



Exploration des réseaux d'interactions en écologie : de la structure vers la dynamique : signification des analyses des matrices de communauté en écologie des estuaires

Jean-Sébastien Nelva Pasqual

► To cite this version:

Jean-Sébastien Nelva Pasqual. Exploration des réseaux d'interactions en écologie : de la structure vers la dynamique : signification des analyses des matrices de communauté en écologie des estuaires. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2014. Français. ⟨NNT : 2014BORD0114⟩. ⟨tel-01197111⟩

HAL Id: tel-01197111

<https://theses.hal.science/tel-01197111v1>

Submitted on 11 Sep 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

THÈSE

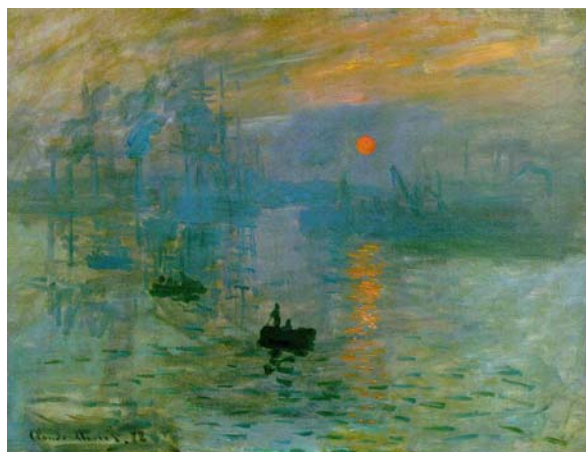
PRÉSENTÉE A L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX
ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES & ENVIRONNEMENTS

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
SPÉCIALITÉ : ÉCOLOGIE

Exploration des réseaux d'interactions en écologie : de la structure vers la dynamique.

Signification des analyses des matrices de communauté en écologie des estuaires

par Jean-Sébastien Nelva Pasqual



soutenue publiquement le 12 juin 2014

après avis des Rapporteurs :

Nicolas Loeuille, Professeur Université Pierre et Marie Curie
Jean-Luc Gouzé, Directeur de Recherche Inria Sophia Antipolis
Louis-Félix Bersier, Professeur Université de Fribourg

devant la commission d'examen composée de :

Président	Antoine Grémare, Professeur Université de Bordeaux
Rapporteurs	Nicolas Loeuille, Professeur Université Pierre et Marie Curie Jean-Luc Gouzé, Directeur de Recherche Inria Sophia Antipolis
Examineurs	Nathalie Niquil, Directrice de Recherche CNRS Gérard Lacroix, Chargé de Recherche CNRS
Encadrants	Philippe Boët, Directeur de Recherche Irstea (Directeur de thèse) Jérémy Lobry, Ingénieur de Recherche Irstea Olivier Pillier, Chargé de Recherche Irstea

Illustration de couverture : Claude Monet, *Impression, soleil levant*. Musée Marmottan Monet, Paris.
[Le Havre, estuaire de la Seine].

*À ma Famille,
À mes Amis & Amies,
en remerciement.*

Ce travail de thèse a été réalisé au sein de l'unité de recherche Écosystèmes Estuariens et Poissons Migrateurs Amphihalins (UR EPBX) de l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea ex-Cemagref).

Il a été financé par l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea ex-Cemagref), la région Aquitaine et le FEDER dans le cadre d'un CPER.

Remerciements

J'exprime toute ma reconnaissance à chacun des membres de la commission d'examen de ma thèse d'avoir accepté d'y participer et pour le temps qu'ils m'ont consacré. J'adresse ainsi mes plus sincères remerciements au président du jury, Antoine Grémare, aux rapporteurs de mon travail, Louis-Félix Bersier, Nicolas Loeuille, Jean-Luc Gouzé et aux examinateurs Nathalie Niquil et Gérard Lacroix. Je remercie en particulier Jean-Luc Gouzé pour ses remarques fondamentales sur les aspects mathématiques ; Louis-Félix Bersier pour la pertinence de son analyse et pour avoir soulevé la question de la D-stabilité ; Nicolas Loeuille pour l'importance et l'étendue de ses analyses et notamment sur les aspects évolutifs et leurs modélisations ; Gérard Lacroix pour ses remarques pertinentes sur les problèmes de construction de réseaux ; Nathalie Niquil pour ses réflexions avisées sur l'étude des flux de matière et d'énergie ainsi que sur les liens étroits entre théorie et "applications"; et Antoine Grémare pour son expertise très riche tant sur les aspects écologiques que méthodologiques.

Je remercie Philippe Boët, directeur de thèse, et Jérémy Lobry pour m'avoir permis de travailler sur une thématique passionnante et pour le financement de trois années de ma thèse. Je leur suis reconnaissant d'avoir œuvré à une conclusion positive de mon travail de thèse.

Je tiens à exprimer tous mes remerciements à Olivier Piller pour le temps qu'il m'a consacré et son aide précieuse. Son appui et son implication ont été des pièces maîtresses de mon encadrement de thèse et je lui en suis particulièrement reconnaissant. J'ai été très heureux de pouvoir le compter parmi les membres de mon jury de thèse.

J'adresse mes plus sincères remerciements à Richard Michalet, directeur de l'École Doctorale Sciences et Environnements, pour ses conseils et son aide qui ont été importants pour la bonne issue de ma thèse.

J'exprime ma reconnaissance à Paul Gonthier, ancien directeur de l'Unité de Recherche Écosystèmes Estuariens & Poissons Migrateurs Amphihalins, et Eric Rochard, directeur actuel, de m'avoir accueilli comme doctorant au sein de cette unité de recherche.

Je remercie beaucoup Sébastien Rochette, mon prédécesseur dans l'unité de recherche sur la thématique "réseaux trophiques", pour son aide et son appui notamment pour la programmation informatique.

Je tiens à remercier tous les chercheurs que j'ai rencontrés ou contactés et qui ont pris le temps de me donner leurs avis sur les questions que je me posais, je pense notamment à Mark Novak que je remercie particulièrement pour son aide et ses conseils qui m'ont été très précieux, Stefano Allesina, Élisabeth Thébault, Anje-Margriet Neutel, Jeffrey Dambacher, Geoffrey Hosack, Claude Bruchou, François Massol, Ferenc Jordán, Bernard Patten, Patrick Lambert et Hilaire Drouineau. Je remercie Verena Trenkel et Marie-Joëlle Rochet de m'avoir permis de participer au groupe de travail "modélisation qualitative" à l'Ifremer ainsi que Géraldine Lassalle pour m'avoir fait participer aux réflexions sur certains points méthodologiques à une étape de son travail sur les réseaux trophiques du Golfe de Gascogne.

Je remercie vivement Hugues Blanchet, Olivier Maire, Pierre Elie et Stéphanie Pasquaud de m'avoir permis de faire mes premiers pas en enseignement universitaire.

Je remercie particulièrement Chantal Gardes pour son aide et appui inestimables dans mes recherches bibliographiques. J'exprime ma reconnaissance à Maryse Desenlis, Elysabeth Hortolland, Laurence Vidal, Catherine Rodriguer, Nathalie Naud, Brigitte Bordes et Clémence Napias pour leur aide dans la gestion administrative de ma thèse ainsi qu'à Gilles Veyssière pour son aide informatique.

