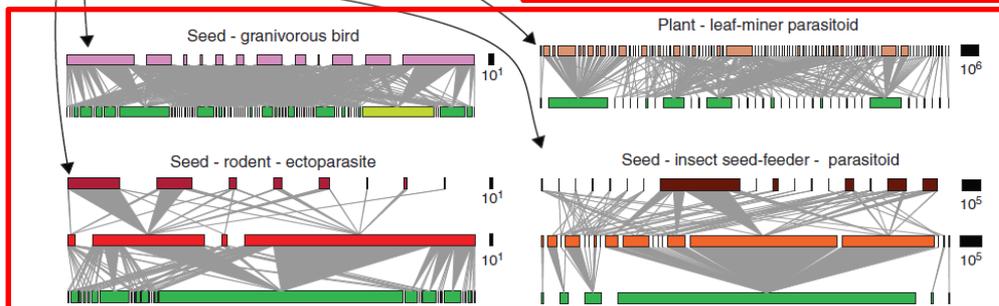
Sauve et al. (2016)

Mutualistic

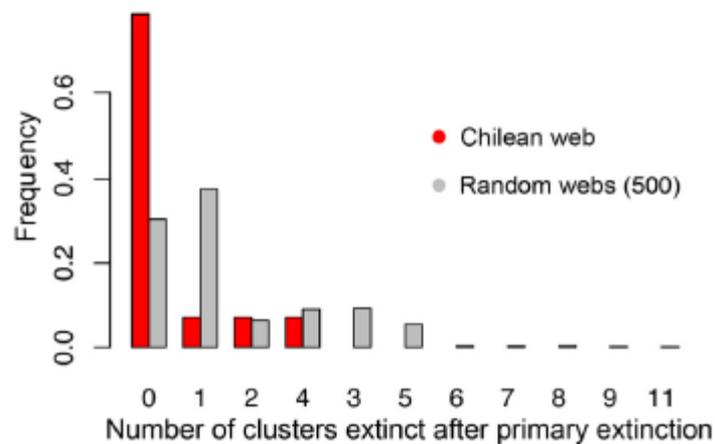
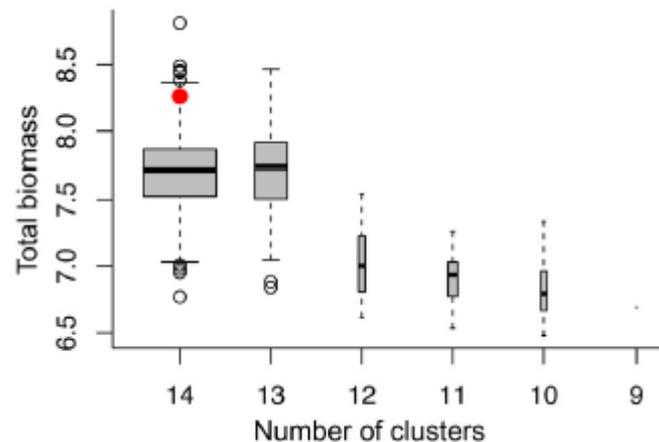
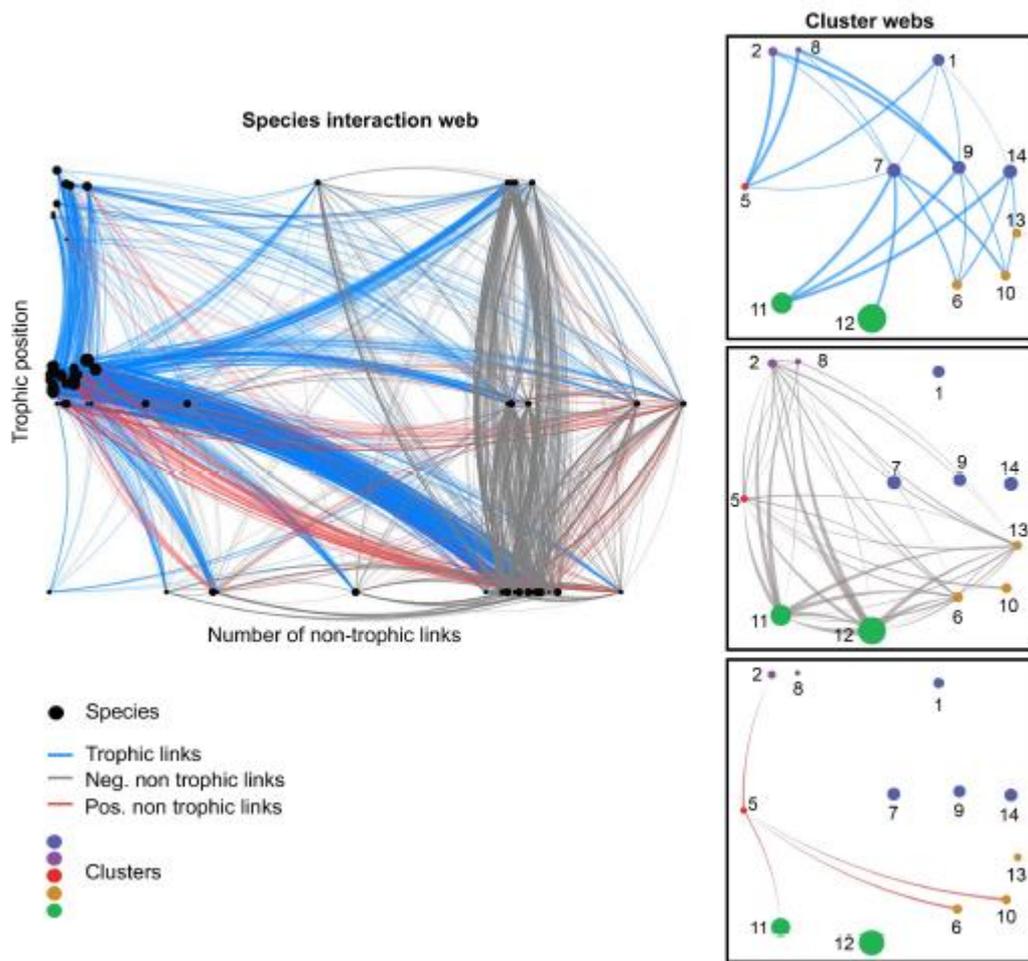


Antagonistic

Pocock et al. (2012)



Stabilité de réseaux intégrant différents types d'interactions?



Kéfi et al. (2016)

Partie III : conclusion

- Importance d'étudier comment la structure des réseaux d'interactions détermine la coexistence des espèces et la stabilité des communautés
- Des travaux théoriques qui restent assez peu reliés aux études expérimentales et empiriques sur la stabilité des communautés

