

## Variations méthodologiques et environnementales influençant les relations entre la complexité et la stabilité des réseaux d'interactions

**Auteur :** Razevason, Ny Andry Mahatsangy

**Promoteur(s) :** 8799

**Faculté :** Faculté des Sciences

**Diplôme :** Master de spécialisation en gestion des ressources aquatiques et aquaculture

**Année académique :** 2019-2020

**URI/URL :** <http://hdl.handle.net/2268.2/9800>

---

### Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

---



**Master de Spécialisation en Gestion des Ressources Aquatiques et Aquaculture**

**Travail de Fin d'Etude**

**Variations méthodologiques et environnementales  
influençant les relations entre la complexité et la stabilité  
des réseaux d'interactions écologiques**

**Année académique : 2019 - 2020**

**Réalisé par Ny Andry Mahatsangy RAZEVASON**

**Promoteur : Frederik DE LAENDER**

**Encadrante : Camille CARPENTIER**

## **REMERCIEMENTS**

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers Dieu qui m'a donné la force, le courage et la santé pour arriver aux termes de ce travail.

J'adresse mes remerciements à l'ARES qui m'a octroyé cette bourse d'étude.

Je tiens également à remercier mon promoteur Frederik DE LAENDER et mon encadrante Camille CARPENTIER pour le suivi et le temps qu'ils m'ont consacrés ainsi que les précieuses informations prodiguées avec compréhensions.

J'adresse aussi mes remerciements au membre de Jury Maxime REGNIER pour avoir bien voulu examiner et évaluer ce travail.

Je ne laisserai pas cette occasion passer, sans remercier tous les enseignants dans le master de spécialisation en gestion des ressources aquatiques et aquaculture (GeRAA), les personnels de l'université de Liège et de l'université de Namur pour leurs aides et intérêts qu'ils portent à ma formation.

Merci à tous mes collègues dans ce master GeRAA qui ont su faire de notre différence, notre force. A ma famille et spécialement à ma chère épouse pour son soutien tout au long de ce travail.

Enfin, mes remerciements s'adressent à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce mémoire.

## Résumé

Les écosystèmes sont composés d'une multitude d'espèces reliées entre elles par des interactions directes ou via les ressources qu'elles se partagent. Les réseaux formés à l'issue de l'observation de ces interactions possèdent des caractéristiques qui leur sont propres et qui sont représentés par les métriques de complexité et de stabilité. Depuis plus d'une quarantaine d'année, les débats scientifiques continuent d'être alimentés par les relations entre ces différentes métriques. Le paradoxe de May (1972), par exemple, montre qu'il existe une relation négative entre la complexité et la stabilité des réseaux alors que la majeure partie des systèmes écologiques, a priori stables, sont complexes. Certaines études ont même montré l'indépendance entre la complexité et la stabilité. Ces débats sont d'autant plus compliqués que les métriques du réseau sont influencées par les méthodes utilisées lors de la construction du réseau et les variables environnementales spécifiques à chaque réseau.

Dans cette étude, nous avons analysés près de 200 réseaux trophiques pour comprendre comment ces variations méthodologiques et environnementales peuvent influencer les relations entre la complexité et la stabilité. Les métriques de stabilités utilisées sont la robustesse signifiant la résistance à la disparition d'espèces ainsi que la résilience se traduisant par le comportement vis-à-vis du changement de densité des espèces. Les analyses ont été réalisés *in-silico* en utilisant les statistiques exploratoires.

Notre étude montre que : (1) les techniques de récoltes de données plus contrôlées augmentent la richesse spécifique. Lors des expérimentations par exemple, les artéfacts sont volontairement omis pour réduire les biais. De ce fait, les espèces et leurs interactions peuvent être aisément identifiées. (2) En outre, les écosystèmes aquatiques intermittents ont relativement moins d'espèces par rapport à ceux qui sont permanents. En effet, la survie des espèces dans les écosystèmes perturbés par les cycles de l'assèchement ou de marée exige de développer diverses formes d'adaptations comme l'augmentation de la capacité de dispersion. Ainsi, les relevées de la richesse spécifique peuvent être biaisées car le turnover des espèces est rapide. (3) Par ailleurs, la robustesse augmente avec la connectance alors que la résilience diminue. Ceci s'explique par le fait que, plus un réseau est connecté, plus la rapidité à laquelle les perturbations se déplacent dans le réseau est grande. Ainsi, le temps nécessaire au retour à l'équilibre est de plus en plus élevé, d'où une résilience faible. (4) Enfin, la robustesse augmente avec la latitude. En effet, la longueur des chaînes trophiques est plus faible lorsqu'on s'écarte de l'équateur. Parallèlement, la robustesse des écosystèmes est plus élevée lorsque la longueur des chaînes trophiques est plus court.

Les résultats obtenus à partir de cette étude permettent d'améliorer les modèles prédictifs de production exploitable et durable pour la pêche. A termes, l'étude contribue à la bonne gestion des ressources aquatiques sujettes à des compromis entre la conservation de la nature et l'exploitation anthropique pour satisfaire nos besoins.

**Mots-clés :** complexité, stabilité, réseau trophique, gradient environnemental, méthode d'échantillonnage, richesse spécifique, connectivité, connectance, robustesse, résilience

## Abstract

Ecosystems are made of multiple species linked by direct interactions or the resources they share. The networks built based on these interactions have their own characteristics, represented by the complexity and stability metrics. For more than 40 years, Scientifics have been debating the relationships between these different metrics. May's paradox (1972), for example, shows that there is a negative relationship between the complexity and the stability of networks, whereas majority of ecological systems which are a priori stable are complex. Other studies have even shown independence between complexity and stability. These debates are more complicated as complexity and stability metrics are influenced by the methods used to build the network and by environmental variables.

In this study, we analyzed about 200 food webs to understand in which case these methodological and environmental variations can influence the relationships between complexity and stability. Stability metrics used are robustness equal to the resistance to the disappearance of species and the resilience meaning behavior towards changes of species density. Analyzes were performed *in-silico* using exploratory statistics.

Our study shows that: 1) more controlled data collection techniques increase species richness. During experiments, for example, artefacts are deliberately omitted to reduce bias. Therefore, species and links can be easily identified. 2) Additionally, intermittent aquatic ecosystems have relatively fewer species compared to permanent ones. Indeed, the survival of species in ecosystems disturbed by drying or tidal cycles requires the development of various forms of adaptation, such as increasing the capacity for dispersal. Thus, the specific richness readings can be biased because the turnover is high. 3) Moreover, robustness increases with connectivity while resilience decreases. In fact, well connected network lead to a faster spreading of disturbances. Thus, time required to return to equilibrium is longer, resulting in low resilience. 4) Finally, robustness increases with latitude. Indeed, the "food chain length" is lower as reaching poles and ecosystems robustness is higher when the "food chain length" is shorter.

This study may improve predictive models used in fishing management. Ultimately, it contributes to a good management of aquatic resources affected by trade-off between nature conservation and human exploitation.

**Keywords:** complexity, stability, food web, environmental gradient, sampling method, species richness, connectivity, connectance, robustness, resilience.

## Table des matières

1. Introduction.....	1
1.1. Contexte général .....	1
1.2. Notion de réseau d'interactions écologiques.....	1
1.3. Complexité et stabilité des réseaux trophiques.....	3
1.3.1. Complexité du réseau .....	3
1.3.2. Stabilité du réseau .....	4
1.3.3. Relation entre complexité et stabilité .....	5
1.4. Sources potentielles de biais méthodologiques .....	6
1.4.1. Méthodes d'échantillonnage .....	6
1.4.2. Efforts d'échantillonnage .....	8
1.5. Variations spatio-temporelles des réseaux .....	9
1.5.1. Dynamique temporelle .....	9
1.5.2. Dynamique spatiale à l'échelle des habitats.....	10
1.5.3. Dynamique spatiale à l'échelle des biomes.....	10
1.6. Objectifs de l'étude.....	11
2. Matériels et méthodes .....	12
2.1. Élaboration de la base de données .....	12
2.1.1. Inventaires bibliographiques .....	12
2.1.2. Standardisation des données et utilisation des données spatiales .....	15
2.2. Traitement statistique .....	17
2.2.1. Prétraitement des données .....	17
2.2.2. Analyses multivariées .....	19
3. Résultats.....	21
3.1. Précision des données dans les articles.....	21
3.1.1. Variables méthodologiques .....	21
3.1.2. Variables environnementales .....	23
3.2. Analyse des métriques : ACP .....	24

3.3.	Analyse des interactions entre les métriques et les variables méthodologiques : analyse de coinertie .....	25
3.4.	Analyse des interactions entre les métriques et l'environnement.....	27
3.4.1.	Matrice de corrélation-environnement .....	27
3.4.2.	Analyse en Composante Principale avec Variables Instrumentales.....	27
4.	Discussions .....	29
5.	Conclusion et perspectives.....	34
6.	Références.....	35

# 1. Introduction

## 1.1. Contexte général

En cette ère géologique de l'Anthropocène, le rythme d'extinction des espèces dépasse largement celui des cinq extinctions de masses précédentes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La pollution, l'exploitation des ressources naturelles, la fragmentation de l'habitat et le changement climatique ne sont que quelques-unes des menaces auxquelles la biosphère est confrontée. Or, le bien être humain est fortement dépendant des services fournis par les écosystèmes. Dès lors, les questions liées aux changements globaux deviennent une préoccupation majeure pour l'élaboration de politiques et de stratégies aussi bien au niveau international que local (Landi et *al.*, 2018) : comprendre comment les écosystèmes fonctionnent et répondent aux perturbations auxquelles ils font face est aujourd'hui un enjeu majeur pour pouvoir fournir des éléments robustes et objectifs pour ces politiques (Donohue et *al.*, 2016; Gauzens et *al.*, 2020).

Les écosystèmes sont composés d'une multitude d'espèces reliées entre elles par des interactions directes ou via les ressources (e.g. espace, lumière et nutriments) qu'elles se partagent. Ces interactions nécessitent d'orienter les études vers des approches plutôt holistiques, portant sur les écosystèmes dans leur ensemble plutôt que seulement sur les individus (Landi et *al.*, 2018). MacArthur avait déjà énoncé, en 1971, la nécessité d'établir des modèles permettant de faire des généralisations quant aux fonctionnements des communautés écologiques définies comme un « ensemble d'organismes qui vivent proche entre eux ».

Il existe plusieurs manières de modéliser les écosystèmes : une des plus communément utilisées en écologie théorique est le **réseau d'interaction écologique** ("réseau" dans le reste de la présente étude) (Pilosof et *al.*, 2017). Selon Poisot et *al.* (2016), l'approche par réseaux permet d'apporter des outils de visualisation et de description des systèmes écologiques permettant d'explorer la complexité, la structure, le fonctionnement, la dynamique et la stabilité de ces systèmes.

## 1.2. Notion de réseau d'interactions écologiques

Les premières études de réseaux remontent aux années 1920 avec, notamment, les travaux de Hardy, en 1924, sur les premières descriptions des réseaux trophiques marins et ceux de Summerhayes et Elton, en 1923 et en 1928, sur les réseaux trophiques terrestres. Cependant, la résurgence s'est produite vers la fin des années 90 grâce à diverses publications sur la structure du World Wide Web et d'autres systèmes plus complexes. En effet, l'étude du réseau d'interactions écologiques a bénéficié des avancées faites dans d'autres domaines que l'écologie quant aux concepts, outils et modèles relatifs aux réseaux (Poisot et *al.*, 2016).

Un réseau est composé de nœuds reliés entre eux par des liens. Différents types de réseaux peuvent être définis sur base de la nature des nœuds et des liens entre ces nœuds (Tableau 1) ou sur base de la direction et de la pondération de ces liens (Figure 1). Dans la présente étude, les réseaux



considérés sont les réseaux trophiques : les nœuds sont les espèces présentes dans le système tandis que les liens représentent les interactions trophiques entre ces espèces. Selon Dunne (2006), le réseau trophique est un réseau de prédation et d'alimentation entre les espèces d'une communauté écologique. Autrement dit, une espèce *A* prédateur de l'espèce *B* est affectée positivement par l'existence de l'espèce *B* alors que *B* est affectée négativement par l'existence de *A* : les réseaux trophiques sont tous directionnels et asymétriques (Dunne et *al.*, 2002a; Fonseca et *al.*, 2005; Morris et *al.*, 2015; Albouy et *al.*, 2019). Par ailleurs, les prédateurs – au sommet de la chaîne trophique – sont généralement de plus grande taille que les proies, beaucoup plus diversifiées à la base (Ings et *al.*, 2009).

Tableau 1 : Types de réseaux selon la nature des nœuds et des liens, adapté de Poisot et *al.* (2016)

Nœuds	Liens	Références
Individus	Contacts entre les individus	Bartell et <i>al.</i> , 2019
Espèces	Prédation, Mutualisme, Compétitions, etc.	Thebault et Fontaine, 2010; Nielsen et Totland, 2014; Al-Namazi et <i>al.</i> , 2017; Albouy et <i>al.</i> , 2019
Communauté écologique ou écosystème	Flux entre ces systèmes	Proulx et <i>al.</i> , 2005

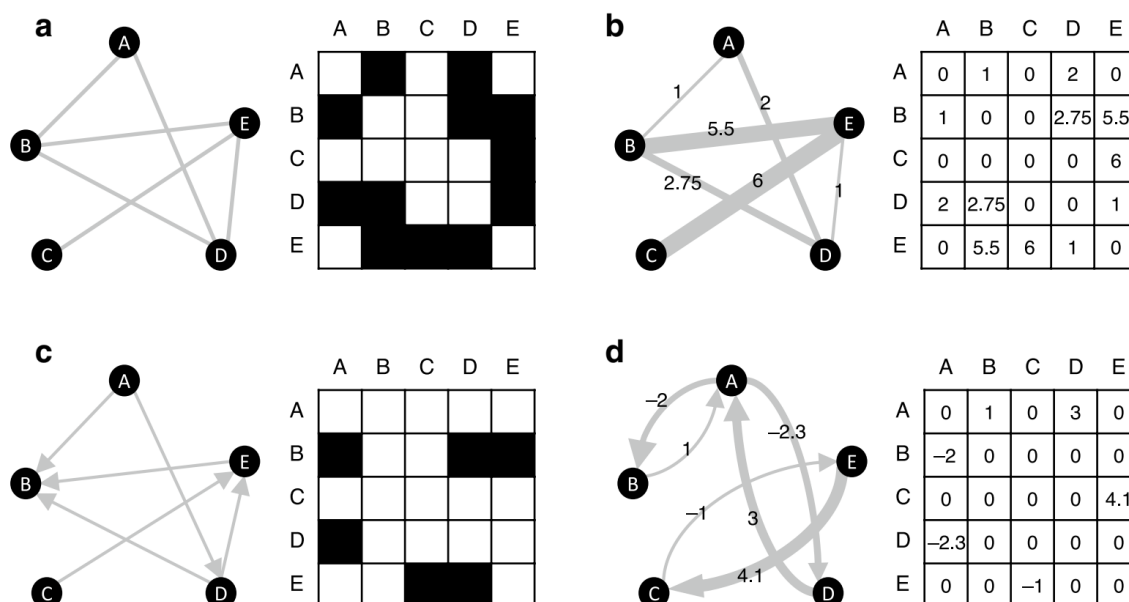


Figure 1 : Types de réseaux selon la pondération et la direction des liens : a) non pondéré non directionnel ; b) pondéré non directionnel ; c) non pondéré directionnel et d) pondéré directionnel. Dans les tableaux matrices de a et c, les couleurs noirs et blancs représentent respectivement la présence et l'absence d'interactions. Il est noté que la flèche pointe l'espèce qui est affecté par la relation. Par exemple, si « c » est un réseau trophique B est consommé par A, D et E. extrait de Landi et *al.* (2018)

Dans l'étude des réseaux trophiques, les scientifiques distinguent les espèces "taxonomiques" des espèces "trophiques". Alors que l'approche "taxonomique" s'axe sur la distinction entre les espèces sur base des distances morphologiques et phylogénétiques (Landi et *al.*, 2018), une espèce trophique est un regroupement fonctionnel d'espèces taxonomiques partageant le même ensemble de prédateurs et de proies (Dunne et *al.*, 2002a). Par conséquent, l'espèce trophique peut être identique à l'espèce taxonomique lorsque l'espèce trophique ne regroupe qu'un seul taxon (Martinez et *al.*, 1999). Ainsi, l'espèce trophique est généralement utilisée afin de réduire les biais méthodologiques liées à la construction du réseau (Dunne et *al.*, 2002a). Notons que, dans le cas où la différenciation des espèces par la taxonomie n'est pas possible, l'espèce "morphologique" est utilisée : les espèces ne sont alors distinguées que par leur morphologie (Landi et *al.*, 2018).

Le fonctionnement d'un réseau est, en outre, déterminé par la manière dont les nœuds s'agencent. Aussi, les scientifiques utilisent le concept de "complexité" pour caractériser ces agencements et le concept de "stabilité" pour étudier la réponse des réseaux face aux perturbations (Dunne, 2006).