J'adresse à mes collègues qui ont partagé avec moi l'épreuve du doctorat, Valérie, Delphine, Jeanne, Mélanie, Aimé-Roger, Thibaud, Asma, Marius, Aurélie, Nicolas, et à mon collègue de bureau Jonathan avec qui j'ai beaucoup apprécié de pouvoir partager ma passion pour le monde des poissons, tous mes meilleurs vœux pour la suite ainsi qu'à chacune des personnes que j'ai eu la chance de croiser à Irstea et notamment à l'Unité de Recherche Écosystèmes Estuariens & Poissons Migrateurs Amphihalins. Je remercie beaucoup Maud, Valérie, Alain, Chantal, Françoise, Frédérique, Hilaire, Jonathan, Marie-Laure, Mario, Maryse, Olivier, Patrick, Philippe et Thibaud pour leur attention.

Enfin, je m'excuse auprès des personnes qui directement ou indirectement m'ont aidé dans ce travail et que j'aurais pu oublier de citer au moment d'écrire ces remerciements.

Connaître son ignorance est la meilleure part de la connaissance.

Proverbe chinois

Résumé

Le concept de réseau d'interactions est central en Écologie et différents modèles et méthodes ont été utilisés. Ce travail de thèse met en relation deux approches développées par des courants séparés : l'étude des matrices de communauté et les analyses entrée-sortie. Il confronte leurs hypothèses aux propriétés fondamentales des écosystèmes estuariens. Il précise explicitement les liens entre les différentes matrices, ainsi que la signification des *mixed trophic impacts*. Les matrices de la *storage* et de la *throughflow analyses* sont reliées à des jacobiniennes de modèles à compartiments dont les flux sont contrôlés par les compartiments donneurs ou receveurs. Contrairement à ce qui est le plus souvent présenté dans la littérature, l'analyse des *mixed trophic impacts* est ici interprétée en terme de présence-absence du compartiment considéré. Avec les données disponibles sur les réseaux trophiques de cinq estuaires européens, des matrices qualitatives et quantitatives sont construites afin de réaliser des analyses de sensibilité. Ces premières explorations montrent des niveaux d'incertitudes très élevés, et ceci même pour le signe des prédictions. Par ailleurs, ce travail de thèse approfondit les possibilités d'étude de dynamiques transitoires à partir de la matrice de communauté. Il souligne des éléments importants qu'il est nécessaire de prendre en compte lorsque ces approches sont choisies.

Mots-clés : estuaire, réseau d'interactions, matrice de communauté, impact trophique, analyses de sensibilité

**Title: Exploring ecological networks: from structure to dynamics.
Significance of community matrix analyses in estuarine ecology.**

Abstract

Networks are a key concept in ecology and a number of models and methods have been used. This PhD dissertation links two approaches, the community matrix and input-output analyses, which have been developed by separate streams of theory. It compares their assumptions with important features of estuarine systems. It explicitly analyses the links between the matrices and the significance of the mixed trophic impacts analysis. Matrices of storage and throughflow analyses are linked to Jacobian matrices of donor or recipient controlled compartment models. Unlike most of what can be seen in the literature, here the mixed trophic impacts are interpreted as the effects of a compartment being present or absent. Using available data in the case of five European estuaries, qualitative and quantitative matrices are built in the aim of performing sensitivity analyses. First explorations reveal high levels of uncertainties, even in the sign of the predictions. Furthermore, this work examines in more details the possibilities to explore transient dynamics from the community matrix. This PhD dissertation emphasises important features which are necessary to consider when choosing such approaches.

Keywords: estuarine systems, ecological networks, community matrix, trophic impacts, sensitivity analyses.

Table des matières

CHAPITRE 1 – INTRODUCTION : LES MATRICES DE COMMUNAUTE, DE LA THEORIE VERS LA PRATIQUE.....	13
1. DE LA THEORIE VERS LA PRATIQUE.....	14
1.1 Importance de l'écologie théorique en écologie appliquée.....	14
1.2 Intérêts de l'étude des réseaux trophiques en écologie appliquée	16
2. LES SYSTEMES ESTUARIENS.....	18
2.1 Importance écologique et sociale.....	19
2.2 Des modifications profondes de la structure et du fonctionnement des systèmes estuariens	20
3. L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES	23
3.1 Etude de modules	24
3.2 Etude plus globale des réseaux	25
3.2.1 Analyse de la topologie	25
3.2.2 Analyse des flux de matière et d'énergie	26
3.2.3 Analyse des effets sur la dynamique.....	28
4. PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE LA THESE.....	31
4.1 Problématique	31
4.2 Objectifs et plan de la thèse	33
CHAPITRE 2 – ETUDE DES MATRICES DE COMMUNAUTE.....	35
1. ANALYSE DE SENSIBILITE DE L'EQUILIBRE	36
1.1 Cas général	36
1.1.1 Système dynamique et équilibre	36
1.1.2 Etude de la stabilité locale de l'équilibre.....	37
1.1.3 Analyse de sensibilité de l'équilibre asymptotiquement stable	39
1.2 Modèles de Lotka-Volterra.....	41
1.3 Comparaison des différentes matrices de communauté.....	44
1.3.1 Comparaison vis-à-vis de l'analyse de stabilité.....	44
1.3.2 Comparaison vis-à-vis de l'analyse de sensibilité de l'équilibre	46
2. COMPORTEMENT DU SYSTEME ENTRE DEUX ETATS D'EQUILIBRE	50
2.1 Dynamique transitoire dans le cas d'une press perturbation	50
2.2 Approximation de la trajectoire du système.....	53

3. CARACTERISTIQUES DES ECOSYSTEMES ESTUARIENS	56
3.1 <i>Présence de nombreux gradients</i>	57
3.2 <i>Des systèmes très ouverts</i>	59
3.3 <i>De multiples "pulsations" et "oscillations" dans le temps et l'espace</i>	62
4. DISCUSSION.....	65
CHAPITRE 3 – ANALYSES QUALITATIVES DE LA MATRICE DE COMMUNAUTE	72
1. REPRESENTATION GRAPHIQUE DE LA MATRICE JACOBIENNE	73
1.1 <i>Représentation sous forme de graphe orienté</i>	74
1.2 <i>Importance du modèle sous-jacent</i>	77
1.2.1 <i>Importance des flux d'entrée et sortie du système</i>	77
1.2.2 <i>Importance du type de réponse fonctionnelle</i>	79
1.2.3 <i>La question des variations du type d'interaction</i>	81
2. ANALYSE QUALITATIVE DE LA STABILITE LOCALE DE L'EQUILIBRE	82
2.1 <i>Stabilité et boucles de rétroaction négatives</i>	83
2.2 <i>La question des boucles de rétroaction positives</i>	87
3. ETUDE QUALITATIVE DE L'ANALYSE DE SENSIBILITE DE L'EQUILIBRE	96
3.1 <i>Analyse des boucles et press perturbations</i>	96
3.2 <i>Les problèmes d'incertitudes</i>	99
3.2.1 <i>Première approche d'évaluation des incertitudes</i>	101
3.2.2 <i>Calcul du permanent</i>	105
4. DISCUSSION.....	112
CHAPITRE 4 – MATRICES DE COMMUNAUTE ET FLUX DE MATIERE ET D'ENERGIE	117
1. MODELES DE LOTKA-VOLTERRA ET FLUX DE MATIERE ET D'ENERGIE	118
1.1 <i>Estimation des éléments des matrices Jacobiennes</i>	119
1.2 <i>Incertainces sur le signe des éléments des matrices inversées</i>	125
1.3 <i>Cas des estimations à l'aide de relations d'allométrie</i>	134
2. LES ANALYSES ENTREE-SORTIE	136
2.1 <i>Modèles à compartiments</i>	136
2.2 <i>Throughflow analysis</i>	139
2.3 <i>Storage analysis</i>	142
2.4 <i>Mixed Trophic Impacts et Utility Analysis</i>	144
2.4.1 <i>Définition d'effets positifs et négatifs</i>	144