### 1.3. Complexité et stabilité des réseaux trophiques

#### 1.3.1. Complexité du réseau

Selon Landi et *al.* (2018), la complexité du réseau peut être définie par plusieurs métriques comme la richesse spécifique, la connectance, la connectivité, la densité de liens, la modularité, l'imbrication, la force des interactions ou encore la distribution des degrés. Dans le cadre de cette étude, la richesse spécifique, la connectivité et la connectance seront étudiées. La **richesse spécifique** ( $S$ ) est l'indicateur traduisant le nombre total d'espèces en interaction dans le réseau. Dans la littérature,  $S$  est aussi la représentation de la taille d'un réseau (May, 1973). La **connectivité** ( $L$ ) traduit le nombre total d'interactions entre les espèces (Dunne et *al.*, 2002a). La **connectance** ( $C = L/S^2$ ) correspond – quant à elle – à la proportion entre le nombre d'interactions réelles et le nombre d'interactions possibles au sein d'un réseau. Autrement dit, la connectance est la probabilité que deux espèces prises au hasard interagissent dans le système (Landi et *al.*, 2018). La connectance est choisie dans le cadre de la présente étude car elle est la métrique la plus utilisée par les scientifiques pour caractériser la complexité d'un réseau (Altena et *al.*, 2016). En outre, la richesse spécifique et la connectivité sont aussi étudiées car ils constituent les bases pour le calcul de la connectance (Landi et *al.*, 2018).

Les différentes métriques de complexité des réseaux apparaissent comme dépendantes l'une de l'autre. La connectance, par exemple, décroît au fur et à mesure que la richesse spécifique diminue. Cependant, cette tendance pourrait être due à des artefacts méthodologiques créés par la combinaison de plusieurs études (Banašek-Richter et *al.*, 2009). Il devient alors important de déterminer les impacts des variables expérimentales et environnementales considérées dans les études afin de comprendre à quel point les métriques peuvent être influencées par ces variables – ce qui est l'objet de la présente étude. Il est plus rare de trouver de la littérature traitant la relation

entre  $L$  et  $C$  car ces métriques sont souvent indépendamment utilisées pour caractériser la complexité d'un réseau (Landi et *al.*, 2018). En outre, bien que  $L$  soit une métrique permettant de calculer  $C$ ,  $C$  est beaucoup plus utilisée que ce dernier par les scientifiques (Fowler, 2009; Thebault et Fontaine, 2010; Tylianakis et *al.*, 2010; Heleno et *al.*, 2012; Poisot et Gravel, 2014).

### 1.3.2. Stabilité du réseau

La stabilité d'un réseau traduit les réponses dynamiques des espèces face à des perturbations (Landi et *al.*, 2018). Les scientifiques ont développé plusieurs métriques de stabilité comme la stabilité asymptotique, la résilience, la persistance, la stabilité structurelle, la stabilité temporelle, la stabilité de délétion, la robustesse et la résistance à l'invasion (Landi et *al.*, 2018). Parmi ces huit métriques décrivant la structure du réseau, la robustesse et la résilience seront choisies pour ce travail. En effet, la résilience et la robustesse sont deux métriques antagonistes qui permettent de décrire le comportement des réseaux suivant un degré échelonné de perturbation : la résilience permet de décrire la réaction du système face à une légère perturbation de ce dernier tandis que la robustesse repose sur une perturbation forte du système, à savoir l'extinction d'espèces.

Selon Thebault et Fontaine (2010), la **résilience** est inversement proportionnelle au temps nécessaire à un système pour retourner à l'état d'équilibre après une perturbation : un réseau pouvant retourner plus rapidement à cet état d'équilibre est plus résilient. La résilience peut être calculée à partir des valeurs propres d'un système proche de son équilibre. Ce système en équilibre est considéré comme un système linéaire et comprend une variable  $x$  (e.g. la densité d'une espèce, sa biomasse, etc.) qui varie au cours du temps ( $t$ ) en suivant l'équation 1.

$$\frac{dx}{dt} = A \cdot x \quad x(t = 0) = x_0$$

*Équation 1 : Système linéaire représentant un système proche de l'équilibre, extrait de Neubert et Caswell (1997)*

L'unique solution de l'équation 1 est :

$$x(t) = e^{A \cdot t} \cdot x_0$$

*Équation 2 : Solution du système linéaire dans l'équation 1, extrait de Neubert et Caswell (1997)*

Lorsque les valeurs propres de la matrice jacobienne  $A$  sont toutes négatives et quand  $t$ , tend vers l'infini,  $e^{A \cdot t}$  tend vers zéro. De ce fait,  $x_0$  est l'asymptote caractéristique d'un système en équilibre.

Pour des valeurs avoisinant cette asymptote, les valeurs de  $x$  décroissent selon un facteur constant  $1/e$  sur un intervalle de temps  $-Re(\lambda_l(A))$  où  $Re(\lambda_l(A))$  est la partie réelle de la plus grande valeur propre de la matrice  $A$ . La valeur de la résilience est donc défini par l'équation 3 (Neubert et Caswell, 1997) :

$$\text{résilience} = -\Re(\lambda_1(A))$$

*Équation 3 : Valeur de la résilience, extrait de Neubert et Caswell (1997)*

A cet égard, la résilience est souvent utilisée sur des réseaux stables – i.e. en équilibre ou proche de l'état d'équilibre. La limite de la résilience est donc qu'elle ne donne des informations que sur le comportement asymptotique du système après une perturbation (Landi et *al.*, 2018). En réalité, il existe une fluctuation transitoire à court-termes du système après la perturbation mais cette fluctuation est ignorée par le modèle asymptotique (Neubert et Caswell, 1997). Aussi, lorsque les écosystèmes font face à des perturbations plus fortes, il est préférable d'utiliser d'autres mesures de la stabilité, telles que la robustesse.

Selon Proulx et *al.* (2005), la mesure de la **robustesse** consiste à découvrir le point critique d'altération du réseau par l'enlèvement d'une ou plusieurs espèces. Dunne et *al.* (2002b) donne une définition beaucoup plus précise et retenue dans la présente étude. Grâce à des expériences *in silico*, un certain nombre d'espèces peut être intentionnellement retirées du réseau : le nombre d'extinctions secondaires résultant de cette perturbation peut être recensé. La robustesse est alors définie comme la fraction du nombre d'espèces qu'il faut enlever du modèle pour produire une extinction totale (i.e. espèces initialement enlevées et extinctions secondaires résultantes) d'au moins 50% des espèces du système (Albouy et *al.*, 2019; Dunne et *al.*, 2002b). Ainsi, la valeur minimale de la robustesse est  $1/S$  et la valeur maximale est 0,5.

### 1.3.3. *Relation entre complexité et stabilité*

La relation entre la complexité et la stabilité des réseaux écologiques est étudiée depuis une cinquantaine d'années et continue actuellement d'alimenter les débats scientifiques (McCann, 2000; Jacquet et *al.*, 2016; Arese Lucini et *al.*, 2020). Une première description de cette relation résulte de l'observation de la complexité omniprésente dans la nature, entre autres, dans les forêts tropicales, les récifs coralliens ou encore les écosystèmes intertidaux. Ces observations ont inspiré les écologistes empiriques à émettre l'hypothèse que la complexité pourrait favoriser la stabilité de l'écosystème (MacArthur, 1955; Paine, 1966).

Cependant, Robert May (1972) démontre mathématiquement une relation négative entre la complexité et la stabilité des réseaux abstraits à interactions aléatoires. Pour ce faire, May a créé de manière aléatoire des matrices jacobiniennes correspondant à différents réseaux. Dans cette étude, la complexité du réseau est définie par  $\sigma\sqrt{SC}$  où  $\sigma$  est l'écart-type des forces d'interactions entre espèces,  $S$  est la richesse spécifique et  $C$  est la connectance. May a démontré que le système n'est asymptotiquement stable (i.e. résilient) que si l'équation  $\sigma\sqrt{SC} < \bar{d}$  est satisfaite. Dans cette équation,  $\bar{d}$  exprime l'intensité des interactions de compétition intraspécifique. Robert May a donc mis en évidence le fait qu'un système plus diversifié ( $S$  grand) a théoriquement tendance à passer brusquement d'un état stable à un état instable par rapport à un système moins diversifié ( $S$  petit).

Dès lors, la stabilité du réseau diminue avec sa complexité – c'est le paradoxe de May. Notons cependant que la stabilité de l'écosystème face à une grande perturbation ne peut être démontrée par ce modèle (Tang et Allesina, 2014) et que, dans les études empiriques, les scientifiques ont abouti à des conclusions beaucoup plus dispersés : la plupart de ces études ont confirmé la corrélation positive entre la complexité et la stabilité (Dunne et *al.*, 2002b; Tilman et *al.*, 2006; Thebault et Fontaine, 2010; van Altena et *al.*, 2016). Entre autres, Thebault et Fontaine (2010) montrent que la relation entre la complexité et la stabilité diffère selon le type de réseau : la taille du réseau et la connectance influencent positivement la résilience sur les réseaux mutualistes alors que l'influence est négative sur les réseaux trophiques. Parallèlement à cela, Dunne et *al.* (2002b) a trouvé dans l'étude de réseau trophique que l'augmentation de la connectance permet l'augmentation de la robustesse et ce, indépendamment de la richesse spécifique. Toutefois, quelques études affirment l'absence de relation entre la complexité et la stabilité des écosystèmes (Jacquet et *al.*, 2016; Neutel et Thorne, 2014). Le débat autour du paradoxe de May est donc toujours ouvert.

Ce débat est d'autant plus compliqué que de nombreux éléments influencent les études réalisées et leurs résultats. Ces éléments sont de deux types principaux : (1) les biais méthodologiques liés à la construction du réseau et (2) les variations spatio-temporelles des écosystèmes et de leurs propriétés.

#### **1.4. Sources potentielles de biais méthodologiques**

La faisabilité méthodologique et les ressources disponibles sont des contraintes importantes mais indissociables à chaque étude. De ce fait, les biais méthodologiques existent toujours et peuvent être dus à la technique de récolte de données ou à l'effort d'échantillonnage. Ces techniques peuvent être axées sur l'observation directe des interactions entre les espèces ou sur l'extrapolation de l'existence de ces interactions sur base de paramètres spécifiques.

##### **1.4.1. Méthodes d'échantillonnage**

Une première méthode d'échantillonnage directe est l'observation sur le terrain des interactions entre espèces et le dénombrement de celles-ci. A l'exemple de Fabian et *al.* (2013), des pièges à insectes peuvent être placés dans des parcelles de fleurs monospécifiques : les insectes piégés dans ces parcelles sont récoltés puis identifiés et dénombrés. Ce système de piège est typiquement utilisé par les scientifiques pour la construction des réseaux mutualistes (Fabian et *al.*, 2013; Lima et *al.*, 2018; Westerfelt et *al.*, 2018).

Dans certains cas, l'observation se fait à l'aide de caméra qui filment en continu pendant une durée déterminée (Maglianesi et *al.*, 2014; Burton et *al.*, 2015). Cette technique permet de réduire la quantité de travail sur le terrain qui limite souvent la recherche. Cependant, le temps de visionnement des films reste assez long et certaines espèces peuvent ne pas être correctement

identifiées. Aussi, les caméras peuvent être équipées de capteurs qui activent l'enregistrement uniquement lorsque les animaux visitent les fleurs (Burton *et al.*, 2015; Weinstein, 2015).

Comme les observations ponctuelles ne permettent de voir que les interactions au moment de la récolte de données, des techniques d'extrapolation de ces interactions ont été développées. Aussi, le prélèvement du contenu digestif ou des excréments de chaque espèce étudiée est le plus utilisé pour la construction des réseaux trophiques (Jones et Waldron, 2003; Carscallen *et al.*, 2012; D'Ambra *et al.*, 2013;). Pour ce faire, les échantillons pris sont conservés dans du glycérol ou d'autres substances puis identifiés en laboratoire à l'aide d'un spectromètre (Jones et Waldron, 2003). Dans certains cas, le génome des échantillons sont séquencés puis comparés avec le génome des plantes ou proies potentielles répertoriées dans une base de données préexistante : c'est la méthode de « molecular barcoding » (Jurado-Rivera *et al.*, 2009; García-Robledo *et al.*, 2013; González-Varo *et al.*, 2014; Roslin et Majaneva, 2016).

Dans d'autres cas, l'identification des interactions est extrapolée à partir de l'existence de similitudes isotopiques entre les espèces (Jones et Waldron, 2003; Vander Zanden *et al.*, 1999). En effet, la valeur de la fraction isotopique est spécifique à une espèce/individu de la production primaire. Puis, cette fraction est comparée avec les fractions isotopiques des consommateurs potentiels dans la chaîne trophique afin d'établir les liens. Aussi, cette technique est surtout utilisée pour tracer les flux d'énergie à partir de la production primaire (Jones et Waldron, 2003) ou plus généralement pour déterminer la structure d'une chaîne trophique (Vander Zanden *et al.*, 1999; Carscallen *et al.*, 2012; D'Ambra *et al.*, 2013). Elle est moins invasive car un fragment de chair suffit pour l'analyse isotopique (Vander Zanden *et al.*, 1999).

Enfin, d'autres méthodes ont recours à des expérimentations *in-situ* comme le « removal experimentation ». Compte tenu des difficultés liées à la mise en place de l'expérimentation, cette méthode est surtout utilisée pour la construction des réseaux de compétitions touchant les organismes vivants moins mobiles tels que les plantes (Al-Namazi *et al.*, 2017; Choler *et al.*, 2001). Le procédé expérimental se fait en deux étapes. La première consiste à sélectionner et caractériser des espèces témoins. Dans l'étude d'Al-Namazi *et al.* (2017), les variables « hauteurs » et « diamètres » de la canopée des espèces témoins ont été relevés lors de cette première étape. Pour la seconde étape, les autres espèces sont totalement ou partiellement retirées du système par l'expérimentateur puis les mêmes variables sont à nouveau récoltées. Théoriquement, les interactions peuvent être déduites à partir des différences entre les données récoltées lors des deux étapes (Al-Namazi *et al.*, 2017; Choler *et al.*, 2001).

Outre ces méthodes, il existe plusieurs plateformes en ligne permettant de stocker et de partager avec les autres scientifiques les données sources des publications. Plusieurs travaux sont faits sur la base de ces données (Martín González *et al.*, 2015; Poisot *et al.*, 2016). L'intérêt de ces travaux est, entre autres, la meilleure compréhension des complémentarités entre les études afin de donner

des perspectives sur l'orientation des prochaines recherches (Poisot et *al.*, 2016). Pour le présent travail, les données provenant de GlobalWeb et Dryad seront utilisées.

Bien que les scientifiques tendent à comprendre et à réduire au maximum les biais méthodologiques, les méthodes d'échantillonnage impactent toujours la construction du réseau et donc les métriques de complexité et de stabilité établies sur base de celui-ci (Poisot et *al.*, 2016). Pour les méthodes d'observation directe, par exemple, les espèces taxonomiques sont, comme dit précédemment, généralement regroupées en espèces trophiques. Ce regroupement permet, certes, de réduire les biais causés par l'inégalité de niveaux de connaissance entre les taxons (Dunne et *al.*, 2002a) mais modifie cependant la richesse spécifique et la structure des liens dans le réseau. Pour les méthodes «molecular barcoding», l'ADN du contenu digestif de chaque espèce est analysé séparément. Donc, grâce à la précision de la comparaison génomique entre les espèces, les réseaux construits représentent mieux la réalité avec des richesses spécifiques et structures plus précises (Figure 2) (Roslin et Majaneva, 2016).

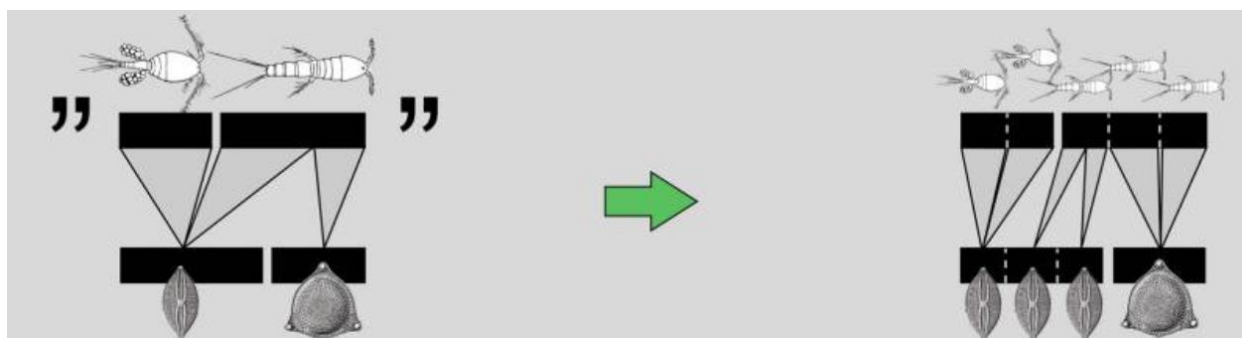


Figure 2 : Différence de structure du réseau selon la méthode d'échantillonnage, méthode d'observation directe à gauche et méthode « molecular barcoding » à droite, issue d'une même communauté écologique. Extrait de Roslin et Majaneva (2016)

#### 1.4.2. Efforts d'échantillonnage

La précision dans l'estimation des métriques de complexité et de stabilité est essentielle pour comprendre la relation qui unit ces deux concepts (Henriksen et *al.*, 2019). Aussi, si le nombre d'espèce (ou d'interactions) est sous-estimé lors de l'échantillonnage, le réseau construit ne représentera qu'une partie de la réalité et le calcul des métriques sur base de ce réseau sera biaisé (Rivera-Hutinel et *al.*, 2012; Vizentin-Bugoni et *al.*, 2016). Par conséquent, les études pourraient aboutir à des conclusions erronées dues, par exemple, à la confusion des effets observés avec les variations spatio-temporelles naturelles (cf. titre 1.5) (Falcão et *al.*, 2016). De plus, les différentes métriques de complexité et de stabilité répondent différemment aux variations de l'effort d'échantillonnage (Fründ et *al.*, 2016). La connectance et la richesse spécifique sont, par exemple, plus sensibles que la robustesse. Autrement dit, dans les études où l'effort d'échantillonnage est insuffisant, la robustesse fluctue peu par rapport à la richesse spécifique et à la connectance (Rivera-Hutinel et *al.*, 2012). En outre, Martinez (1991) a montré que  $L$  est indépendant de  $S^2$

lorsque l'effort d'échantillonnage est trop faible. Cependant, lorsque l'effort d'échantillonnage dépasse un certain point, la corrélation entre  $L$  et  $S^2$  devient forte.

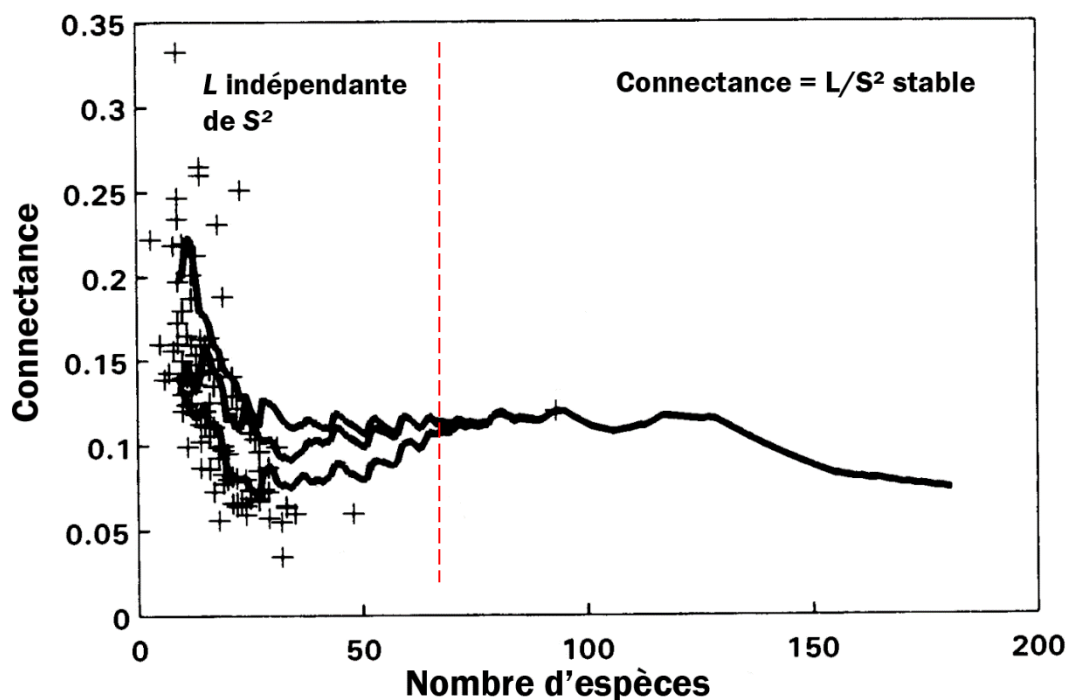


Figure 3 : Indépendance et relation entre  $L$  et  $S^2$  selon un gradient croissant de taille d'échantillonnage représenté ici par le nombre d'espèces observées, d'après Martinez (1991)

### 1.5. Variations spatio-temporelles des réseaux

Aux biais méthodologiques précédemment énoncés s'ajoutent une variabilité due au fait que les communautés écologiques ont des comportements naturellement dynamiques dans le temps et dans l'espace.

#### 1.5.1. Dynamique temporelle

La dynamique temporelle naturelle des communautés peuvent être des variations saisonnières et/ou des variations interannuelles (Trøjelsgaard et Olesen, 2016). En premier lieu, la connectance des réseaux trophiques varient entre plusieurs saisons (Thompson et Townsend, 1999; López-Carretero et *al.*, 2014). Selon López-Carretero et *al.* (2014), cette dissemblance est due à l'apparition des espèces moins sensibles donc généralistes en hivers alors qu'en été, la forte compétition entre les espèces privilégie la spécialisation donc l'abondance d'espèces spécialistes. Au contrario, la connectance varie légèrement entre les années dans les réseaux mutualistes malgré une fluctuation de la richesse spécifique et de la connectivité (Alarcón et *al.*, 2008; Olesen et *al.*, 2008; Petanidou et *al.*, 2008; Burkle et Irwin, 2009). En effet, dans Petanidou et *al.* (2008) par exemple, l'identité des espèces changent d'une saison à une autre à cause des mécanismes naturels



de turnover et de flexibilité. D'une part, le turnover se traduit par l'apparition et la disparition d'une espèce au fil du temps. D'autre part, la flexibilité explique la capacité d'une espèce à changer de liens mais en restant dans la communauté pour une durée fixe.

### **1.5.2. *Dynamique spatiale à l'échelle des habitats***

Outres les dynamiques temporelles, les communautés varient aussi selon l'habitat et le biome dans lesquels ils se trouvent (Trøjelsgaard et Olesen, 2016). La plupart des études confirme que la connectance entre différents habitats au sein d'une même région varie peu alors que la richesse spécifique fluctue beaucoup (Warren, 1989; Pouilly et *al.*, 2006; Hagen et Kraemer, 2010; Nielsen et Totland, 2014; Albouy et *al.*, 2019). Par exemple, selon Nielsen et Totland (2014) - qui étudient un réseau mutualiste forestier le long d'un gradient de perturbation - la connectance présente une faible variation entre les différents habitats alors que la richesse spécifique est plus élevée dans les forêts moins perturbées.

La richesse spécifique élevée dans les habitats intacts se retrouve aussi dans les réseaux trophiques marins. Pouilly et *al.* (2006) et Albouy et *al.* (2019) ont montré que la richesse spécifique est beaucoup plus élevée dans les habitats ayant une plus grande productivité primaire nette et que cette productivité est en corrélation positive avec la température à la surface de l'eau et le nombre d'espèces herbivores. Ces résultats corroborent ceux de Warren (1989) expliquant que la richesse spécifique est plus grande dans les zones néritiques comparées à celle dans les zones océaniques. Toutefois, dans de rares cas, la richesse spécifique peut être plus faible dans l'habitat intact. Par exemple, pour Hagen et Kraemer (2010), l'humidité des zone de culture étant plus élevée par rapport à celle dans la forêt boréale intacte, la richesse spécifique y est plus élevée.

### **1.5.3. *Dynamique spatiale à l'échelle des biomes***

Concernant les variations selon les gradients de biomes, les scientifiques tendent à confirmer que les biomes marins sont généralement plus robustes que les autres biomes (Dunne et *al.*, 2002b; Dunne et *al.*, 2004; Albouy et *al.*, 2019). Dunne et *al.* (2004) expliquent que cette robustesse élevée est due à une plus grande connectance au sein du réseau. En effet, Albouy et *al.* (2019) confirment que les perturbations ont beaucoup moins d'impact sur les nœuds ayant plus de liens que sur les nœuds plus isolées. Cependant, la forte robustesse des biomes marins n'est pas seulement due à leur complexité intrinsèque mais aussi à l'influence de la dispersion et des migrations des espèces. Les migrations provoquent constamment le rewiring – i.e. le changement des interactions entre les espèces caractérisé par la suppression et la formation de nouveaux liens – permettant ainsi une plus grande robustesse du réseau (Kaiser-Bunbury et *al.*, 2010). Albouy et *al.* (2019) précisent que cette robustesse s'explique par la capacité des espèces à créer des liens alternatifs permettant de rétablir le flux d'énergie depuis la production primaire.

## 1.6. Objectifs de l'étude

Dans la littérature, les études récentes tendent à élaborer des modèles prédictifs sur base de combinaison des données issus de plusieurs travaux (Poisot et *al.*, 2020). De ce fait, la fiabilité des prédictions dépend essentiellement de la précision des données initiales (Pomeranz et *al.*, 2018). Toutefois, les réseaux sont indissociables des biais méthodologiques liées à leur construction (cf. point 1.4). De plus, les réseaux ont des dynamiques spatio-temporelles intrinsèques qui peuvent influencer les métriques (cf. point 1.5). Deux questions se posent alors : **Les facteurs essentiels de variation des réseaux sont-ils suffisamment explicites dans la littérature pour permettre une complémentarité des études ? Auquel cas, ces variations influencent-elles la relation entre la complexité et la stabilité des écosystèmes ?**

La présente étude tente de répondre à ces questions et a pour **objectif principal** de mieux comprendre l'influence des variations méthodologiques, temporelles, spatiales et écologiques sur la complexité et la stabilité des réseaux trophiques.

Nos **objectifs spécifiques** sont :

- Déterminer des critères permettant de décrire efficacement les réseaux trophiques déjà publiés en termes de biais et de variation potentielle
- Déterminer les effets des différentes valeurs de ces critères sur les métriques de complexité et de stabilité des écosystèmes et ce, en analysant une base de données contenant près de 200 réseaux trophiques
- Dresser d'éventuelles suggestions d'éléments à renforcer dans les littératures pour améliorer la cohérence entre les études

Ce travail devrait permettre, à terme, d'améliorer les modèles prédictifs développés par les scientifiques. Ces modèles pourront alors servir de bases au développement de politiques et de stratégies pour faire face aux changements globaux.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Élaboration de la base de données

#### 2.1.1. Inventaires bibliographiques

Les métriques de complexité et de stabilité ont été calculées préalablement à cette étude et ce, pour 188 réseaux trophiques issus de bases de données libre d'accès en ligne : parmi les 188 réseaux étudiés, 112 sont issus de la plateforme « GlobalWeb database » (<https://www.globalwebdb.com/>) et 76 de « Dryad ». Ces réseaux issus de « Dryad » sont issus de 3 études (Guardiola et *al.*, 2017; Kemp et *al.*, 2016; Saavedra et *al.*, 2017). Notons que « GlobalWeb database » contient actuellement 359 réseaux mais que 112 seulement ont été considérés dans la présente étude. En effet, les réseaux publiés avant 1990 ont été enlevés de la base de données originelle parce que, à l'époque, les méthodes de construction des réseaux n'étaient pas assez robustes ou les espèces trophiques étaient très agrégées (ce qui aboutit à des richesses spécifiques très faibles) (Cohen et *al.*, 1993; Bersier et *al.*, 1999; Martinez et *al.*, 1999). Par ailleurs, d'autres réseaux ont été exclus à cause d'erreurs potentielles : par exemple, lorsque les richesses spécifiques et/ou les nombres de liens dans le réseau sont différents de ceux annoncés dans les publications. Les données utilisées comprennent ainsi 188 réseaux utilisés dans 51 publications parues de 1991 à 2017 ; 55,9% de ces réseaux sont aquatiques et 44,1 % terrestres.

La richesse spécifique ( $S$ ), la connectivité ( $L$ ), la connectance ( $C$ ), la résilience (moyenne et variance) et la robustesse (moyenne et variance) sont les métriques utilisées dans cette étude.

Par définition, la richesse spécifique est l'indicateur traduisant le nombre total d'espèces dans le réseau. Dans notre étude, les richesses spécifiques sont comprises entre 6 et 164 espèces. La distribution est unimodale asymétrique (Figure 4). En outre,  $L$  traduit le nombre total d'interactions entre les espèces et  $C$  correspond à  $L/S^2$ . Les distributions de  $L$  et  $C$  avoisinent, dans notre étude, celle de la loi de Poisson (Figure 4). Les valeurs varient de 14 à 3 584 pour  $L$  et de 0,019 à 0,586 pour  $C$ .

La résilience moyenne est définie comme  $-\Re(\lambda_l(A))$  ou  $\lambda_l$  est la partie réelle de la plus grande valeur propre de la matrice de communauté  $A$ . La robustesse est la fraction du nombre d'espèces qu'il faut enlever du modèle pour produire une extinction totale d'au moins 50% des espèces du système. Plusieurs simulations ont été réalisées préalablement à cette étude pour calculer les valeurs de la résilience (1000 matrices de communauté par réseau) et de la robustesse (10 000 simulations par réseau). Dès lors, ce sont les valeurs moyennes et les variances de ces simulations qui sont retenues dans cette étude. Les résiliences moyennes suivent une distribution bimodale tandis que les robustesses moyennes suivent une distribution multimodale.

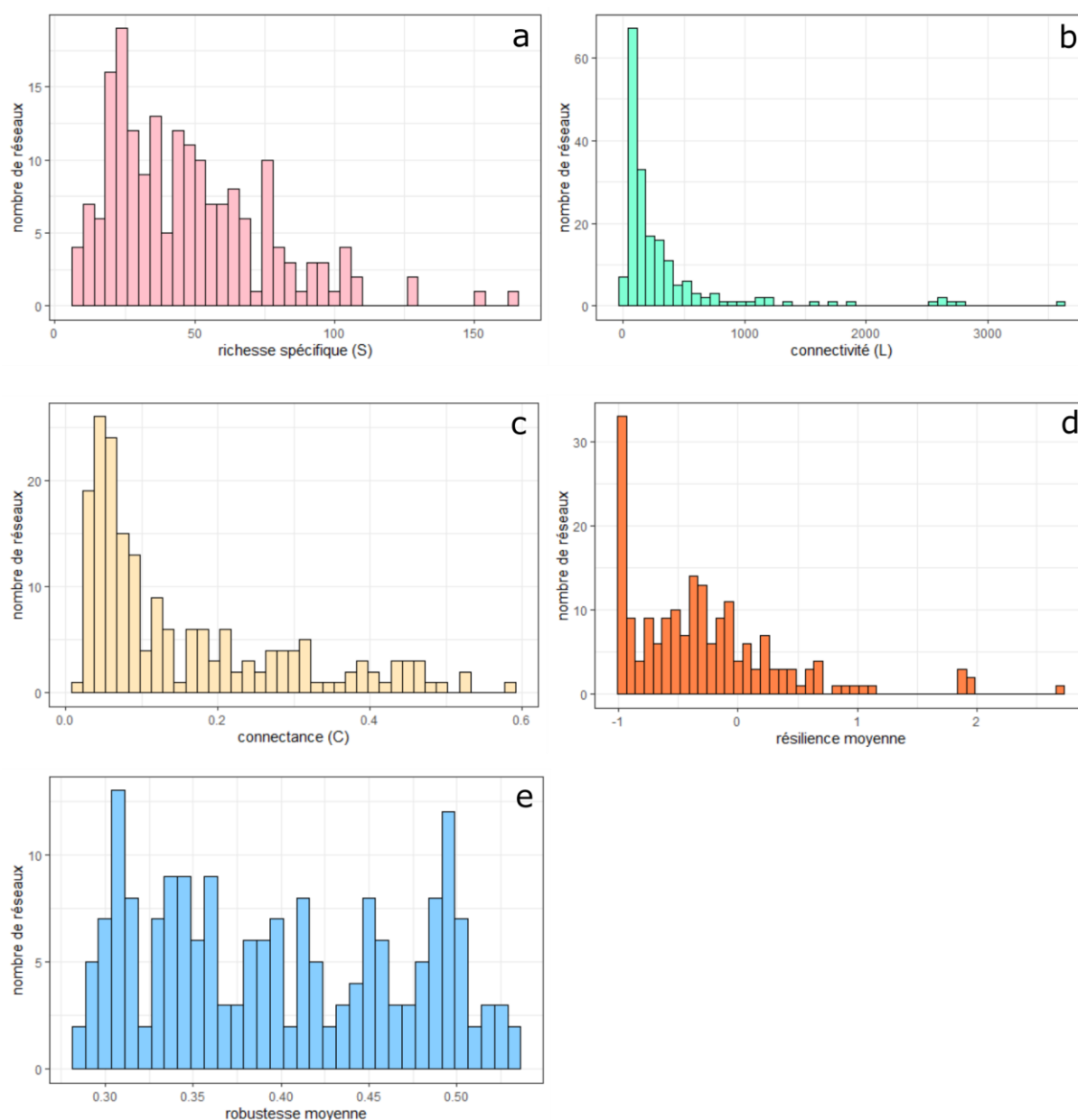


Figure 4 : Distribution des nombres de réseaux selon la richesse spécifique (a), la connectivité (b), la connectance (c), la résilience moyenne (d) et la robustesse moyenne (e)

Afin de déterminer les effets des variations méthodologiques, temporelles, spatiales et écologiques sur la complexité et la stabilité des réseaux trophiques, nous avons établi, sur base de la littérature (cf. Introduction), une liste de critères à inventorier pour chaque réseau (Tableau 2). Les valeurs qualitatives ou quantitatives de ces critères ont été recherchées, pour chaque réseau, dans l'article associé. Des catégories ont été préétablies pour agréger les valeurs des critères « précision des nœuds », « saison européenne » et « type de biome » (Tableau 3). La position de chacune des valeurs inventoriées a été surlignée puis associée à un mot clef (Tableau 2) dans le fichier pdf de l'article : ces annotations permettront de vérifier ultérieurement, si besoin est, les sources de données utilisées dans cette étude.