2.4.2 Exploration des incertitudes sur le signe des éléments des matrices MTI.....	150
3. COMPARAISON DES ANALYSES DE LA MATRICE DE COMMUNAUTE ET DES ANALYSES	
ENTREE-SORTIE	159
3.1 Jacobienne et Storage Analysis.....	159
3.2 Jacobienne et Throughflow Analysis.....	161
3.3 La question des Mixed Trophic Impacts	164
4. DISCUSSION.....	169
CHAPITRE 5 – DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES	174
1. DISCUSSION GENERALE	175
1.1 La nécessité de tenir compte des interactions non-trophiques	176
1.2 L'importance des interactions indirectes	179
1.3 La question de la prédictibilité des dynamiques écologiques	181
2. CONCLUSION GENERALE.....	183
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	185

Chapitre 1 – Introduction : Les matrices de communauté, de la théorie vers la pratique.

1. De la théorie vers la pratique

Notre planète et ses écosystèmes connaissent de profondes modifications liées aux activités humaines (p. ex. Jackson *et al.* 2001, Foley *et al.* 2005, Vitousek *et al.* 2008, Doney 2010, Estes *et al.* 2011, Holtgrieve *et al.* 2011, Barnosky *et al.* 2012, Peñuelas *et al.* 2012). Les habitats sont transformés et fragmentés avec notamment l'expansion des espaces urbanisés, des voies de communication, et des monocultures intensives (p. ex. Foley *et al.* 2005, Vitousek *et al.* 2008, Barnosky *et al.* 2012). Les cycles biogéochimiques et la composition chimique de l'atmosphère, des sols, et des milieux aquatiques sont profondément modifiés avec, par exemple, la combustion massive d'hydrocarbures et de matières organiques, ou la diffusion généralisée de molécules de synthèse, de métaux lourds et d'éléments radioactifs (p. ex. Vitousek *et al.* 2008, Doney 2010, Holtgrieve *et al.* 2011, Barnosky *et al.* 2012, Peñuelas *et al.* 2012). Les répartitions et les abondances relatives des gènes et des espèces sont transformées avec les introductions d'espèces allochtones, la surexploitation généralisée des ressources vivantes, et l'augmentation des taux d'extinction (p. ex. Jackson *et al.* 2001, Vitousek *et al.* 2008, Estes *et al.* 2011, Barnosky *et al.* 2012).

Face à ces enjeux majeurs, les attentes sont de plus en plus fortes pour que l'écologie contribue à trouver des solutions face aux multiples problèmes environnementaux de gestion durable des ressources exploitées, du maintien et de la restauration du fonctionnement des écosystèmes, et de la conservation de la biodiversité. Du fait de la complexité des systèmes vivants, de l'urgence de la situation et des réponses demandées, l'écologie appliquée fait très souvent appel, directement ou indirectement, aux concepts et modèles de l'écologie théorique (Doak & Mills 1994).

1.1 Importance de l'écologie théorique en écologie appliquée

La distinction faite ici entre écologie théorique et écologie appliquée est schématique et vise avant tout à mettre en évidence l'apport des travaux théoriques dans les "applications" sans préjuger ni de l'importance de la relation dans le sens inverse entre "applications" et théorie, ni de la difficulté de tracer une limite nette entre écologie théorique et appliquée.

Driscoll & Lindenmayer (2012) soulignent trois points importants auxquels l'écologie théorique peut contribuer en écologie appliquée.

Tout d'abord, l'écologie théorique peut fournir des outils pour faire des projections sur les conséquences de différents scénarios de gestion. Driscoll & Lindenmayer (2012) citent, par exemple, les modèles de métapopulations qui offrent des possibilités pour comparer différentes stratégies visant à améliorer la connectivité et à diminuer les risques d'extinction de métapopulations (Nicholson & Possingham 2007, Wilson, Davies & Thomas 2010).

De même, l'écologie théorique peut fournir un cadre de questionnement et des concepts permettant d'orienter les recherches en écologie appliquée. Par exemple, la théorie des métapopulations (Hanski 1999) souligne l'importance des phénomènes de dispersion et recolonisations.

Enfin, l'écologie théorique peut fournir des concepts et des termes en commun qui permettent de faire des rapprochements et des comparaisons au-delà des particularités et des contingences des situations locales. En ce sens, l'écologie théorique peut faciliter la communication entre chercheurs. Par exemple, la théorie des métapopulations fournit un cadre de discussion et de transmission des résultats basé sur les populations locales et leurs différents paramètres comme les taux de dispersion, de recolonisation, etc. (Driscoll & Lindenmayer 2012).

Différentes théories ont joué un rôle important en écologie appliquée. Il est possible de noter, par exemple, la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur & Wilson 1967) dans les problématiques de configurations des zones protégées (Doak & Mills 1994), la théorie des métapopulations (Hanski 1999), évoquée précédemment, dans les problématiques de fragmentations et maintien de la connectivité (Doak & Mills 1994, Driscoll & Lindenmayer 2012), mais aussi les théories développées en génétique des petites populations avec notamment les problématiques de dépression de consanguinité (Ferrière, Diekmann & Couvet 2004).

Au sein de l'écologie, l'étude des réseaux trophiques a fait l'objet de nombreux développements théoriques au cours du XX^{ième} siècle. En comparaison avec les théories citées précédemment, ces développements restent cependant peu utilisés en écologie appliquée. Memmott (2009) avance trois raisons principales pour expliquer ce fait. Premièrement, très peu de travaux portant sur les réseaux trophiques ont été réalisés sur des écosystèmes très anthropisés en milieu urbain ou agricole. Deuxièmement, les réseaux trophiques sont très

complexes avec des centaines d'espèces et leur étude demande un travail considérable sur le long terme. De plus, beaucoup de modèles et d'analyses sont jugés trop complexes et difficiles à mettre en œuvre. Troisièmement, les réseaux trophiques peuvent être considérés comme un outil difficilement opérationnel, bien résumé par la question teintée d'humour de Strong (1988) "est-ce que ce n'est pas prendre une échelle pour ramasser des fraises?".