Tableau 2 : Description des critères utilisés lors de l'inventaire des articles scientifiques ainsi que les types et les unités utilisées pour la standardisation des valeurs obtenues

Critère	Type de valeur (unité)	Mot clef
<i>Variations méthodologiques</i>		
Nom du site d'étude dans laquelle le réseau est valable	Qualitative non catégorielle	<i>location</i>
Année du début de la récolte des données pour la construction du réseau	Quantitative (année)	<i>year.i</i>
Année de la fin de la récolte des données pour la construction du réseau	Quantitative (année)	<i>year.f</i>
Les données sont issues ou non d'une expérimentation	Qualitative binaire	<i>exp</i>
Précisions des nœuds pour la construction des réseaux	Qualitative catégorielle	<i>esp</i>
Effort d'échantillonnage des espèces basales (i.e. ayant des prédateurs mais pas de proie)	Quantitative (unités diverses)	<i>effort.veg</i>
Effort d'échantillonnage des espèces intermédiaires	Quantitative (unités diverses)	<i>effort.inv</i>
Effort d'échantillonnage des top-prédateurs (i.e. ayant des proies mais pas de prédateur)	Quantitative (unités diverses)	<i>effort.animal</i>
Effort d'échantillonnage pour toutes les espèces confondues - en cas d'absence de mention des catégories précédentes	Quantitative (unités diverses)	<i>effort.total</i>
Type de réseaux selon la précision des liens entre les nœuds	Qualitative catégorielle	<i>type</i>
Saison européenne durant laquelle les récoltes de données ont été effectuées. <i>Lorsque l'étude est faite dans l'hémisphère sud, la saison est transformée avec la saison européenne</i>	Qualitative catégorielle	<i>season</i>
Nombre d'année durant lesquelles les récoltes de données ont été réalisées	Quantitative (année)	<i>rep</i>
<i>Variations spatiales, temporelles et/ou écologiques</i>		
Coordonnée latitudinale du lieu de récolte de données	Quantitative (degré décimale)	<i>lat</i>
Coordonnée longitudinale du lieu de récolte de données	Quantitative (degré décimale)	<i>long</i>
Superficie dans laquelle le réseau est valable	Quantitative ( <i>ha</i> )	<i>surf</i>
Altitude du site (ou profondeur dans le cas des écosystèmes marins)	Quantitative ( <i>m</i> )	<i>elev</i>
Température moyenne annuelle du site	Quantitative (degré Celsius)	<i>temp</i>
Précipitation annuelle moyenne sur le site	Quantitative ( <i>mm</i> )	<i>precip</i>
Types de biome dans lequel les données ont été récoltées	Qualitative catégorielle	<i>biome</i>
Type d'habitat dans lequel les données ont été collectées	Qualitative	<i>habitat</i>
Nom des espèces ou genres des ligneux dominants l'écosystème	Qualitative	<i>veg</i>
Permanence ou intermittence (e.g. assèchement, marée) de l'écosystème aquatique	Qualitative binaire	<i>flow</i>
Existence d'activité anthropique pouvant potentiellement perturber l'écosystème	Qualitative binaire	<i>pert</i>

Tableau 3 : Catégorie préétablie pour regrouper les valeurs des critères lors de l'inventaire des articles scientifiques

Critère	Catégorie
Précisions des nœuds pour la construction des réseaux	Binaire (seule l'existence - ou non - d'interactions est mentionnée), fréquence (le nombre de fois que la relation est observée) et force d'interaction (les coefficients d'interaction sont calculées)
Saison européenne durant laquelle les récoltes de données ont été effectuées	Hiver, printemps, été, automne
Types de biome dans lequel les données ont été récoltées	Lac, zone humide, ruisseau/rivière/fleuve, estuaire, côte rocheuse, côte sableuse, biome océanique pélagique, récif de corail, zone benthique marine, forêt tropicale humide, forêt tropicale sèche, savane, forêt tempérée, prairie tempérée, forêt boréale, toundra, désert

### 2.1.2. Standardisation des données et utilisation des données spatiales

Les informations compilées lors de l'inventaire bibliographique ont été standardisées aux niveaux de précision communs à tous les articles. Par exemple, pour les critères relatifs aux efforts d'échantillonnage, les informations présentes dans les articles peuvent être : des temps d'échantillonnage (27 réseaux), des superficies d'ouverture du filet (79 réseaux), des nombres d'espèces échantillonnées (3 réseaux), des longueurs des transects échantillonnés (57 réseaux) ou, dans d'autres cas, absentes (22 réseaux). Les informations sont donc de nature très diversifiée et ne permettent pas une comparaison pertinente entre elles, ni avec les autres critères et métriques. Pour solutionner cela, les valeurs ont été uniformisées en utilisant un niveau de classification plus large comme la mention (ou non) de l'effort d'échantillonnage dans l'article. Les données quantitatives des efforts d'échantillonnage ont donc dû être converties en données qualitatives. Par ailleurs, les données sur la végétation, l'habitat et les biomes sont aussi très diversifiées. Elles ont donc été reclassées sur base de la classification de l'occupation du sol de la Nasa Earth Observation (NEO, Ward et *al.*, 2020). Les données sur la perturbation anthropique et la permanence en cas de sécheresse ou de marée ont été regroupées en modalité de présence (ou absence).

La plupart des données topographiques et climatologiques n'étant pas précisées dans les articles, des données spatiales sous forme d'image satellite au format raster ont été utilisées afin de compléter notre jeu de données. Le traitement des données spatiales à échelle mondiale issues du NEO (Ward et *al.*, 2020), du WorldClim (Fick et Hijmans, 2017) et du Ocean Productivity (Behrenfeld et Falkowski, 1997) ont permis de compléter les informations manquantes sur l'altitude, la bathymétrie, la température moyenne, la précipitation annuelle. En outre, d'autres nouveaux critères comme la productivité primaire nette et l'occupation du sol ont été obtenus à partir de ces données spatiales (Tableau 4).

L'extraction des critères cités dans le Tableau 4 a été effectuée à l'aide du logiciel *QGIS version 3.10.8*. Pour ce faire, les coordonnées de latitude et de longitude relevées dans les articles ont été

convertis en degrés décimaux. Notons que les coordonnées de 48 réseaux n'étaient pas mentionnées dans les articles associés et ont donc été recherchées dans *Google Earth Pro version 7.3.3.7699* sur base des noms des sites : 21 couples de coordonnées latitude/longitude ont été ajoutés pour obtenir, au total, 169 réseaux ayant des coordonnées (Figure 5). Après le chargement des données spatiales mondiales, les informations sur les sites étudiés ont été extraites à l'aide de l'extension *Point sampling tool version 0.5.3*.

*Tableau 4 : Descriptions, unités et précisions des données spatiales sous format raster GeoTIFF.*

<b>Critère</b>	<b>Description</b>	<b>Unité</b>	<b>Source</b>	<b>Date des images</b>	<b>Précision des données spatiales</b>
Altitude	Altitude du site par rapport au niveau de la mer	m	NEO	2000	2,5 minutes
Bathymétrie	Profondeur de la mer par rapport au niveau de la surface	m	NEO	2002	2,5 minutes
Occupation du sol	Type de végétation naturelle ou utilisation anthropique du paysage dans le site - année 2008	-	NEO	2008	0,1 degrés
Productivité primaire nette	Différence entre la quantité de carbone produite par les phytoplanctons et/ou les végétaux supérieurs, et celle consommée par la respiration	gC/m <sup>2</sup> /jour	NEO (réseaux terrestres)	février 2008 et aout 2008	0,1 degrés
			Ocean Productivity (réseaux marins)	février 2008 et aout 2008	0,17 degrés
Température moyenne	Moyenne des températures de l'air ambiant	°C	WorldClim	1970 à 2000	2,5 minutes
Précipitation annuelle	Moyenne des précipitations annuelles	mm	WorldClim	1970 à 2000	2,5 minutes

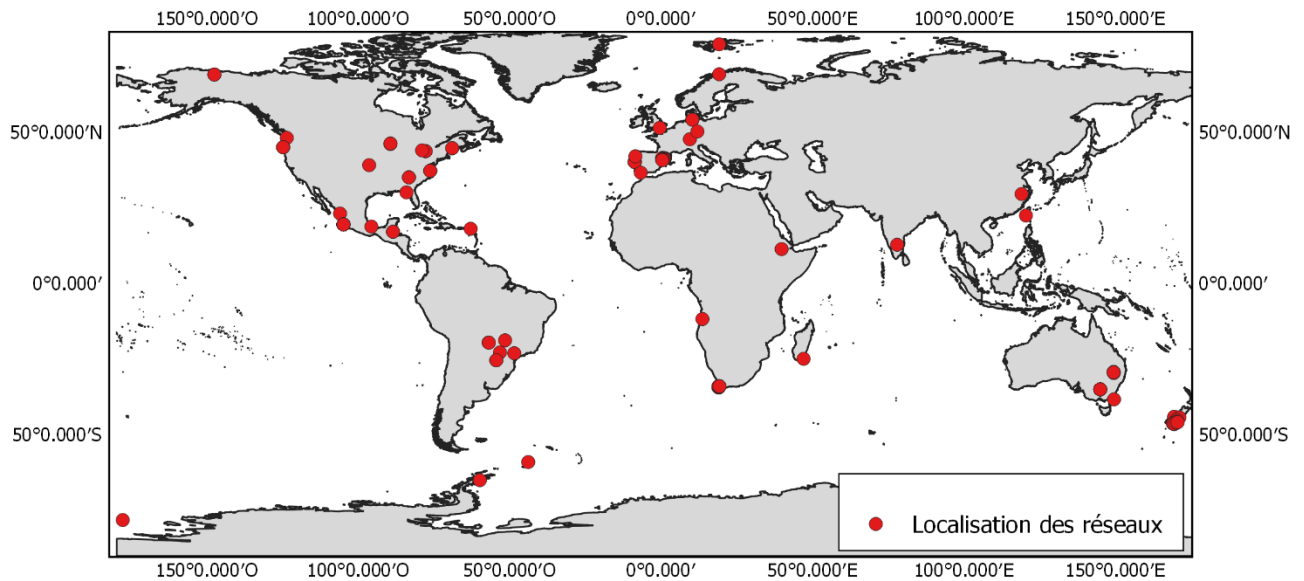


Figure 5 : Localisation des réseaux étudiés (système de projection WGS84).

## 2.2. Traitement statistique

Notre étude consiste, dans un premier temps, à comprendre les relations entre les métriques au sein d'une série de relevés de données puis, dans un second temps, à mettre cette variabilité et cette diversité en relation avec des variables méthodologiques et environnementales (cf. Introduction). Aussi, l'étude ne se limite pas à la compréhension isolée des interactions entre les espèces mais tient compte des dimensions empiriques comme l'influence des méthodes utilisées ou encore des variabilités spatio-temporelles. A cet effet, selon Prodon et Lebreton (1994), l'utilisation des méthodes statistiques multivariées est naturelle et souvent préalable aux statistiques inférentielles.

Le traitement statistique comporte deux parties essentielles précédées du prétraitement des données issues de la standardisation (cf. point 2.1.2) : la première partie consiste en l'analyse des liens entre les variables méthodologiques et les métriques ; la deuxième partie concerne ceux entre les variables environnementales et les métriques.

### 2.2.1. Prétraitement des données

Avant le traitement statistique, les valeurs des latitudes ont été converties en leurs valeurs absolues car l'effet de la latitude est le même que ce soit dans l'hémisphère nord ou dans l'hémisphère sud. Par exemple, la température diminue de l'équateur aux pôles. Pour les variables qualitatives catégorielles, elles ont été transformées en valeur binaire en créant de nouvelles modalités pour chaque critère sur base des modalités observées dans les articles (Tableau 5).



Tableau 5 : Les deux tableaux utilisés lors du traitement statistique ainsi que les critères et modalités inclus dans ces tableaux

Critère	Modalité	Mot-clé
<b>Tableau des variables méthodologiques (données qualitatives en codage flu)</b>		
Techniques de récolte des données ayant servi à construire le réseau	Analyse des contenus stomacaux	<i>gut.content</i>
	Analyse des isotopes de carbone ou d'azote	<i>isotope</i>
	Observation directe des interactions sur terrain	<i>direct.obs</i>
	Utilisation des techniques « molecular barcoding »	<i>mol.barc</i>
	Mise en place de dispositifs expérimentaux en laboratoire ou in-situ	<i>experiment</i>
	Informations tirées des articles scientifiques ou documents officiels	<i>biblio</i>
	Utilisation du logiciel ecopath en utilisant les paramètres préétablis	<i>ecopath</i>
	Non-renseigné	<i>method.nd</i>
Précisions des nœuds pour la construction des réseaux	Espèces	<i>species</i>
	Genre	<i>genus</i>
	Plusieurs espèces agrégées	<i>many_sp</i>
	Non-renseigné	<i>nd</i>
Mention de l'effort d'échantillonnage	Effort pour les espèces basales	<i>effort.veg</i>
	Effort pour les espèces intermédiaires	<i>effort.inv</i>
	Effort pour les top-prédateurs	<i>effort.animal</i>
	Effort pour toutes les espèces confondues - en cas d'absence de mention des catégories précédentes	<i>effort.total</i>
	Non-renseigné	<i>effort.nd</i>
Types de réseaux selon la précision des liens entre les nœuds	Binaire (absente ou présence d'une interaction)	<i>type.b</i>
	Fréquence d'interaction (nombre de fois que la relation est observée)	<i>type.n</i>
	Force d'interaction (estimation des coefficients d'interaction)	<i>type.i</i>
	Non-renseigné	<i>nd</i>
Saison européenne durant laquelle les récoltes de données ont été effectuées	Eté	<i>season.summer</i>
	Hiver	<i>season.winter</i>
	Printemps	<i>season.spring</i>
	Automne	<i>season.autumn</i>
	Non-renseigné	<i>nd</i>
Type d'écosystème	Écosystème aquatique	<i>aquatique</i>
	Écosystème terrestre	<i>terrestre</i>
Types d'occupation officielle du sol selon la classification définie dans NEO (Ward et al., 2020)	Forêt de conifère à feuille persistante	<i>lu.evergreenneedleafforest</i>
	Forêt de feuillus à feuille persistante	<i>lu.evergreenbroadleafforest</i>
	Forêt de feuillus à feuille caduque	<i>lu.deciduousbroadleafforest</i>
	Forêt composée	<i>lu.mixedforest</i>
	Fruticée	<i>lu.openshrublands</i>
	Savane arborée	<i>lu.woodysavannas</i>
	Savane	<i>lu.savannas</i>
	Prairie	<i>lu.grasslands</i>
	Zone humide permanente	<i>lu.permanentwetlands</i>

Critère	Modalité	Mot-clé
	Zone de culture	<i>lu.croplands</i>
	Mosaïque de culture et de végétation naturelle	<i>lu.croplandsnaturalvegetation</i>
	Neige et glace permanente	<i>lu.snowice</i>
	Non-renseigné	<i>lu.nd</i>
Permanence ou intermittence de l'écosystème aquatique	Permanent	<i>permanent.y</i>
	Non-permanent	<i>permanent.n</i>
	Non-renseigné	<i>nd</i>
Existence d'activité anthropique pouvant potentiellement perturber l'écosystème	Perturbé	<i>pert.y</i>
	Non-perturbé	<i>pert.n</i>
	Non-renseigné	<i>nd</i>
<b>Tableau des variables environnementales (données quantitatives)</b>		
Coordonné latitudinal du lieu de récolte de données		<i>y</i>
Productivité primaire nette en été européen		<i>npp.summer</i>
Productivité primaire nette en hiver européen		<i>npp.winter</i>
Altitude ou profondeur par rapport au niveau de la surface de la mer		<i>elev</i>
Température moyenne annuelle du site		<i>temp</i>
Précipitation annuelle moyenne sur le site		<i>precip</i>
Nombre d'année durant lequel les récoltes de données ont été répétées		<i>rep</i>

### 2.2.2. Analyses multivariées

Le tableau des métriques a été analysé à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP). En effet, ce type d'analyse permet de réaliser des analyses essentiellement descriptives en mettant en évidence les ressemblances (ou différences) entre les lignes du tableau (réseaux) et les liaisons entre les colonnes (métriques), sans hypothèse a priori, donc sans tests statistiques (Jacquet et Prodon, 2014). L'ACP n'étant pas robuste aux données manquantes, 5 et 4 valeurs ont été remplacées par les moyennes de toutes les valeurs pour les variables *npp.summer* et *npp.winter*, respectivement.

Afin de mettre en évidence les liens entre métriques et variables méthodologiques, une Analyse Factorielle de Correspondances (AFC) en codage flou a été utilisée sur ces dernières. Selon Jacquet et Prodon (2014), l'AFC est plus robuste à l'imprécision des données que l'ACP et est donc plus adéquate pour la nature qualitative (présence/absence) des données méthodologiques (due, en partie, à l'uniformisation des données à des niveaux de classification plus large, cf. point 2.1.2). Comme les données méthodologiques sont structurées sous forme de critères avec plusieurs modalités, l'utilisation du codage flou (ou *fuzzy coding*) est plus pertinente, les modalités d'un même critère n'étant pas indépendantes. Une analyse de coinertie a ensuite été utilisée pour lier l'ACP sur les métriques et l'AFC sur les variables méthodologiques afin de faire ressortir la co-structure entre les deux tableaux. Cette analyse consiste à chercher une ordination commune des deux tableaux qui soit de corrélation maximale avec les ordinations de chacun des deux tableaux

séparés : les axes de coinertie maximisent la covariance entre les coordonnées des projections des lignes de chacun des tableaux (Dolédec et Chessel, 1994; Jacquet et Prodon, 2014).

Enfin, pour expliquer les interactions entre les métriques et les variations environnementales, une Analyse en Composantes Principales avec Variables Instrumentales (ACPVI), ou analyse de redondance, a été utilisée. L'ACPVI cherche à déterminer le pouvoir prédictif d'un tableau (mesures environnementales) sur l'autre (métrique), le tout en permettant de tester la relation entre les deux tableaux. L'ACPVI peut être vue comme une ACP des prédictions du tableau des métriques obtenues par régressions multiples sur les variables du tableau des variables environnementales (Jacquet et Prodon, 2014). Cette ACPVI a été réalisée après sélection des variables sur base des corrélations de Pearson entre les variables instrumentales.

Toutes ces analyses ont été réalisées en utilisant l'extension *ade4* dans *RStudio* 1.2.1578.

### 3. Résultats

#### 3.1. Précision des données dans les articles

##### 3.1.1. Variables méthodologiques

La quasi-totalité des réseaux étudiés renseignent au moins une modalité pour la technique de récolte de données sauf 2 réseaux. L'observation directe (83 réseaux) puis l'analyse du contenu stomacal (81 réseaux) restent les techniques les plus utilisées dans les réseaux. L'analyse d'isotopes (43) et la « molecular barcoding » (36) sont moyennement utilisées. Enfin, les expériences *in-situ* sont les moins utilisées (3 réseaux) (Figure 6).

L'effort d'échantillonnage est, lui, précisé pour 168 réseaux : 80 réseaux précisent l'effort réalisé sur les espèces basales, 93 sur les espèces intermédiaires et 56 sur les top-prédateurs. Enfin, 59 réseaux précisent exclusivement l'effort d'échantillonnage total. En outre, les réseaux construits sont agrégés dans 88,8% des cas et sont, pour la majorité, des réseaux de type binaire (78,7% contre 16,5% basé sur les forces d'interaction et 0,3% sur les fréquences).

Les informations indiquant la permanence des écosystèmes sont généralement stipulées pour les systèmes aquatiques et peuvent être de deux types : qualitatif (i.e. permanent vs intermittent ; mentionné pour 29,3% des réseaux) ou quantitatifs, comme la variation d'hauteur d'eau des marées (5,8%) ou la durée d'assèchement des étangs non permanents (1,6%). Dans 63,3% des cas, l'information sur la permanence n'est pas indiquée (Figure 7a).

Pour le critère « perturbation », 77,6 % des réseaux précisent l'existence (ou non) de la perturbation anthropique : 42 % sur l'origine de la perturbation comme la pêche, l'urbanisation, le tourisme, la déforestation ou le pâturage; 20,7% sur l'état de la dégradation de l'écosystème tel que l'eutrophisation ou la diminution de la superficie forestière ; 13,3% sur l'absence de perturbation. Enfin, dans de rares cas (1,6%), les auteurs stipulent que l'écosystème est une aire protégée (Figure 7b).

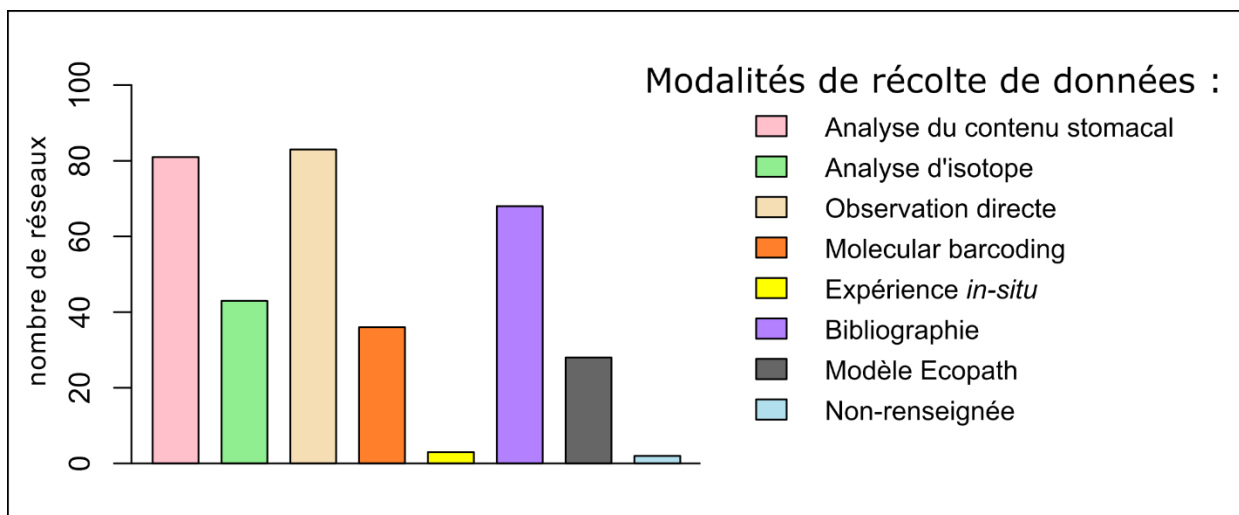


Figure 6 : Fréquences absolues (N=188) de chaque modalité pour les techniques de récolte de données

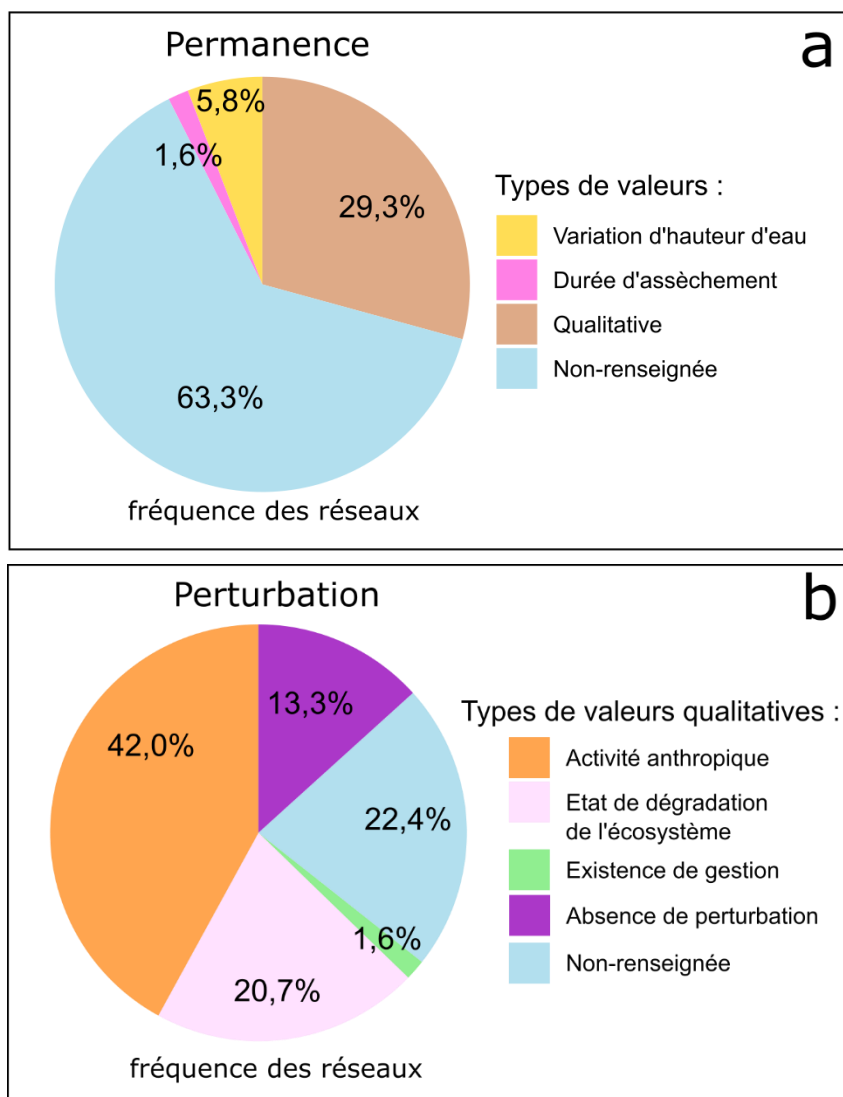


Figure 7 : Fréquences relatives (N=188) des types de valeurs de la permanence (a) et de la perturbation (b) des réseaux obtenus dans les articles scientifiques

### 3.1.2. Variables environnementales

Pour les données d'altitude/bathymétrie, température et précipitation, au moins 2/3 des valeurs sont obtenues à l'aide des données spatiales au format raster. Parmi ces trois critères, les précipitations sont les moins mentionnées dans les articles scientifiques ( $n = 24$ ,  $N = 169$ ) (Figure 8). Lorsque les informations sont quand même indiquées, leurs natures ne sont pas uniformes. Pour la température, les informations sont fournies sous forme soit d'extrema (minimum ou maximum - 14,9% des réseaux), soit de moyenne annuelle (5,9%) et plus rarement sous forme de mesures ponctuelles lors d'une collecte des données (1,1%) (Figure 9a). Pour la précipitation, elle est représentée par les extrema annuel (6,4%) ou par la moyenne annuelle (20,2%) (Figure 9b).

Les informations sur l'étendue spatiale de validité des réseaux manquent pour la moitié des réseaux. Ainsi, ce critère n'a pas été utilisé pour la suite des analyses, notamment dans les analyses multivariées. Lorsque les informations sont quand même présentées, la nature de ces informations est très dispersée : 33,5% des réseaux donnent l'étendue sous forme de superficie ; 18,6% sous forme de données qualitatives et 1,6% sous forme de longueur (Figure 9c).

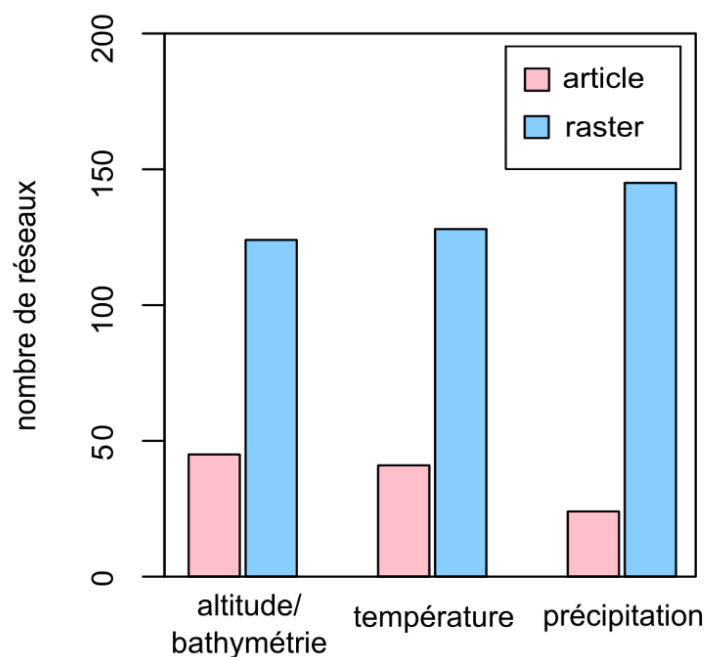


Figure 8 : Fréquences absolues des réseaux étudiées ( $N = 169$ ) selon que les valeurs d'altitude/bathymétrie, de température et de précipitation soient obtenues soit via les articles soit via les données spatiales (raster)

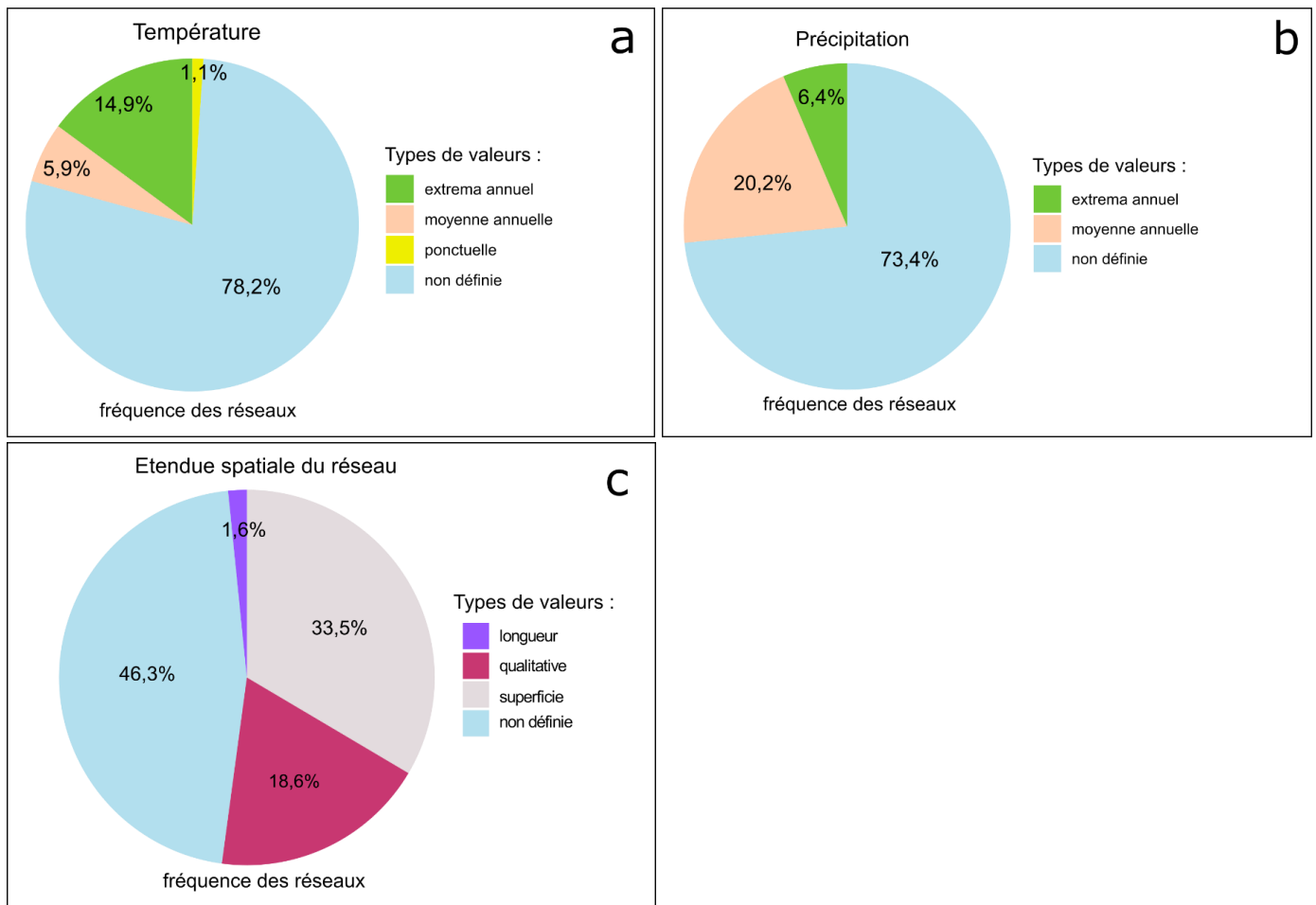


Figure 9 : Fréquences relatives ( $N = 188$ ) des types de valeurs de température (a), de précipitation (b) et d'étendue spatiale (c) des réseaux obtenues dans les articles scientifiques

### 3.2. Analyse des métriques : ACP

Les deux premières composantes de l'ACP sur les métriques expliquent respectivement 52% et 24% de la variation totale observée entre les différents réseaux (Figure 10). Dans cette analyse, la richesse spécifique  $S$  augmente suivant le sens de l'axe vertical, tout comme le nombre de lien  $L$ . Cette dernière variable est cependant également liée à la composante horizontale : la combinaison de  $L$  et de la connectance  $C$  suivent le sens négatif de cet axe.

La distribution des métriques de stabilité avoisine la composante horizontale : la résilience augmente avec cette dernière tandis que la robustesse diminue. Par ailleurs, la variance de la résilience est corrélée à la robustesse moyenne tandis que la variance de la robustesse est corrélée à la résilience moyenne. Enfin, il existe une dépendance négative entre  $L$  et la résilience moyenne.

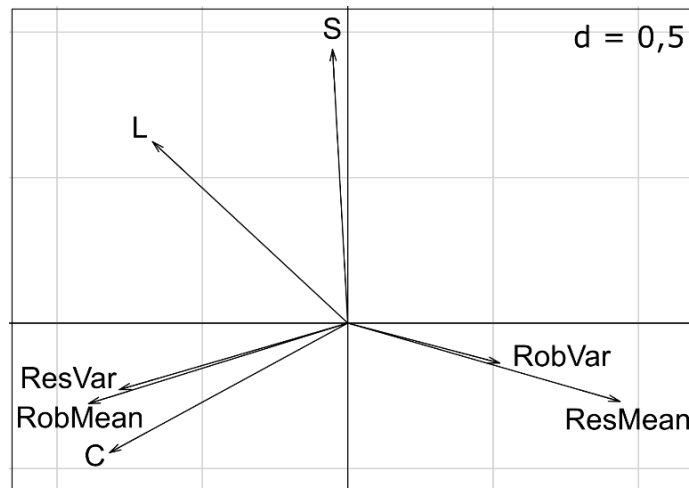


Figure 10 : Analyse en Composantes Principales des métriques pour les 169 réseaux. *S* : richesse spécifique, *L* : connectivité, *C* : connectance, *ResMean* : moyenne de la résilience, *ResVar* : variance de la résilience, *RobMean* : moyenne de la robustesse et *RobVar* : variance de la robustesse.

### 3.3. Analyse des interactions entre les métriques et les variables méthodologiques : analyse de coinertie

Pour l'analyse de coinertie entre le tableau des métriques et le tableau des variables méthodologiques, les deux premières composantes principales représentent 70% de la variation des métriques et 31% de celle des variables méthodologiques (Figure 11). Pour les métriques, les résultats changent peu par rapport à l'ACP seule : l'axe vertical est liés aux variables de complexité tandis que l'axe horizontal supporte toujours les métriques de stabilité mais le cadran inférieur droit est dominé par la résilience (Figure 11a).

Concernant les techniques utilisées pour récolter les données, la distribution des variables est verticale (Figure 11b). Les techniques plus contrôlées - comme l'expérimentation, ou l'utilisation d'isotopes - se placent dans les quadrants supérieurs. Les techniques utilisant des approches d'extrapolation – telles que celles basées sur la bibliographie, l'estimation des paramètres à l'aide du logiciel *Ecopath* (Angelini and Vaz-Velho, 2010; Torres et al., 2013), voire les techniques non précisées dans l'article - se placent dans le cadran inférieur.

Concernant les caractéristiques des écosystèmes dans lesquelles l'étude des réseaux se déroule, la dichotomie entre l'écosystème aquatique et terrestre suit la composante horizontale. Les écosystèmes aquatiques se placent dans les valeurs négatives tandis que les écosystèmes terrestres occupent les valeurs positives de cet axe (Figure 11c).