Pourtant, de plus en plus de travaux montrent l'intérêt de l'étude des réseaux trophiques en écologie appliquée (Crowder, Reagan & Freckman 1996, Vander Zanden, Olden & Gratton 2006, Memmott 2009).

1.2 Intérêts de l'étude des réseaux trophiques en écologie appliquée

La prise en compte des interactions trophiques en écologie appliquée est un enjeu important. Tout d'abord, les interactions trophiques font partie des interactions les plus fondamentales dans les systèmes vivants. Sans matière, ni énergie, aucun organisme ne peut vivre, croître, ni se reproduire. Pour certains écologues, les autres interactions, p. ex. compétition et mutualisme, peuvent même être envisagées comme l'effet d'un troisième agent sur l'interaction fondamentale entre une population et sa ressource limitante (Arditi & Ginzburg 2012).

Ensuite, l'étude des réseaux trophiques dispose d'un corpus théorique bien développé avec des concepts importants et de nombreux modèles explorés (Memmott 2009).

De plus, l'étude des réseaux trophiques permet d'intégrer différents niveaux d'organisation, de l'organisme à l'écosystème, et ainsi de fournir un cadre pour relier les gestions à l'échelle des populations et des écosystèmes (Crowder, Reagan & Freckman 1996, Thompson *et al.* 2012). Enfin, les réseaux trophiques constituent un outil de compréhension, visualisation et communication au sujet des interconnexions complexes au sein des écosystèmes (Harper-Smith *et al.* 2005).

Un des intérêts majeurs de l'étude des réseaux trophiques pour l'écologie appliquée est la possibilité de prendre en compte des effets indirects, comme par exemple des cascades trophiques. De nombreux phénomènes intéressant directement l'écologie appliquée, tels que, parmi beaucoup d'autres, les dynamiques d'invasions biologiques, d'épidémies, des cycles biogéochimiques et des régimes des feux de forêts peuvent en effet être profondément

influencés par des cascades trophiques gouvernées par les populations de prédateurs supérieurs (Estes *et al.* 2011).

La prise en compte des effets indirects, au sein et entre les écosystèmes, permet de mieux comprendre les conséquences des multiples problèmes environnementaux évoqués au paragraphe 1.1 précédent. L'exemple des basculements observés dans le fonctionnement des écosystèmes de la Mer Noire depuis les années 1970 illustre bien l'importance de prendre en compte les interactions trophiques indirectes pour mieux comprendre les effets des multiples modifications induites par les activités humaines. Les effondrements des populations de grands prédateurs, dans les années 1970, puis des petits pélagiques, dans les années 1980, du fait de leur surexploitation par des pêcheries industrielles ont provoqué de multiples effets en cascades, en conjonction et amplifiés par d'autres modifications comme les rejets de polluants et l'introduction d'espèces allochtones (Daskalov *et al.* 2007, Oguz *et al.* 2012). L'effondrement des populations de grands prédateurs a provoqué la croissance des populations de petits pélagiques et indirectement l'augmentation de la biomasse du phytoplancton (Daskalov 2002, Oguz & Gilbert 2007). L'effondrement, par la suite, des populations de petits pélagiques a favorisé l'explosion des populations de gélatineux, et particulièrement l'explosion du cténophore *Mnemiopsis leidyi*, introduit accidentellement en Mer Noire (Daskalov *et al.* 2007, Oguz & Gilbert 2007, Oguz *et al.* 2012). Ces changements, conduisant à l'augmentation de la turbidité de l'eau, l'accumulation de matières organiques mortes et la baisse des concentrations en oxygène dissous, ont bouleversé les communautés benthiques avec des mortalités massives d'organismes comme les algues rouges ou des bivalves filtreurs (Daskalov 2002, Daskalov *et al.* 2007, Oguz & Gilbert 2007, Oguz *et al.* 2012). Toutes ces boucles de rétroactions positives, déclenchées par les activités humaines, ont provoqué le basculement du fonctionnement de ces écosystèmes avec des modifications profondes des interactions trophiques et des flux de matière et d'énergie.

De plus, la prise en compte des interactions trophiques permet de développer une dimension plus "fonctionnelle" dans les opérations de restauration mais aussi d'améliorer leur efficacité et de mieux évaluer les conséquences indirectes potentielles qui peuvent être inattendues voire même contre-productives et dangereuses (Mommott 2009). L'efficacité d'opérations d'éradication de populations invasives dépend notamment de la configuration du réseau trophique dans lequel ces populations sont insérées (Zavaleta, Hobbs & Mooney 2001). L'exemple des tentatives d'éradication des populations de lapins et de chats, introduites au

XIX^{ième} siècle, sur l'île Macquarie illustre parfaitement ce point. La baisse de la population de lapins, suite à l'introduction intentionnelle du virus de la myxomatose, a conduit à l'augmentation de la prédation des oiseaux marins par les chats et ainsi indirectement, à une diminution des populations de ces oiseaux (Bergstrom *et al.* 2009). La campagne d'éradication de la population de chats qui a été mise en œuvre par la suite a fait échouer la tentative d'éradication de la population de lapins qui a explosé, ainsi que les populations de rats et souris, elles-aussi introduites (Scott & Kirkpatrick 2008, Bergstrom *et al.* 2009).

L'étude des réseaux trophiques est aussi essentielle pour la compréhension des effets de la diffusion de multiples polluants persistants (Rasmussen *et al.* 2008) et les phénomènes de bioamplification au sein des réseaux trophiques (Kelly *et al.* 2007). Par exemple, Rasmussen *et al.* (2008) montrent que les pollutions métalliques ont des effets directs sur la physiologie des perchaudes *Perca flavescens* de lacs canadiens mais aussi des effets indirects via la modification de leurs populations de proies. Ces pollutions modifient en effet les communautés d'invertébrés benthiques avec la présence d'espèces résistantes de plus petite taille conduisant indirectement à une diminution des taux de croissances de ces perches canadiennes.

Toutes ces questions d'écologie appliquée, posées à travers les exemples précédents, se retrouvent dans le cas des estuaires qui constituent des milieux littoraux originaux et complexes.

2. Les systèmes estuariens

Un estuaire est la zone de rencontre des eaux fluviales et des eaux marines. Le mot estuaire, dérivé du latin *aestuar* "bouillir", désigne littéralement un endroit où l'eau "bouillonne". Chaque embouchure d'un cours d'eau présente des caractéristiques qui lui sont propres, peut être décrit par de nombreuses variables, et forme une continuité dans l'espace et dans le temps. De ce fait, il existe différentes définitions d'un estuaire, et elles ont fait l'objet de nombreuses discussions (Elliott & McLusky 2002, Potter *et al.* 2010).

2.1 Importance écologique et sociale

Les estuaires ont une importance considérable pour de très nombreuses espèces et pour les sociétés humaines qui dépasse de loin le cadre strict de l'estuaire (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008, Barbier *et al.* 2011, Day *et al.* 2013). Recevant les eaux de tout un bassin versant, les estuaires sont des zones d'activités biogéochimiques intenses (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007). Ce sont des zones tampons qui filtrent et recyclent les sédiments, nutriments et matières organiques grâce à une forte activité microbienne et d'abondantes populations de détritivores (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Day *et al.* 2013).

Les estuaires sont des zones clés dans les cycles de vie de nombreuses espèces marines, dulçaquicoles et terrestres (Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013). Ce sont des zones importantes de "nourricerie" pour les juvéniles de nombreuses espèces de poissons et crustacés (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008), des zones d'alimentation pour de nombreuses espèces, notamment des poissons et des oiseaux (Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013), des zones de reproduction pour des espèces de poissons et crustacés (Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013) et des zones de transit obligatoires pour les espèces amphihalines catadromes et anadromes (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008).

Les estuaires ont été très tôt occupés par les premières civilisations, jusqu'à nos jours où beaucoup de grandes mégapoles urbaines sont situées à leur proximité (Lotze *et al.* 2006, Lotze 2010). Axes de communication privilégiés, de nombreux complexes portuaires et industriels ont été aménagés. Beaucoup de pêcheries dépendent directement et indirectement des estuaires (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013). Ainsi, les estuaires fournissent de nombreux services écosystémiques (Barbier *et al.* 2011).

A l'interface du bassin versant et de l'océan, les estuaires sont donc des lieux où convergent de multiples intérêts (voies de communication, productions et extractions de ressources, urbanisme, etc.) mais aussi de multiples vulnérabilités ("goulot d'étranglement" et stockage des apports contaminants, modifications des débits fluviaux, élévation du niveau des océans, invasions biologiques, etc.). De profondes modifications du fonctionnement des estuaires se

sont accélérées au cours des 150 à 300 dernières années (Jackson *et al.* 2001, Lotze *et al.* 2006, Lotze 2010).

2.2 Des modifications profondes de la structure et du fonctionnement des systèmes estuariens

Les estuaires font partie des écosystèmes les plus modifiés et menacés de notre planète (Jackson *et al.* 2001, Lotze *et al.* 2006, Wolanski 2007). Tous les problèmes environnementaux majeurs, évoqués au paragraphe 1.1 de ce chapitre, se retrouvent au niveau de ces systèmes fortement anthropisés.

Les habitats estuariens ont été et sont profondément transformés par les sociétés humaines : construction de complexes portuaires et industriels, de barrages, endiguement et chenalisation, poldérisation, extraction de granulats et dragage, etc. (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Lotze *et al.* 2006, Wolanski 2007, Lotze 2010, Day *et al.* 2013). Des aménagements de grande ampleur (création et entretien de chenaux de navigation, aménagement de terminaux portuaires, stabilisation des berges, assèchements et comblements, etc.) ont été entrepris sur beaucoup de grands estuaires afin de faciliter la navigation et l'accès à des navires de forts tonnages. Les profils en travers et en long de ces estuaires ont été considérablement modifiés. Par exemple, l'aval de la Seine était un fleuve large, peu profond avec de nombreux méandres libres et des îles (GIP Seine-Aval <http://seine-aval.crihan.fr>). Depuis le milieu du XIX^{ième} siècle, d'importants travaux ont été réalisés (endiguement, dragage, etc.), faisant passer, à Rouen, la hauteur d'eau disponible pour la navigation de 3m en 1850 à près de 10 m en 1980 (GIP Seine-Aval). D'autres aménagements, comme le remblai du pont de Normandie ou l'agrandissement du port du Havre, ont transformé d'importantes zones de vasières intertidales et nécessité la construction de digues et chenaux de navigation supplémentaires. La superficie des vasières intertidales a été considérablement réduite, passant de 130 km² en 1834 à 30 km² en 2000 (Dauvin & Desroy 2005). Tous ces travaux d'aménagement ont bouleversé la dynamique hydromorphosédimentaire de l'estuaire de la Seine. La morphologie de l'embouchure a perdu sa forme évasée caractéristique des estuaires à dominance tidale et a été cloisonnée en trois chenaux. Le volume oscillant d'eau entrant dans l'estuaire a diminué de 75

% (GIP Seine-Aval). La bathymétrie a été complètement transformée avec des phénomènes d'érosion et de colmatage.

Autre exemple en France, l'estuaire de la Loire a aussi fait l'objet de nombreux aménagements lourds afin de creuser un chenal de navigation profond jusqu'à Nantes (GIP Loire Estuaire www.loire-estuaire.org). Un resserrement du fleuve, notamment par endiguement et suppression des bras secondaires, a permis d'augmenter la vitesse du fleuve et son pouvoir érosif. Le surcreusement du lit de l'estuaire de la Loire et la suppression des îles et bras secondaires ont renforcé l'intrusion de l'onde de marée qui est remontée de 24 kilomètres par rapport au début du XX^{ième} siècle (GIP Loire Estuaire).

La dynamique et l'intensité des débits fluviaux ont été changées du fait de la construction de barrages, comme par exemple celui de Poses sur la Seine, et l'intensification des prélèvements d'eau dans les bassins versants. Par exemple, le débit fluvial moyen entrant dans la Gironde, le plus grand estuaire européen, a diminué de 30 % entre 1960 et 2009 (Le Treut 2013, Delpech *et al.* soumis). Tous ces aménagements ont un impact sur les gradients physico-chimiques. L'augmentation de l'intrusion marine dans les estuaires de la Loire et de la Gironde a modifié la répartition spatiale du gradient de salinité à l'origine de phénomènes de "marinisation" (GIP Loire Estuaire).

Les estuaires sont particulièrement touchés par les modifications des cycles biogéochimiques et la présence de polluants drainés dans tout le bassin versant. Les activités humaines modifient la répartition du bouchon vaseux mais aussi son volume. La dégradation des matières organiques par l'activité bactérienne génère des déficits en oxygène dissous, voire même des zones d'anoxie, constatées notamment pour l'estuaire de la Loire (GIP Loire Estuaire). De plus, le bouchon vaseux concentre des polluants (p. ex. métaux lourds, hydrocarbures aromatiques polycycliques, polychlorobiphényles, pesticides, herbicides, molécules pharmaceutiques, radioisotopes), mais aussi des microorganismes d'origine animale et humaine (virus, bactéries, parasites). Même pour l'estuaire de la Gironde, considéré souvent comme moins pollué que l'estuaire de la Seine, les teneurs élevées en polychlorobiphényles des anguilles de la zone amont de l'estuaire salé a conduit à l'interdiction de sa consommation depuis juillet 2009 (voir p. ex. Bodin *et al.* 2014 pour une étude sur la contamination des communautés de poissons de l'estuaire de la Gironde par les polychlorobiphényles). De plus, l'estuaire de la Gironde connaît une pollution chronique par plusieurs métaux lourds, en particulier le cadmium et le zinc. Les flux de cadmium sont estimés à 25-30 tonnes par an pour les années à fort débit fluvial, et autour de 5 tonnes par an pour les années à faible débit

fluvial (Schäfer *et al.* 2002). Ces niveaux de cadmium sont à l'origine de l'interdiction de l'élevage et de la consommation d'huîtres de l'estuaire de la Gironde depuis 1970. L'estuaire de la Gironde compte aussi la présence d'une centrale nucléaire (CNPE du Blayais), mise en service en 1981. En plus d'induire un échauffement des eaux de 1-3°C dans la zone de rejet des eaux de refroidissement ainsi que des mortalités directes d'organismes (difficiles à estimer et très variables), le CNPE du Blayais rejette vraisemblablement des radioisotopes et des produits de nettoyage des circuits, mais ce dernier point est mal connu. Plusieurs estuaires connaissent aussi des problèmes d'eutrophisation (Day *et al.* 2013). C'est le cas, par exemple, de l'estuaire de l'Ythan en Ecosse, avec des fortes augmentations des teneurs en nitrates d'origine agricole (Raffaelli 1999).