Pour les écosystèmes aquatiques, ceux qui sont permanents suivent l'axe vertical alors que ceux qui sont sujets à des assèchements ou à des marrées suivent la direction opposée (Figure 11d).

La distribution des différents types d'occupation du sol suit aussi l'axe vertical. Le gradient depuis les valeurs négatives vers les valeurs positives suivant cet axe vertical est : les forêts denses de



conifères, les savanes, les zones humides, les zones polaires, les prairies et finalement les forêts de feuillus à feuilles persistantes (Figure 11e).

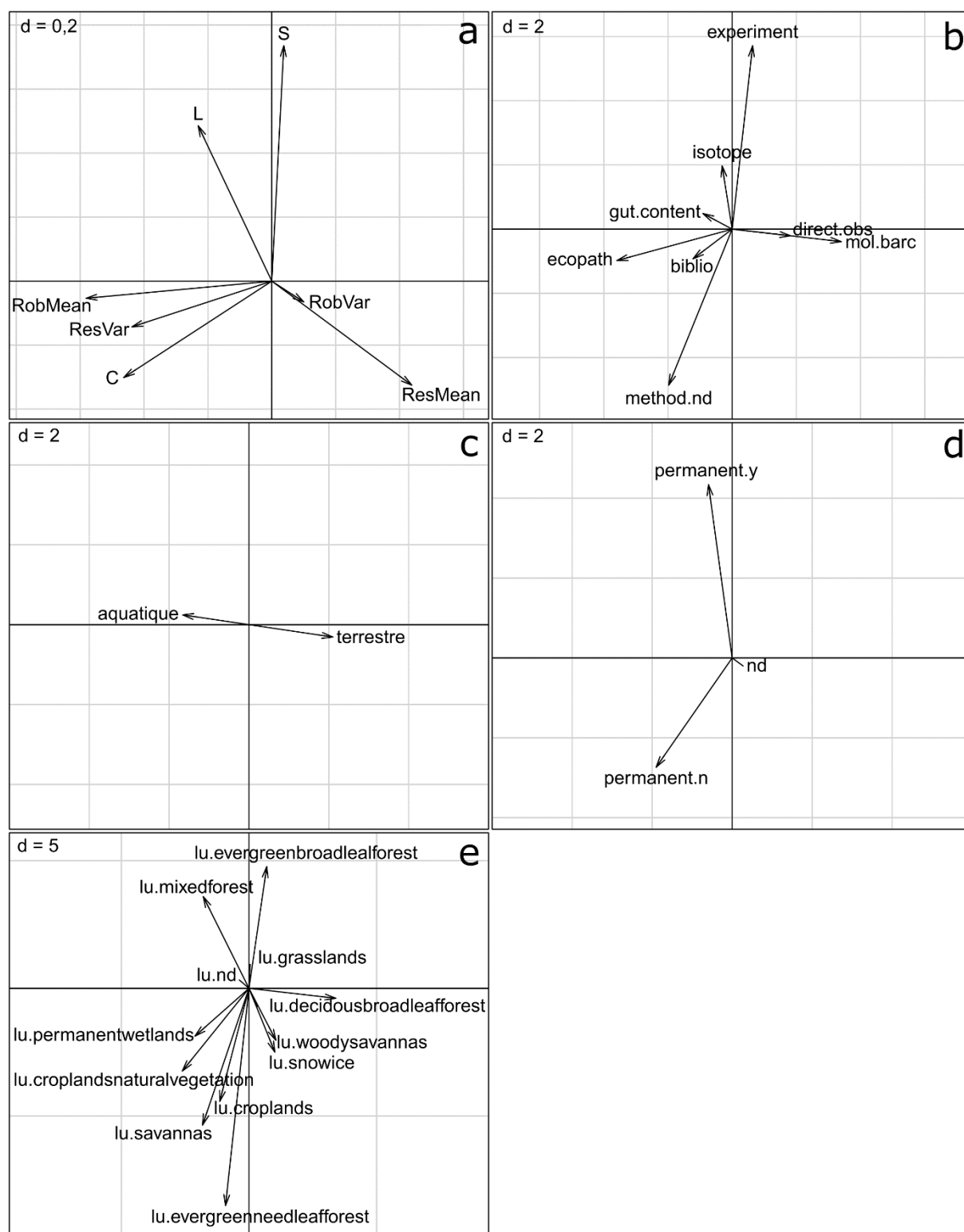


Figure 11 : L'analyse de coinertie entre les métriques (a) et les méthodes : technique de récolte de données (b), type d'écosystème (c), permanence des écosystèmes aquatiques face à l'assèchement ou à la marée (d), utilisation officielle du sol (e). Les notations « nd » signifie « non définie ». Les mots-clés sont détaillés au tableau 5.

### 3.4. Analyse des interactions entre les métriques et l'environnement

#### 3.4.1. Matrice de corrélation-environnement

La matrice de corrélation des variables environnementales montre qu'une corrélation positive forte existe entre la production primaire nette en été et celle en hiver (Figure 12). Par contre, la température moyenne annuelle diminue au fur et à mesure que la latitude s'approche des pôles. Ces fortes corrélations sont naturelles mais peuvent impacter la puissance des analyses ultérieures. Dans ces couples de variables corrélées, il devrait être possible de prédire les valeurs de l'une en ne connaissant que les valeurs de l'autre. De ce fait, il est plus judicieux de ne choisir qu'une variable par couple pour les prochaines analyses pour augmenter leurs puissances.

La latitude est gardée par rapport à la température car les gradients de latitude englobent la température mais aussi d'autres paramètres environnementaux comme, par exemple, l'intensité ou le temps d'irradiation. Par ailleurs, la production primaire nette en hiver a été choisie arbitrairement.

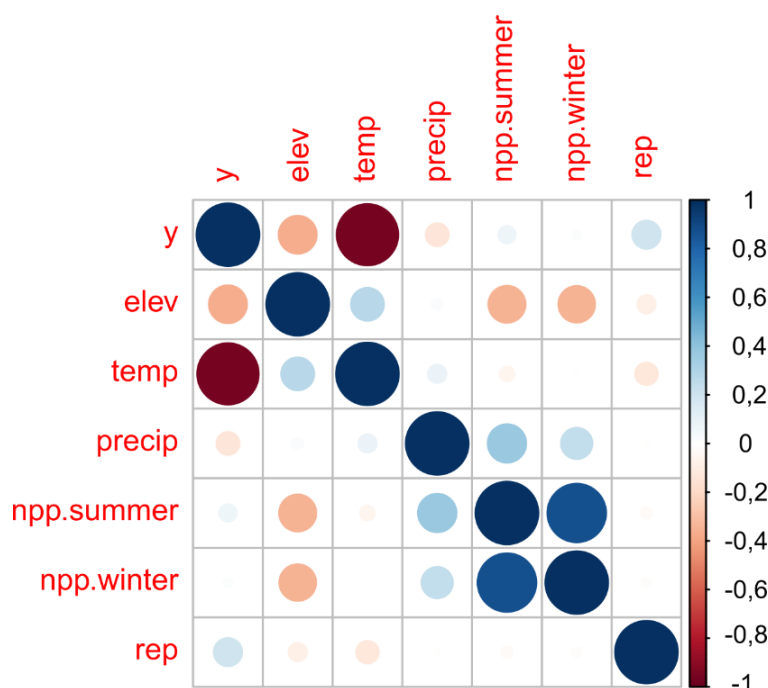


Figure 12 : Matrice de corrélation (coefficient de Pearson) des variables environnementales. L'échelle à droite représente le coefficient de détermination dont les valeurs peuvent être positives ou négatives. Les mots-clés sont détaillés au tableau 5

#### 3.4.2. Analyse en Composante Principale avec Variables Instrumentales

Sur l'analyse des redondances entre les métriques et les variables environnementales, les deux composantes expliquent en tout 73% de la variation des métriques (Figure 13a) et 54% de la variation des critères environnementaux (Figure 13b). Pour les métriques, *S* et *L* évoluent dans le

cadran supérieur gauche et la résilience – qui est négativement corrélée à la robustesse – est plus forte lorsque l’axe des abscisses augmente (Figure 13a).

La distribution des variables environnementales suit l’axe horizontal (Figure 13b). L’altitude augmente avec l’axe horizontal alors que la latitude diminue. La précipitation domine le cadran supérieur gauche. La productivité primaire nette et le nombre d’années sur lesquelles s’étendent les études ne contribuent pas fortement à l’analyse.

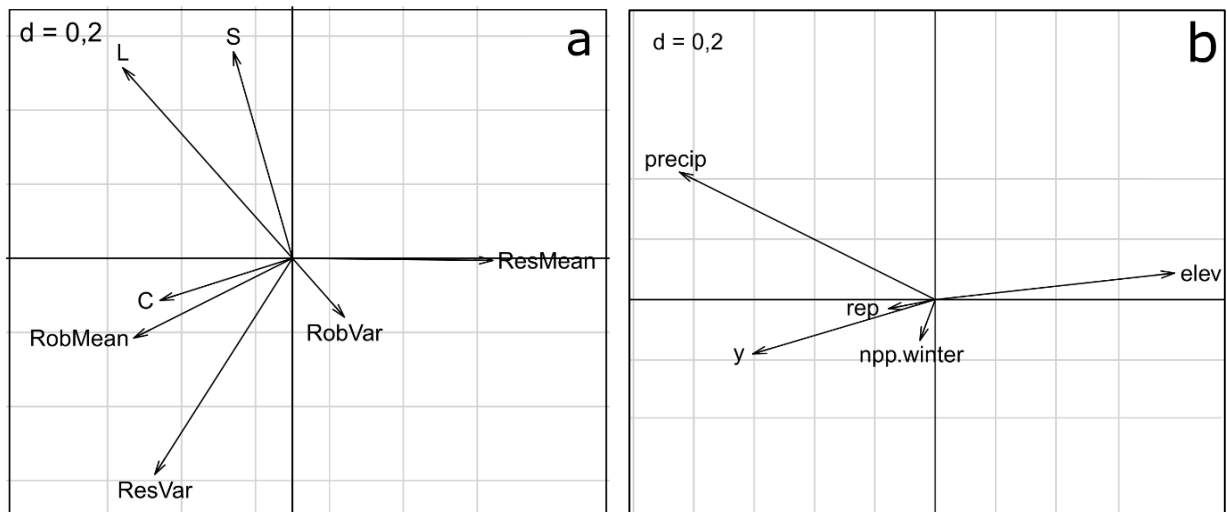


Figure 13 : L'Analyse en Composantes Principales avec variables instrumentales. Les variables expliquées (métriques) sont représentées en **a** et les variables instrumentales (environnementales) sont en **b**

## 4. Discussions

Depuis plus de 50 ans, la richesse spécifique ( $S$ ) est considérée comme une des métriques clefs pour caractériser les écosystèmes et leur complexité (Paine, 1966; May, 1973; Landi et *al.*, 2018). Or, cette métrique est influencée par de nombreuses variables, notamment méthodologiques telles que la méthode d'échantillonnage ou encore le biome (utilisation du sol) dans lequel le réseau se situe (axe vertical de l'analyse de coinertie).

Ainsi, la richesse spécifique augmente graduellement avec la précision de la méthode d'échantillonnage considérée :  $S$  a tendance à être plus élevée lors de l'utilisation des méthodes d'expérimentation *in-situ* ou isotopiques. En effet, la plupart des facteurs de variation sont connus et maîtrisés pendant l'expérimentation (Ceneviva-Bastos et *al.*, 2017; Zander et *al.*, 2017). Il est donc plus évident d'identifier les espèces car les artéfacts sont volontairement omis pour réduire les biais. Toutefois, les expérimentations sont souvent contraintes par les limites de faisabilité (Faithfull et *al.*, 2011; Marino et *al.*, 2017). Aussi, l'échelle de l'expérimentation se fait généralement au maximum au niveau mésocosme :  $S$  est donc élevée mais l'échelle spatiale couverte par l'étude est faible ; les extrapolations des données au-delà de l'échelle étudiée peuvent engendrer des biais (Amundrud et Srivastava, 2016; Zander et *al.*, 2017; Nakano et *al.*, 2020). *A contrario*,  $S$  diminue lorsque les données ont été récoltées à partir d'autres travaux ou que les auteurs ne précisent pas les méthodes utilisées. En effet, dans notre étude, les sources de données bibliographiques sont souvent des rapports de pêches artisanales ou industrielles pour les écosystèmes aquatiques. De ce fait, les individus pêchés sont sélectionnés selon la taille des mailles habituellement utilisées (Dunlop et *al.*, 2019), d'où une sous-estimation de la diversité (Laurans et *al.*, 2004; Kantoussan et *al.*, 2018). Pour le cas de la méthode « non renseignée », il est possible que les techniques utilisées ne soient assez rigoureuses pour permettre l'obtention d'une richesse spécifique suffisante. La richesse spécifique est indépendante de l'utilisation de la méthode d'observation directe et du « molecular barcoding ». Par conséquent, il est possible que ces méthodes soient les plus impartiales car elles n'influencent pas les résultats :  $S$  a autant de chance d'être élevée que d'être faible lorsque ces méthodes sont utilisées (García-Robledo et *al.*, 2013; González-Varo et *al.*, 2014).

Par ailleurs, les variabilités de  $S$  peuvent aussi être expliquées par les spécificités du milieu d'étude. Notre étude a en effet montré que  $S$  est la plus grande dans les forêts de feuillus à feuilles persistantes qui sont typiques des forêts tropicales humides. Ce résultat est cohérent avec le fait que la forêt tropicale est naturellement connue pour sa grande biodiversité (Lomolino et *al.*, 2010; Gillman et *al.*, 2015; Eiserhardt et *al.*, 2017). La tendance inverse est observée pour les forêts boréales, ce qui confirme le fait que  $S$  est généralement faible pour les forêts de conifères (Wu et *al.*, 2015). La productivité des biomes terrestres semble, dès lors, être un facteur essentiel permettant d'expliquer les variations de la richesse spécifique : la richesse spécifique augmente avec la productivité (Gillman et *al.*, 2015; Lavrentyev et *al.*, 2004; Vermaat et *al.*, 2009).

Toutefois, la productivité primaire nette mesurée en hiver (*npp.winter*) ne contribue que faiblement à notre analyse. Ceci peut être dû au fait que la productivité des écosystèmes marins est la plus élevée par rapport à celle dans les écosystèmes terrestres alors que  $S$  est quasiment la même (les moyennes de  $S$  sont 47,70 pour les réseaux aquatiques *versus* 48,8 pour les réseaux terrestres) : la « productivité primaire nette moyenne mesurée en hiver » est 170,80 gC/m<sup>2</sup>/jour dans les écosystèmes aquatiques contre 2,16 gC/m<sup>2</sup>/jour dans les écosystèmes terrestres (May, 1994; Benton, 2001; Vermeij et Grosberg, 2010). Bien que les ancêtres des espèces terrestres soient les descendants des anciennes espèces marines, les extinctions ont beaucoup plus touchés ces espèces marines (Vega et Wiens, 2012). De ce fait, la spéciation n'a pas eu assez de temps de s'installer en comparaison aux écosystèmes terrestres (Stephens et Wiens, 2003; Wiens, 2011). Aussi, cette tendance contradictoire de productivité entre les réseaux aquatiques et ceux terrestres a pu biaiser nos analyses.

En outre, cette étude a montré que  $S$  est indépendante de l'altitude (Paine, 1966). Ce résultat est en contradiction avec la tendance générale décrite dans la littérature (Rahbek, 1995, 2004; Clauson-Kaas et *al.*, 2017). Pour les réseaux marins, Clauson-Kaas et *al.* (2017) montre que la richesse spécifique est maximale aux environs de 10m de profondeur et qu'elle diminue au fur et à mesure de la descente en profondeur. La richesse des réseaux terrestres augmente, elle, jusqu'à environ de 1 000 m d'altitude (Rahbek, 1995), ce qui correspond à l'altitude maximale de tous les réseaux étudiés ici, sauf deux. Cette tendance à l'augmentation de  $S$  est, dans la littérature, expliquée par des facteurs historiques, géographiques et, surtout, le climat (González-Megías et *al.*, 2008; Rahbek, 2004). Ce climat est pris en compte, dans nos analyses, par les données de latitude et de précipitations : seules ces dernières sont liées à  $S$ . L'intensité des précipitations apparaît donc un critère important pour l'étude de la complexité des réseaux trophiques alors qu'elle n'est quasiment jamais décrite dans les articles (26,6% des réseaux renseignent sur la précipitation).

Dans le cas des réseaux aquatiques, pour lesquels l'effet des précipitations est probablement moindre, il a été montré que  $S$  est plus élevée dans les écosystèmes permanents et plus faible dans ceux qui sont intermittents. En effet, dans les écosystèmes permanents, les espèces peuvent adopter la stratégie de reproduction  $K$  basée sur une durée de vie longue et une reproduction rare et tardive. Pour les écosystèmes aquatiques, la stratégie  $K$  est caractérisée par la dominance de l'utilisation des branchies, l'absence de la diapause (arrêt temporaire du développement au niveau des œufs ou des larves) et une reproduction univoltin (une seule génération par an) (Townsend et *al.*, 1997; Bonada et *al.*, 2007; Bogan et *al.*, 2015). Par contre, les espèces dans les écosystèmes perturbées par la sécheresse et la marée sont limitées à la stratégie  $r$  : dominance des espèces à masse corporelle faible, développement des capacités de dispersion et multivoltisme (Schriever et Lytle, 2016). Aussi, il n'existe que peu d'espèces qui ont la capacité d'adaptation adéquate dans ce milieu perturbé et qui peuvent occuper en permanence le milieu (Cañedo-Argüelles et *al.*, 2015). Les

échanges des espèces avec les milieux environnants sont beaucoup plus fréquentes : le turnover est plus rapide (Chase, 2003; Logez et *al.*, 2013). Cela peut induire en erreur dans les mesures de la richesse spécifique dans ces milieux intermittents car les limites de faisabilité des échantillonnages ne permettent pas toujours de connaître toutes les interactions et le turn-over des espèces (Church, 2008; Schriever et Lytle, 2016), d'où de faibles valeurs – voire une sous-estimation potentielle – de la richesse spécifique.