Les estuaires connaissent aussi de nombreuses introductions accidentelles ou volontaires d'espèces allochtones (Lotze *et al.* 2006, Lotze 2010). Par exemple, suite à leur introduction accidentelle, le copépode *Acartia tonsa* et une crevette asiatique *Palaemon macrodactylus* sont en train de coloniser l'estuaire de la Gironde avec succès (Béguer, Girardin & Boët 2007, David, Sautour & Chardy 2007). Plusieurs autres cas d'introduction sont notés, comme le crabe chinois *Eriocheir sinensis* dans les années 1930 (Béguer, Girardin & Boët 2007). Les programmes de suivis à long terme, initiés sur un certain nombre d'estuaires dans le monde, montrent aussi d'importantes modifications des abondances relatives avec des problèmes de surexploitation et même d'extinction d'espèces (Jackson *et al.* 2001, Lotze *et al.* 2006, Lotze 2010). Par exemple, l'estuaire de la Gironde, pourtant considéré comme l'estuaire ayant conservé le plus d'espèces en Europe, connaît une chute des populations de poissons migrateurs amphihalins. De plus de 1000 tonnes à la fin des années 1970, la production annuelle totale des pêches professionnelles est passée à moins de 100 tonnes (Castelnaud 1994). Certaines populations se sont effondrées, comme celles de l'esturgeon européen *Acipenser sturio* ou de l'éperlan *Osmerus eperlanus* (Pronier & Rochard 1998, Rochard *et al.* 2001). La situation de l'esturgeon européen est particulièrement critique puisque la population de l'estuaire de la Gironde est la dernière pour cette espèce classée en danger critique d'extinction par l'IUCN (www.iucnredlist.org). Un programme de réintroduction est en cours sur l'estuaire de la Gironde, avec des milliers de jeunes individus relâchés (Williot *et al.* 2011).

La zone d'échantillonnage dans le cadre des protocoles de suivi du CNPE du Blayais (zone mésohaline) présente une diminution des abondances des espèces migratrices amphihalines, p. ex. aloses, anguille, flet, éperlan, mais une augmentation de l'abondance de certaines espèces

marines, p. ex. bar, anchois, maigre, sprat (Delpech, soumis, Chaalali *et al.*, *in prep*). Une diminution significative de l'abondance du mysidacé *Mesopodopsis slabberi* est aussi notée depuis 1978 (David *et al.* 2005). La remontée du front de salinité et du bouchon vaseux, l'augmentation locale de la température par le CNPE du Blayais, renforçant un réchauffement global estimé à 1°C sur l'estuaire de la Gironde, ont sensiblement modifié la distribution spatiale des différentes populations. Par exemple, l'observation de la remontée vers l'amont des copépodes *Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa* pourrait être attribuée à la remontée du bouchon vaseux (David *et al.* 2005, Chaalali *et al.* 2013).

Les quelques exemples connus et non-exhaustifs évoqués ci-dessus dans le cas des grands systèmes estuariens français, Gironde, Loire, Seine, et de l'estuaire écossais de l'Ythan, illustrent les profondes modifications du fonctionnement hydrosédimentaire, des paramètres physico-chimiques et des communautés, que connaissent la grande majorité des estuaires européens et plus généralement sur tous les continents de notre planète (Jackson *et al.* 2001, Lotze *et al.* 2006, Lotze 2010).

Face à ces modifications majeures aux conséquences présentes et à venir lourdes pour les sociétés humaines, l'écologie appliquée est sollicitée et des opérations de conservation et restauration sont tentées, non sans de très nombreuses difficultés pour évaluer leurs résultats (Kennish 2000, Zedler 2001, Livingston 2006, Elliott *et al.* 2007, Palmer 2009, Borja *et al.* 2010). Dans ce contexte, de nombreux auteurs soulignent l'importance de l'étude des réseaux trophiques comme un outil de gestion plus "écosystémique" des systèmes estuariens (Wolanski 2007, Day *et al.* 2013).

3. L'étude des réseaux trophiques

A partir notamment des travaux d'Elton (1927), Lindeman (1942), Odum (1953), MacArthur (1955), l'étude des réseaux trophiques a fait l'objet de très nombreux développements avec une diversité de concepts et de modèles. Schématiquement, deux grandes voies de recherche ont été suivies : une analyse fine du comportement de sous-systèmes ou modules (p. ex. Hastings & Powell 1991, Abrams & Roth 1994, Holt, Grover & Tilman 1994, McCann & Yodzis 1994b, Holt 1997, Holt & Polis 1997, McCann, Hastings & Huxel 1998, Tanabe & Namba 2005), ou une analyse locale et plus statique de réseaux complexes et détaillés

essayant de prendre en compte l'ensemble des proies et des prédateurs (p. ex. Yodzis 1988, Martinez 1991, Pimm, Lawton & Cohen 1991, Martinez 1992, Yodzis 1998, Yodzis 2000, Bersier, Banašek-Richter & Cattin 2002, Krause *et al.* 2003).

3.1 Etude de modules

Un module correspond à une configuration simple, généralement entre trois et six populations en interaction. Les modules les plus étudiés sont notamment les chaînes trophiques (p. ex. Rosenzweig 1973, Oksanen *et al.* 1981, Hastings & Powell 1991, Abrams & Roth 1994, McCann & Yodzis 1994b), la compétition par exploitation (p. ex. Tilman 1977, Tilman 1982, Holt, Grover & Tilman 1994), la compétition "apparente" (p. ex. Holt 1977, Holt & Lawton 1993, Holt, Grover & Tilman 1994), la prédation "clé de voûte" (p. ex. Holt, Grover & Tilman 1994, Leibold 1996), ou la prédation "intragilde" (p. ex. Polis, Myers & Holt 1989, Polis & Holt 1992, Holt & Polis 1997, Tanabe & Namba 2005, Namba, Tanabe & Maeda 2008).

Les comportements de ces assemblages simples peuvent souvent être étudiés de manière approfondie. Les outils mathématiques d'analyse des systèmes dynamiques permettent notamment une étude plus large, c.-à-d. non limitée aux dynamiques locales au voisinage d'un point d'équilibre, des comportements d'un système d'équations différentielles spécifique.

L'étude de ces modules pose la question de leurs significations en écologie. En effet, les réseaux trophiques décrits sont d'une très grande complexité (p. ex. Polis 1991), et il est très difficile de déduire le comportement d'un réseau complexe à partir de configurations aussi simples (Bascompte 2009, Cohen *et al.* 2009). Des travaux s'attachent à mieux identifier la présence de ces modules dans les réseaux trophiques actuellement décrits (p. ex. Arim & Marquet 2004, Bascompte & Melián 2005, Kondoh 2008, Cohen *et al.* 2009) et de mieux comprendre les effets d'interactions entre modules (Milo *et al.* 2002).

L'écologie appliquée fait de plus en plus appel, directement ou indirectement, aux concepts développés par cette approche. Parallèlement, mais souvent perçue par opposition, une autre voie de recherche s'attache à décrire et analyser des réseaux de taille plus importante.

3.2 Etude plus globale des réseaux

Sur la base d'observations de terrain et de laboratoire, des réseaux trophiques détaillés sont construits, p. ex. celui de l'estuaire de l'Ythan représenté à la Fig. 3.9 du Chapitre 3 avec 93 espèces (Hall & Raffaelli 1991), de la *Coachella Valley* avec notamment 174 espèces de plantes, 138 espèces de vertébrés, 55 espèces d'araignées (Polis 1991), ou du *Little Rock lake* avec 182 espèces (Martinez 1991).

Paine (1980) distingue trois niveaux de description d'un réseau trophique : la topologie, les flux de matière et d'énergie, et une description plus fonctionnelle des effets entre populations. Ces trois niveaux de description reposent sur la même structure de base des interactions entre proies et prédateurs mais décrivent une même interaction trophique sous différents aspects. Le premier niveau décrit chaque interaction trophique en termes de présence ou d'absence, le second caractérise chaque interaction trophique par l'intensité du flux de matière ou d'énergie, et le troisième niveau caractérise chaque interaction trophique en termes d'effets sur la dynamique de la population de proies et de la population de prédateurs (Paine 1980).

3.2.1 Analyse de la topologie

La première perspective décrit la topologie du réseau trophique, c'est-à-dire la position des différents éléments et les connexions entre eux. Pour beaucoup de réseaux trophiques, ce sont les seules informations disponibles, car la présence ou l'absence de relations trophiques est relativement plus accessible aux écologues en comparaison aux données sur les flux ou la dynamique des populations. L'analyse de la topologie de ces réseaux trophiques a fait l'objet de nombreux travaux visant, par exemple, à décrire les propriétés des nœuds et des arcs (p. ex. Cohen 1977, Cohen 1978, Sugihara, Schoenly & Trombla 1989, Cohen, Briand & Newman 1990, Hall & Raffaelli 1991, Martinez 1991, Polis 1991, Martinez 1992), à reproduire ces propriétés à l'aide d'algorithmes de construction de réseaux (p. ex. Cohen, Briand & Newman 1990, Williams & Martinez 2000, Cattin *et al.* 2004), à rechercher des nœuds importants, notamment à l'aide d'indices topologiques (p. ex. Jordán 2001a, Jordán 2001c, Jordán 2001b, Jordán & Scheuring 2002, Jordán, Liu & van Veen 2003, Allesina & Bodini 2004, Jordán & Scheuring 2004, Jordán, Liu & Wyatt 2005, Jordán, Liu & Davis 2006, Abarca-Arenas *et al.* 2007, Jordán, Liu & Mike 2009). Sur la base de ces indices topologiques, certains auteurs

proposent de mettre en évidence des espèces qui ont des positions clés, notamment en terme de fragilité des réseaux, permettant de cibler des mesures de conservation prioritaires (Jordán, Liu & Davis 2006, Jordán, Benedek & Podani 2007).

Un des principaux problèmes de ces analyses est la non-prise en compte de l'intensité des différentes interactions (Paine 1980, Paine 1988). Toutes les interactions sont considérées comme équivalentes, alors que ce n'est pas le cas dans les écosystèmes. Les nombreuses incertitudes concernant la topologie des réseaux trophiques constituent aussi un problème important (Polis 1991). Afin de prendre en compte ces problèmes, des travaux ont cherché à quantifier la sensibilité des indices à la topologie des réseaux (p. ex. Fedor & Vasas 2009, Jordán & Osváth 2009) et à inclure des différences dans les intensités d'interaction, notamment sur la base des flux de matière ou d'énergie (p. ex. Scotti, Bondavalli & Bodini 2009, Fann & Borrett 2012).

3.2.2 Analyse des flux de matière et d'énergie

La seconde perspective décrit les réseaux trophiques en termes de flux de matière ou d'énergie. Chaque interaction trophique est décrite par la quantité de matière ou d'énergie transférée par unité de temps. Cette approche met l'accent sur les stocks et les flux plutôt que sur la dynamique des populations. L'étude des flux de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques a fait l'objet de nombreux travaux (Odum 1953, Ulanowicz 1986, Wulff, Field & Mann 1989, Patten & Jorgensen 1996) visant notamment à développer des méthodes d'estimation des flux (p. ex. Vézina & Platt 1988, Vézina 1989, Niquil *et al.* 1998, Vézina & Savenkoff 1999, Vézina & Pahlow 2003, Ulanowicz & Scharler 2008), à étudier les sources, la distribution, les temps de résidence et le recyclage de la matière et de l'énergie dans les écosystèmes (p. ex. Higashi 1986a, Higashi 1986b, Higashi, Burns & Patten 1989, Higashi, Burns & Patten 1993), ou à définir des indices de fonctionnement (p. ex. Finn 1976, Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997, Ulanowicz 2003).

L'analyse entrée-sortie, développée en économie par Wassili Leontief (1936, 1951, 1966), lauréat du prix Nobel d'économie en 1973, est au cœur de ces développements. Depuis son introduction en écologie par Hannon (1973), l'analyse entrée-sortie a fait l'objet de très nombreux développements (p. ex. Finn 1976, Patten *et al.* 1976, Patten 1982, Hallam &

Antonios 1985, Higashi 1986a, Higashi 1986b, Szyrmer & Ulanowicz 1987, Higashi, Burns & Patten 1989, Higashi & Patten 1989, Higashi, Burns & Patten 1993, Allesina, Bondavalli & Scharler 2005, Gattie *et al.* 2006, Patten 2006, Schramski *et al.* 2006, Borrett, Fath & Patten 2007, Schramski *et al.* 2007, Borrett & Salas 2010, Borrett, Whipple & Patten 2010, Borrett & Freeze 2011, Borrett, Freeze & Salas 2011, Fann & Borrett 2012). Les approches développées par Robert Ulanowicz au *Maryland Chesapeake Biological Laboratory* (Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997, Ulanowicz 2003, Ulanowicz, Jorgensen & Fath 2006) et par Bernard Patten à l'Université de Géorgie (Patten *et al.* 1976, Patten 1982, Patten 1985, Patten 1992, Fath & Patten 1999, Patten 2006) sont actuellement les plus connues et utilisées. Ces approches ont bénéficié de logiciels disponibles gratuitement qui permettent de réaliser certaines de ces analyses. Le plus connu est le logiciel Ecopath (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004) qui permet d'estimer des valeurs de flux de matière ou d'énergie et offre aussi la possibilité de calculer des indices basés sur les travaux d'Ulanowicz (Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Puccia 1990, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997, Ulanowicz 2003, Ulanowicz, Jorgensen & Fath 2006). D'autres logiciels ont été développés comme NETWRK (Ulanowicz & Kay 1991), WAND (Allesina & Bondavalli 2004), ou Econet (Kazanci 2007).