La richesse spécifique est influencée par de nombreuses variables mais influence également d'autres métriques telles que le nombre de liens  $L$  (axe vertical de l'ACP sur les métriques). Ce résultat est naturel car  $S$  et  $L$  sont des grandeurs absolues permettant de quantifier la taille et le nombre de lien du réseau, respectivement. Autrement dit, un réseau à grande taille possède plus de liens comparé à un réseau de petite taille (Dunne et *al.*, 2002a). Par ailleurs, depuis plus de 40 ans, la relation entre  $S$  et  $L$  a toujours été étudiée pour décrire les réseaux (Cohen et Briand, 1984; Martinez, 1992). Cette relation est généralement décrite par  $L = a \cdot S^b$  dont  $a$  et  $b$  sont des constantes. Dans un premier temps, la relation a été supposée linéaire, ce qui correspond à un  $b$  égale à 1 (« link-species scaling law », Cohen et Briand, 1984). Plus tard, la théorie « constant connectance hypothesis » stipule que la connectance ( $C=L/S^2$ ) est inchangée lorsque  $S$  varie, ce qui signifie que le coefficient  $b$  est égal à 2 (Martinez, 1992). Dans ce cas, une relation non linéaire devrait exister entre  $C$  et  $S$  : nos résultats tendent à appuyer cette hypothèse puisque notre analyse montre que la connectance est linéairement indépendante de la richesse spécifique ( $S$  est orthogonal à  $C$ ).

En outre, notre analyse ne se limite pas qu'aux métriques de complexité : ces dernières expliquent 24% des différences entre réseaux (axe vertical de l'ACP) tandis les métriques de stabilité expliquent plus du double de cette variabilité (52%, axe horizontal de l'ACP). Aussi, les métriques de complexités sont liées entre elles mais impactent également la stabilité des écosystèmes : tandis que la robustesse augmente avec la connectance, la résilience diminue. Ceci peut s'expliquer par le fait que, plus un réseau est connecté, plus la rapidité à laquelle les perturbations se déplacent dans le réseau est grande. Ainsi, le temps nécessaire au retour à l'équilibre est de plus en plus élevé, d'où une résilience faible (Thebault et Fontaine, 2010). May (1973), Dunne et *al.* (2002b), Dunne et Williams (2009) ont également démontré cette tendance, en précisant que l'augmentation de la connectance permet l'augmentation de la robustesse et ce, indépendamment de la richesse spécifique. Cette indépendance de la richesse spécifique est également mise en évidence dans nos analyses ( $S$  orthogonale à  $C$  et à la robustesse).

Au-delà des antagonismes entre la robustesse et la résilience moyenne, leurs variances sont également liées. Par exemple, il existe une relation négative entre la moyenne de la robustesse et sa variance. De ce fait, la variance diminue avec la robustesse et donc augmente avec la résilience. Cette relation est liée au chemin suivi par les simulations permettant de calculer la robustesse. Dans un réseau moyennement connecté, puisque les espèces sont retirées au hasard, il y a autant

de chance de choisir une espèce fortement connectée (donc engendrant plusieurs extinctions secondaires) que de choisir une espèce ayant un faible nombre de liens (donnant un nombre d'extinctions secondaires plus faibles). Avec plusieurs simulations, il y a une tendance à l'homogénéité mais les valeurs restent très dispersées. Au contraire, pour les réseaux à très grande robustesse, la plupart des espèces sont fortement connectées, d'où une homogénéité des valeurs plus forte et une variance faible.

Outre ces relations intrinsèques entre les métriques, notre analyse révèle aussi que certaines variables ne sont pas pertinentes. Ces variables sont : la mention de l'effort d'échantillonnage, la précision des nœuds pour la construction des réseaux, les types de réseaux selon la précision des liens entre les nœuds et les saisons européennes durant laquelle les récoltes de données ont été effectuées. Pour les types de réseaux, par exemple, l'absence d'effets est due au fait que quasiment tous les réseaux ont la même modalité : 78% des réseaux sont binaires. Dans ce cas, les forces d'interactions (qui sont impliquées dans le calcul de la résilience) sont, comme dans notre étude, générées de manière aléatoire et ne représentent donc pas complètement le système réel (Kuiper et *al.*, 2015; Noto et Gouhier, 2020) : la résilience est moins précise lorsqu'elle est calculée seulement à partir des données binaires d'interactions (Noto et Gouhier, 2020). Des améliorations doivent donc être apportées dans les futures études de manière à pouvoir calculer les forces d'interactions et estimer la résilience plus précisément. En outre, l'absence d'effet de l'effort d'échantillonnage peut être attribuée à la standardisation des données : l'effort d'échantillonnage a probablement un effet (Martinez, 1991; Rivera-Hutinel et *al.*, 2012; Fründ et *al.*, 2016) mais l'homogénéisation des données (passage en « mention 1 0 ») masque probablement cet effet.

Bien que peu de variables méthodologiques semblent impacter la stabilité, l'étude montre aussi que ces métriques sont impactées par les caractéristiques environnementales du réseau.

D'abord, l'étude a montré que la robustesse augmente avec la latitude. Les auteurs qui ont pu établir une relation directe entre la robustesse et la latitude sont encore rares. Par contre, Saporiti et *al.* (2015) montre que la « food chain length » (*FCL*) – qui est défini comme étant le niveau maximum de prédation au sein de la chaîne trophique (Ward et McCann, 2017) – diminue lorsqu'on s'écarte de l'équateur. Parallèlement, la *FCL* est beaucoup plus faible dans les écosystèmes résistants aux perturbations donc lorsque la robustesse est élevée (Jenkins et *al.*, 1992). Toutefois, O'Gorman et *al.* (2012) explique qu'en appliquant plusieurs perturbations simultanées sur les écosystèmes, le réseau a tendance à augmenter sa connectance et sa *FCL*.

Ensuite, notre étude a aussi montré que la résilience est plus élevée – donc la robustesse est plus faible – lorsque l'altitude augmente. Cela peut être expliquée par le fait que la température est moins élevée dans les hauteurs, ce qui rend les chaînes trophiques plus fragiles (Vasseur et McCann, 2005). En effet, la diminution de la température diminue la capacité de contrôle « top-down » au sein du réseau trophique (Shurin et *al.*, 2012). De ce fait, la robustesse est plus faible au fur et à mesure de l'augmentation de l'altitude.

Enfin, l'analyse a montré que les biomes aquatiques diffèrent des biomes terrestres par une robustesse beaucoup plus élevée et, donc, une résilience faible. Ce résultat concorde avec ceux de Cohen (1994), Solé et Montoya (2001), Dunne et *al.* (2002b, 2004) et Albouy et *al.*, (2019). Or, au plus la résilience d'un écosystème est faible, au plus cet écosystème est impacté par des modifications de la densité des espèces présentes dans le système. Dès lors, les écosystèmes aquatiques sont fortement impactés par les changements de densité engendrés par la pêche (Houk et *al.*, 2018). A cet effet, déterminer le point critique entre l'effort de pêche et la capacité de renouvellement du stock devient vital (Botsford, 1997; Pikitch, 2004). Des études empiriques utilisant les approches en études de réseaux peuvent être conduites avec l'utilisation de modèles prédictifs comme avec Ecopath (Lin et *al.*, 2006; Angelini and Vaz-Velho, 2010; Houk et *al.*, 2018). Par exemple, Houk et *al.* (2018) montre que les mécanismes de compensation des écosystèmes face à la pêche est tributaire des équilibres de densité résultant d'une éternelle compétition pour la prédation. A cause du contrôle « Top-down », la pêche des grands prédateurs favorise l'augmentation de la densité des herbivores (Jennings et Polunin, 1997; Friedlander et DeMartini, 2002; Rizzari et *al.*, 2015). A leurs tours une intensification de la pêche pour exploiter les petits herbivores pourra induire à un point d'inflexion au-delà de laquelle la croissance des algues pourra être exponentielle (Mora, 2008; McClanahan et *al.*, 2011). Comprendre les relations entre complexité et stabilité est donc un défi majeur pour une gestion durable de ces écosystèmes.



## 5. Conclusion et perspectives

La relation entre la complexité et la stabilité des réseaux écologiques est étudiée depuis une quarantaine d'années et continue actuellement d'alimenter les débats scientifiques. Ces débats sont d'autant plus compliqués que de nombreux éléments influencent les études réalisées et leurs résultats.

Près de 200 réseaux trophiques ont été étudiées et ont permis de montrer que la méthode utilisée et le type de milieu influencent la richesse spécifique : les techniques de récoltes de données plus contrôlées augmentent cette dernière ; les écosystèmes aquatiques permanents et les forêts tropicales ont relativement beaucoup plus d'espèces par rapport aux autres biomes. En outre, les autres métriques de complexités telles que la connectivité et la connectance suivent l'augmentation de la robustesse du réseau. Enfin, la robustesse augmente avec la latitude alors qu'elle diminue avec l'altitude. Par la suite, notre étude pourra être approfondie en vérifiant chacun de ces résultats à l'aide de statistiques inférentielles.

Notre étude a permis de mettre en évidence les critères utilisés par les auteurs pour décrire leur réseau. Ces critères ne sont pas toujours les plus pertinents ni les plus aboutis car il a fallu compléter les données par des informations issues des données spatiales. Par exemple, la précipitation est un facteur déterminant qui influence la richesse spécifique alors qu'elle n'est quasiment pas décrite dans les articles.

Afin d'améliorer la cohérence entre les études, il est suggéré de toujours préciser dans les articles les bonnes coordonnées géographiques des lieux de collectes de données. En outre, il est nécessaire de préciser les données climatiques moyennes sur bases de 30 ans ainsi qu'éventuellement des données ponctuelles lors de la récolte de données pour la température, la précipitation, etc.

A termes, ce travail contribue à améliorer les modèles en dynamiques de population en estimant avec beaucoup plus de précision le point critique entre la conservation de la nature et la pêche.

## 6. Références

- Alarcón, R., Waser, N.M., Ollerton, J., 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos* 117, 1796–1807. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16987.x>
- Albouy, C., Archambault, P., Appeltans, W., Araújo, M.B., Beauchesne, D., Cazelles, K., Cirtwill, A.R., Fortin, M.-J., Galiana, N., Leroux, S.J., Pellissier, L., Poisot, T., Stouffer, D.B., Wood, S.A., Gravel, D., 2019. The marine fish food web is globally connected. *Nat Ecol Evol* 3, 1153–1161. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0950-y>
- Al-Namazi, A.A., El-Bana, M.I., Bonser, S.P., 2017. Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecol Evol* 7, 2747–2755. <https://doi.org/10.1002/ece3.2690>
- Amundrud, S.L., Srivastava, D.S., 2016. Trophic interactions determine the effects of drought on an aquatic ecosystem. *Ecology* 97, 1475–1483. <https://doi.org/10.1890/15-1638.1>
- Angelini, R., Vaz-Velho, F., 2010. Ecosystem structure and trophic analysis of Angolan fishery landings. *Sci. Mar.* 75, 309–319. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n2309>
- Arese Lucini, F., Morone, F., Tomassone, M.S., Makse, H.A., 2020. Diversity increases the stability of ecosystems. *PLoS ONE* 15, e0228692. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228692>
- Banašek-Richter, C., Bersier, L.-F., Cattin, M.-F., Baltensperger, R., Gabriel, J.-P., Merz, Y., Ulanowicz, R.E., Tavares, A.F., Williams, D.D., Ruiter, P.C., Winemiller, K.O., Naisbit, R.E., 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology* 90, 1470–1477. <https://doi.org/10.1890/08-2207.1>
- Bartell, S.M., Schmolke, A., Green, N., Roy, C., Galic, N., Perkins, D., Brain, R., 2019. A Hybrid Individual-Based and Food Web–Ecosystem Modeling Approach for Assessing Ecological Risks to the Topeka Shiner ( *Notropis topeka* ): A Case Study with Atrazine. *Environ Toxicol Chem* 38, 2243–2258. <https://doi.org/10.1002/etc.4522>
- Behrenfeld, M.J., Falkowski, P.G., 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1–20. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>. Données issues de <http://sites.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/standard.product.php>
- Benton, M.J., 2001. Biodiversity on land and in the sea. *Geological Journal* 36, 211–230.
- Bersier, L.-F., Dixon, P., Sugihara, G., 1999. Scale-Invariant or Scale-Dependent Behavior of the Link Density Property in Food Webs: A Matter of Sampling Effort? *The American Naturalist* 153, 676–682.
- Bogan, M.T., Boersma, K.S., Lytle, D.A., 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasedasonal drought in arid-land headwater streams. *Freshw Biol* 60, 2547–2558. <https://doi.org/10.1111/fw.12522>

- Bonada, N., Rieradevall, M., Prat, N., 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia* 589, 91–106. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0723-5>
- Botsford, L.W., 1997. The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* 277, 509–515. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.509>
- Burkle, L., Irwin, R., 2009. The importance of interannual variation and bottom–up nitrogen enrichment for plant–pollinator networks. *Oikos* 118, 1816–1829. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17740.x>
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E., Boutin, S., 2015. REVIEW: Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *J Appl Ecol* 52, 675–685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432>
- Cañedo-Argüelles, M., Boersma, K.S., Bogan, M.T., Olden, J.D., Phillipsen, I., Schriever, T.A., Lytle, D.A., 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. *J. Biogeogr.* 42, 778–790. <https://doi.org/10.1111/jbi.12457>
- Carrete Vega, G., Wiens, J.J., 2012. Why are there so few fish in the sea? *Proc. R. Soc. B* 279, 2323–2329. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0075>
- Carscallen, W.M.A., Vandenberg, K., Lawson, J.M., Martinez, N.D., Romanuk, T.N., 2012. Estimating trophic position in marine and estuarine food webs. *Ecosphere* 3, art25. <https://doi.org/10.1890/ES11-00224.1>
- Ceneviva-Bastos, M., Montaña, C.G., Schalk, C.M., Camargo, P.B., Casatti, L., 2017. Responses of aquatic food webs to the addition of structural complexity and basal resource diversity in degraded Neotropical streams. *Austral Ecology* 42, 908–919. <https://doi.org/10.1111/aec.12518>
- Chase, J.M., 2003. Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. *Ecol Letters* 6, 733–741. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00482.x>
- Choler, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology* 82, 3295–3308.
- Church, D.R., 2008. Role of Current Versus Historical Hydrology in Amphibian Species Turnover within Local Pond Communities. *Copeia* 2008, 115–125. <https://doi.org/10.1643/CE-05-258>
- Clauson-Kaas, S., Richardson, K., Rahbek, C., Holt, B.G., 2017. Species-specific environmental preferences associated with a hump-shaped diversity/temperature relationship across tropical marine fish assemblages. *J Biogeogr* 44, 2343–2353. <https://doi.org/10.1111/jbi.13044>
- Cohen, J.E., 1994. Marine and continenetal food web : tree paradox? *Phil Trans R Soc Lond B* 343, 57–69. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0008>

- Cohen, J.E., Beaver, R.A., Cousins, S.H., DeAngelis, D.L., Goldwasser, L., Heong, K.L., Holt, R.D., Kohn, A.J., Lawton, J.H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L.M., Patten, B.C., Pimm, S.L., Polis, G.A., Rejmanek, M., Schoener, T.W., Schoenly, K., Sprules, W.G., Teal, J.M., Ulanowicz, R.E., Warren, P.H., Wilbur, H.M., Yodzis, P., 1993. Improving Food Webs. *Ecology* 74, 252–258. <https://doi.org/10.2307/1939520>
- Cohen, J.E., Briand, F., 1984. Trophic links of community food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81, 4105–4109. <https://doi.org/10.1073/pnas.81.13.4105>
- D'Ambra, I., Graham, W.M., Carmichael, R.H., Malej, A., Onofri, V., 2013. Predation patterns and prey quality of medusae in a semi-enclosed marine lake: implications for food web energy transfer in coastal marine ecosystems. *Journal of Plankton Research* 35, 1305–1312. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt065>
- Dolédec, C., Chessel, D., 1994. Co-inertia analysis : an alternative method for studying species environment relationships. *Freshwater Biology* 31, 277–294.
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., Healy, K., Jackson, A.L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N.E., O'Gorman, E.J., Yang, Q., 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecol Lett* 19, 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Dunlop, E.S., Goto, D., Jackson, D.A., 2019. Fishing down then up the food web of an invaded lake. *Proc Natl Acad Sci USA* 116, 19995–20001. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908272116>
- Dunne, J.A., 2006. The Network Structure of Food Webs, in: *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford Univ. Press, pp. 27–86.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 1711–1723. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0219>
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273, 291–302. <https://doi.org/10.3354/meps273291>
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002a. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol Letters* 5, 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Eiserhardt, W.L., Couvreur, T.L.P., Baker, W.J., 2017. Plant phylogeny as a window on the evolution of hyperdiversity in the tropical rainforest biome. *New Phytol* 214, 1408–1422. <https://doi.org/10.1111/nph.14516>
- Fabian, Y., Sandau, N., Bruggisser, O.T., Aebi, A., Kehrli, P., Rohr, R.P., Naisbit, R.E., Bersier, L.-F., 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based

- food webs in an agro-ecosystem. *J Anim Ecol* 82, 1203–1214. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12103>
- Faithfull, C.L., Huss, M., Vrede, T., Bergström, A.-K., 2011. Bottom-up carbon subsidies and top-down predation pressure interact to affect aquatic food web structure. *Oikos* 120, 311–320. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18683.x>
- Falcão, J.C.F., Dáttilo, W., Rico-Gray, V., 2016. Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant–plant interaction networks. *Ecological Complexity* 25, 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2016.01.001>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fonseca, C.R., Prado, P.I., Almeida-Neto, M., Kubota, U., Lewinsohn, T.M., 2005. Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. *Ecol Entomol* 30, 36–46. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00664.x>
- Fowler, M.S., 2009. Increasing community size and connectance can increase stability in competitive communities. *Journal of Theoretical Biology* 258, 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.01.010>
- Friedlander, A., DeMartini, E., 2002. Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 253–264. <https://doi.org/10.3354/meps230253>
- Fründ, J., McCann, K.S., Williams, N.M., 2016. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125, 502–513. <https://doi.org/10.1111/oik.02256>
- García-Robledo, C., Erickson, D.L., Staines, C.L., Erwin, T.L., Kress, W.J., 2013. Tropical Plant–Herbivore Networks: Reconstructing Species Interactions Using DNA Barcodes. *PLoS ONE* 8, e52967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052967>
- Gauzens, B., Rall, B.C., Vinagre, C., Brose, U., 2020. Biodiversity of intertidal food webs in response to warming across latitudes. *Nature Climate Change* 10, 264–269.
- Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y., Whittaker, R.J., 2015. Latitude, productivity and species richness: Latitude and productivity. *Global Ecology and Biogeography* 24, 107–117. <https://doi.org/10.1111/geb.12245>
- González-Megías, A., Gómez, J.M., Sánchez-Piñero, F., 2008. Factors determining beetle richness and composition along an altitudinal gradient in the high mountains of the Sierra Nevada National Park (Spain). *Écoscience* 15, 429–441. <https://doi.org/10.2980/15-4-3105>
- González-Varo, J.P., Arroyo, J.M., Jordano, P., 2014. Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. *Methods Ecol Evol* 5, 806–814. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12212>

- Guardiola, M., Stefanescu, C., Rodà, F., Pino, J., 2017. Data from: Do asynchronies in extinction debt affect the structure of trophic networks? A case study of antagonistic butterfly larvae–plant networks. <https://doi.org/10.5061/DRYAD.HK30K>
- Hagen, M., Kraemer, M., 2010. Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biological Conservation* 143, 1654–1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- Hardy, A.C., 1924. The Herring in Relation to Its Animate Environment. Part 1. The Food and seeding Habits of the Herring with Special Reference to the East Coast of England. Fisheries Investigations Series II 7, 1–53.
- Heleno, R., Devoto, M., Pocock, M., 2012. Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? *Ecological Indicators* 14, 7–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.032>
- Henriksen, M.V., Chapple, D.G., Chown, S.L., McGeoch, M.A., 2019. The effect of network size and sampling completeness in depauperate networks. *J Anim Ecol* 88, 211–222. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12912>
- Houk, P., Cuetos-Bueno, J., Kerr, A.M., McCann, K., 2018. Linking fishing pressure with ecosystem thresholds and food web stability on coral reefs. *Ecol Monogr* 88, 109–119. <https://doi.org/10.1002/ecm.1278>
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Review: Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78, 253–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- Jacquet, C., Moritz, C., Morissette, L., Legagneux, P., Massol, F., Archambault, P., Gravel, D., 2016. No complexity–stability relationship in empirical ecosystems. *Nat Commun* 7, 12573. <https://doi.org/10.1038/ncomms12573>
- Jacquet, K., Prodon, R., 2014. Analyses multivariées avec ade4 dans R. EPHE BEV Montpellier. <https://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/jacquet-prodon.pdf>.
- Jenkins, B., Kitching, R.L., Pimm, S.L., 1992. Productivity, Disturbance and Food Web Structure at a Local Spatial Scale in Experimental Container Habitats. *Oikos* 65, 249. <https://doi.org/10.2307/3545016>
- Jennings, S., Polunin, N.V.C., 1997. Impacts of predator depletion by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs* 16, 71–82. <https://doi.org/10.1007/s003380050061>
- Jones, J.I., Waldron, S., 2003. Combined stable isotope and gut contents analysis of food webs in plant-dominated, shallow lakes. *Freshwater Biol* 48, 1396–1407. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01095.x>

- Jurado-Rivera, J.A., Vogler, A.P., Reid, C.A.M., Petitpierre, E., Gómez-Zurita, J., 2009. DNA barcoding insect–host plant associations. *Proc. R. Soc. B* 276, 639–648. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1264>
- Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B., Caflisch, A., 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters* 13, 442–452. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x>
- Kantoussan, J., Laë, R., Tine, M., 2018. Review of the Fisheries Indicators for Monitoring the Impacts of Fishing on Fish Communities. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 26, 460–478. <https://doi.org/10.1080/23308249.2018.1458282>
- Kemp, J.E., Evans, D.M., Augustyn, W.J., Ellis, A.G., 2016. Data from: Invariant antagonistic network structure despite high spatial and temporal turnover of interactions. <https://doi.org/10.5061/DRYAD.JB4DH>
- Kuiper, J.J., Altena, C. van, Ruiter, P.C. de, Gerven, L.P.A. van, Janse, J.H., Mooij, W.M., 2015. Food-web stability signals critical transitions in temperate shallow lakes. *Nature Communications* 6. <https://doi.org/10.1038/ncomms8727>
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännström, Å., Hui, C., Dieckmann, U., 2018. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul Ecol* 60, 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Laurans, M., Gascuel, D., Chassot, E., Thiam, D., 2004. Changes in the trophic structure of fish demersal communities in West Africa in the three last decades. *Aquatic Living Resources* 17, 163–173.
- Lavrentyev, P.J., McCarthy, M.J., Klarer, D.M., Jochem, F., Gardner, W.S., 2004. Estuarine Microbial Food Web Patterns in a Lake Erie Coastal Wetland. *Microb Ecol* 48, 567–577. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0250-0>
- Lima, R., Oliveira, D.M., Garófalo, C.A., 2018. Interaction Network and Niche Analysis of Natural Enemy Communities and their Host Bees (Hymenoptera: Apoidea) in fragments of Cerrado and Atlantic Forest. *Sociobiology* 65, 591. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3386>
- Lin, H.-J., Dai, X.-X., Shao, K.-T., Su, H.-M., Lo, W.-T., Hsieh, H.-L., Fang, L.-S., Hung, J.-J., 2006. Trophic structure and functioning in a eutrophic and poorly flushed lagoon in southwestern Taiwan. *Marine Environmental Research* 62, 61–82. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.03.003>
- Logez, M., Bady, P., Melcher, A., Pont, D., 2013. A continental-scale analysis of fish assemblage functional structure in European rivers. *Ecography* 36, 80–91. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07447.x>
- Lomolino, M.W., Riddle, B.R., Whittaker, R.J., Brown, J.H., 2010. *Biogeography*, Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates. ed.

- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., Rico-Gray, V., 2014. Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE* 9, e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>
- MacArthur, R., 1971. Patterns of terrestrial bird communities. Academic Press New York, NY, USA, pp. 189–221.
- MacArthur, R.H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533–536.
- Maglianesi, M.A., Blüthgen, N., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant–hummingbird networks in the neotropics. *Ecology* 95, 3325–3334. <https://doi.org/10.1890/13-2261.1>
- Marino, N.A.C., Srivastava, D.S., MacDonald, A.A.M., Leal, J.S., Campos, A.B.A., Farjalla, V.F., 2017. Rainfall and hydrological stability alter the impact of top predators on food web structure and function. *Glob Change Biol* 23, 673–685. <https://doi.org/10.1111/gcb.13399>
- Martín González, A.M., Dalsgaard, B., Nogués-Bravo, D., Graham, C.H., Schleuning, M., Maruyama, P.K., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A.C., Araújo, F.P., de Azevedo, S.M., Baquero, A.C., Cotton, P.A., Ingversen, T.T., Kohler, G., Lara, C., Las-Casas, F.M.G., Machado, A.O., Machado, C.G., Maglianesi, M.A., McGuire, J.A., Moura, A.C., Oliveira, G.M., Oliveira, P.E., Ornelas, J.F., Rodrigues, L. da C., Rosero-Lasprilla, L., Rui, A.M., Sazima, M., Timmermann, A., Varassin, I.G., Vizentin-Bugoni, J., Wang, Z., Watts, S., Rahbek, C., Martinez, N.D., 2015. The macroecology of phylogenetically structured hummingbird-plant networks: Macroecology of hummingbird-plant networks. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1212–1224. <https://doi.org/10.1111/geb.12355>
- Martinez, N.D., 1992. Constant connectance in community food web. *American Naturalist* 139, 1208–1218.
- Martinez, N.D., 1991. Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. *Ecological Monographs* 61, 367–392. <https://doi.org/10.2307/2937047>
- Martinez, N.D., Hawkins, B.A., Dawah, H.A., Feifarek, B.P., 1999. Effects of Sampling Effort on Characterization of Food-Web Structure. *Ecology* 80, 1044–1055.
- May, R.M., 1994. Biological diversity: differences between land and sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 343, 105–111.
- May, R.M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press. ed.
- May, R.M., 1972. What is the chance that a large complex system will be stable. *Nature* 237, 414.
- McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405, 228–233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- McClanahan, T.R., Graham, N.A.J., MacNeil, M.A., Muthiga, N.A., Cinner, J.E., Bruggemann, J.H., Wilson, S.K., 2011. Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-based management of coral reef fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 17230–17233. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106861108>



- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.), 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Mora, C., 2008. A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proc. R. Soc. B* 275, 767–773. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1472>
- Morris, R.J., Sinclair, F.H., Burwell, C.J., 2015. Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography* 38, 792–802. <https://doi.org/10.1111/ecog.01078>
- Nakano, S., Miyasaka, H., Kuhara, N., 2020. Terrestrial-Aquatic Linkages: Riparian Arthropod Inputs Alter Trophic Cascades in a Stream Food Web 8.
- Neubert, M.G., Caswell, H., 1997. Alternatives to Resilience for Measuring the Responses of Ecological Systems to Perturbations 78, 653–665.
- Neutel, A.-M., Thorne, M.A.S., 2014. Interaction strengths in balanced carbon cycles and the absence of a relation between ecosystem complexity and stability. *Ecol Lett* 17, 651–661. <https://doi.org/10.1111/ele.12266>
- Nielsen, A., Totland, Ø., 2014. Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos* 123, 323–333. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00644.x>
- Noto, A.E., Gouhier, T.C., 2020. The effects of intraspecific and interspecific diversity on food web stability. *Theoretical Ecology* 13, 399–407. <https://doi.org/10.1007/s12080-020-00460-z>
- O’Gorman, E.J., Fitch, J.E., Crowe, T.P., 2012. Multiple anthropogenic stressors and the structural properties of food webs. *Ecology* 93, 441–448. <https://doi.org/10.1890/11-0982.1>
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H., Jordano, P., 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89, 1573–1582. <https://doi.org/10.1890/07-0451.1>
- Paine, R., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100, 65–75.
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D., 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization: High plasticity in plant-pollinator networks. *Ecology Letters* 11, 564–575. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>
- Pikitch, E.K., 2004. ECOLOGY: Ecosystem-Based Fishery Management. *Science* 305, 346–347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>
- Pilosof, S., Porter, M.A., Pascual, M., Kéfi, S., 2017. The Multilayer Nature of Ecological Networks. *Nat Ecol Evol* 1, 0101. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0101>
- Poisot, T., Bergeron, G., Cazelles, K., Dallas, T., Gravel, D., Macdonald, A., Mercier, B., Violet, C., Vissault, S., 2020. Environmental biases in the study of ecological networks at the planetary scale (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2020.01.27.921429>

- Poisot, T., Gravel, D., 2014. When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ* 2, e251. <https://doi.org/10.7717/peerj.251>
- Poisot, T., Stouffer, D.B., Kéfi, S., 2016. Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? *Funct Ecol* 30, 1878–1882. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12799>
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S., 2018. Inferring predator–prey interactions in food webs. *Methods Ecol Evol* 2041–210X.13125. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13125>
- Pouilly, M., Barrera, S., Rosales, C., 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia). *J Fish Biology* 68, 137–156. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00883.x>
- Prodon, R., Lebreton, J.D., 1994. Analyses multivariées des tableaux espèces-milieu: structure et interprétation écologique. *Vie et Milieu* 44, 69–91.
- Proulx, S., Promislow, D., Phillips, P., 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.004>
- Rahbek, C., 2004. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns: Scale and species-richness patterns. *Ecology Letters* 8, 224–239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Rahbek, C., 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18, 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R.O., Marín, V.H., Medel, R., 2012. Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks. *Ecology* 93, 1593–1603. <https://doi.org/10.1890/11-1803.1>
- Rizzari, J.R., Bergseth, B.J., Frisch, A.J., 2015. Impact of conservation areas on trophic interactions between apex predators and herbivores on coral reefs: Impact of Conservation Areas on Trophic Interactions. *Conservation Biology* 29, 418–429. <https://doi.org/10.1111/cobi.12385>
- Roslin, T., Majaneva, S., 2016. The use of DNA barcodes in food web construction—terrestrial and aquatic ecologists unite! *Genome* 59, 603–628. <https://doi.org/10.1139/gen-2015-0229>
- Saavedra, S., Cenci, S., del-Val, E., Boege, K., Rohr, R.P., 2017. Reorganization of interaction networks modulates the persistence of species in late successional stages. *J Anim Ecol* 86, 1136–1146. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12710>
- Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E., Cardona, L., 2015. Latitudinal changes in the structure of marine food webs in the Southwestern Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 538, 23–34. <https://doi.org/10.3354/meps11464>
- Schriever, T.A., Lytle, D.A., 2016. Convergent diversity and trait composition in temporary streams and ponds. *Ecosphere* 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1350>

- Shurin, J.B., Clasen, J.L., Greig, H.S., Kratina, P., Thompson, P.L., 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 3008–3017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0243>
- Solé, R.V., Montoya, M., 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 2039–2045. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1767>
- Stephens, P.R., Wiens, J.J., 2003. Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *The American Naturalist* 161, 112–128.
- Summerhayes, V.S., Elton, C.S., 1928. Further Contributions to the Ecology of Spitzbergen and Bear Island. *J. Ecol.* 16, 193–268.
- Summerhayes, V.S., Elton, C.S., 1923. Contributions to the Ecology of Spitzbergen and Bear Island. *J. Ecol.* 11.
- Tang, S., Allesina, S., 2014. Reactivity and stability of large ecosystems. *Front. Ecol. Evol.* 2. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00021>
- Thebault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329, 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Thompson, R.M., Townsend, C.R., 1999. The Effect of Seasonal Variation on the Community Structure and Food-Web Attributes of Two Streams: Implications for Food-Web Science. *Oikos* 87, 75. <https://doi.org/10.2307/3546998>
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629–632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Torres, M.Á., Coll, M., Heymans, J.J., Christensen, V., Sobrino, I., 2013. Food-web structure of and fishing impacts on the Gulf of Cadiz ecosystem (South-western Spain). *Ecological Modelling* 265, 26–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.05.019>
- Townsend, C., Dolédec, S., Scarsbrook, M., 1997. Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology* 37, 367–387. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00166.x>
- Trøjelsgaard, K., Olesen, J.M., 2016. Ecological networks in motion: micro- and macroscopic variability across scales. *Functional Ecology* 10.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J., 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143, 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Van Altena, C., Hemerik, L., de Ruiter, P.C., 2016. Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. *Theor Ecol* 9, 49–58. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0291-7>
- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N., Rasmussen, J.B., 1999. Patterns of Food Chain Length in Lakes: A Stable Isotope Study. *The American Naturalist* 154, 406–416. <https://doi.org/10.1086/303250>

- Vasseur, D.A., McCann, K.S., 2005. A Mechanistic Approach for Modeling Temperature-Dependent Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist* 166, 184–198. <https://doi.org/10.1086/431285>
- Vermaat, J.E., Dunne, J.A., Gilbert, A.J., 2009. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90, 278–282. <https://doi.org/10.1890/07-0978.1>
- Vermeij, G.J., Grosberg, R.K., 2010. The great divergence: when did diversity on land exceed that in the sea? *Integrative and Comparative Biology* 50, 675–682.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K., Debastiani, V.J., Duarte, L. da S., Dalsgaard, B., Sazima, M., 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85, 262–272. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12459>
- Ward, C.L., McCann, K.S., 2017. A mechanistic theory for aquatic food chain length. *Nat Commun* 8, 2028. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02157-0>
- Ward, K., Przyborski, P., Rathod, V., 2020. Nasa Earth Observation [WWW Document]. URL <https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/> (accessed 7.31.20).
- Warren, P.H., 1989. Spatial and Temporal Variation in the Structure of a Freshwater Food Web. *Oikos* 55, 299. <https://doi.org/10.2307/3565588>
- Weinstein, B.G., 2015. MotionMeerkat: integrating motion video detection and ecological monitoring. *Methods Ecol Evol* 6, 357–362. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12320>
- Westerfelt, P., Weslien, J., Widenfalk, O., 2018. Population patterns in relation to food and nesting resource for two cavity-nesting bee species in young boreal forest stands. *Forest Ecology and Management* 430, 629–638. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.053>
- Wiens, J.J., 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits.” *The Quarterly Review of Biology* 86, 75–96.
- Wu, X., Wang, X., Tang, Z., Shen, Z., Zheng, C., Xia, X., Fang, J., 2015. The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography* 38, 602–613. <https://doi.org/10.1111/ecog.00940>
- Zander, A., Bersier, L.-F., Gray, S.M., 2017. Effects of temperature variability on community structure in a natural microbial food web. *Glob Change Biol* 23, 56–67. <https://doi.org/10.1111/gcb.13374>