Bernard Patten a développé la *Network Environ Analysis* (Patten *et al.* 1976, Patten 1982, Patten 1985, Patten 1990, Patten 1992) comprenant trois types d'analyses : la *flow* ou *throughflow analysis*, la *storage analysis* et l'*utility analysis* (Fath & Patten 1999). La *throughflow analysis* vise à donner des informations sur la distribution des flux directs et indirects ainsi que des taux de recyclage pour le réseau modélisé. Ce type d'analyse a aussi été développé par d'autres chercheurs comme Hannon (1973), Finn (1976), ou Ulanowicz (1986). La *storage analysis* étudie notamment la répartition des stocks et les taux de rétention de matière ou d'énergie dans les différents compartiments du système modélisé (Fath & Patten 1999). Enfin, l'*utility analysis* a pour objectif d'étudier les relations directes et indirectes entre les différents groupes fonctionnels du réseau modélisé (Fath & Patten 1999). Cette analyse est proche des *Mixed Trophic Impacts* (MTI) développés par Ulanowicz (Ulanowicz & Puccia 1990, Scharler & Fath 2009).

La relative facilité d'accès à ces analyses en comparaison à d'autres approches, couplée à une vision plus "écosystémique", expliquent l'intérêt de l'écologie appliquée pour ce type d'approche, comme par exemple dans le cadre des problèmes liés aux pêcheries (p. ex.

Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004, Morissette, Pedersen & Nilsen 2009, Morissette, Kaschner & Gerber 2010a, Morissette, Kaschner & Gerber 2010b, Morissette, Christensen & Pauly 2012, Lassalle *et al.* 2014), ou à l'évaluation de l'état de fonctionnement d'un écosystème (Ulanowicz 1986).

Ces différentes approches de l'étude des flux et des stocks de matière et d'énergie constituent un domaine important de l'écologie des écosystèmes (Loreau 2010a).

3.2.3 Analyse des effets sur la dynamique

La troisième perspective, quant à elle, est plus ancrée dans l'écologie des communautés. Elle décrit les réseaux trophiques en termes d'effet sur la dynamique des populations de proies et de prédateurs. Par conséquent, chaque interaction trophique peut être décomposée en un effet direct, généralement positif, de la population de proies sur la population de prédateurs, ainsi qu'un effet direct, généralement négatif, de la population de prédateurs sur la population de proies.

L'estimation des valeurs de ces effets directs est très difficile et n'est pas directement accessible aux écologues. Un nombre important de travaux en écologie des communautés a abordé ce problème au travers d'expérimentations dans lesquelles l'abondance de populations est manipulée (p. ex. Paine 1966, Paine 1974, Paine 1992, Wootton 1992, Menge *et al.* 1994, Wootton 1997, Berlow 1999). Une grande diversité d'approches a été développée (Laska & Wootton 1998, Berlow *et al.* 1999). Différentes stratégies, pour manipuler l'abondance d'une population et suivre les effets sur les abondances des autres populations, ont été utilisées. Pour des raisons pratiques, dans la majorité des expérimentations, une population est complètement exclue d'une communauté locale (p. ex. Paine 1966, Power, Matthews & Stewart 1985, Morin, Lawler & Johnson 1988). Bender *et al.* (1984) distinguent les *pulse experiments*, dans lesquelles la manipulation de l'abondance d'une population n'est pas maintenue dans le temps, des *press experiments*, dans lesquelles la manipulation de l'abondance de la population perturbée est maintenue dans le temps. De nombreux travaux théoriques ont été publiés dans ce domaine (Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988). Les modèles de Lotka-Volterra et les "matrices de communauté" ont été au cœur de toutes ces approches. Une matrice de communauté représente toutes les interactions directes entre les différentes populations d'une

communauté (Levins 1968, Laska & Wootton 1998, Novak *et al.* 2011). Elle a été un outil central du débat sur les relations entre la diversité et la stabilité (depuis May 1973a, jusqu'à Allesina & Tang 2012). De plus, l'inverse de la matrice de communauté permet d'étudier les effets de *press perturbations* théoriques sur l'abondance de chaque population de la communauté (Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988, Laska & Wootton 1998, Novak *et al.* 2011). Cette méthodologie a connu un intense développement théorique au cours des années 1970-1980 (p. ex. Levins 1968, Vandermeer 1970, Vandermeer 1972, May 1973a, Levins 1974, Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988) avec des analyses quantitatives mais aussi qualitatives dont l'analyse des boucles ou *loop analysis* développée par Richard Levins (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Dambacher *et al.* 1999, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007).

L'inverse de la matrice de communauté a été beaucoup utilisée en écologie des communautés afin de quantifier les effets indirects dans les modèles d'interactions entre populations (Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988, Laska & Wootton 1998). La confrontation aux difficultés pour estimer les éléments d'une matrice de communauté ainsi qu'aux nombreuses incertitudes dans les résultats de l'inverse, aussi bien en qualitatif qu'en quantitatif (Yodzis 1988, Yodzis 1998, Yodzis 2000), a marqué un déclin de l'utilisation de ces approches dans les années 1990. Plus récemment, un regain d'intérêt pour la matrice de communauté est observé à la suite de travaux visant à mieux quantifier les incertitudes de la *loop analysis* (Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003, Hosack, Li & Rossignol 2009) ou à estimer les éléments de matrices de communauté à partir des flux de matière et d'énergie (deRuiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Neutel *et al.* 2007, Moore & de Ruiter 2012) et de relations d'allométrie (Emmerson & Raffaelli 2004, Montoya *et al.* 2009, O'Gorman *et al.* 2010). Dambacher, Li & Rossignol (2002), Dambacher, Li & Rossignol (2003), et Dambacher *et al.* (2003) ont développé une méthode d'analyse des incertitudes de l'analyse des boucles en utilisant le permanent d'une matrice. Rochette *et al.* (2009) et Bondavalli *et al.* (2009) proposent de construire une matrice de communauté à partir de la matrice des *Mixed Trophic Impacts* d'Ulanowicz & Puccia (1990) (voir section 3.2.2 précédente).

Ces recherches à propos de la matrice de communauté et de ses différentes analyses intéressent aussi l'écologie appliquée (Bodini, Giavelli & Rossi 1994, Novak *et al.* 2011). La

prise en compte de l'ensemble du réseau trophique et la possibilité d'étudier les effets indirects de *press perturbations* rentrent dans le cadre d'approches plus "écosystémiques". De plus, la matrice de communauté est un outil qui peut sembler plus intuitif et plus simple que l'étude des modèles évoqués au paragraphe 3.1.

L'analyse des boucles est d'ailleurs proposée comme un outil d'importance en écologie appliquée par certains auteurs. Carey *et al.* (2013) soutiennent que la "*loop analysis is an underutilized qualitative tool for EBM [Ecosystem-Based-Management]*". Par exemple, à l'aide de l'analyse des boucles, Dambacher *et al.* (2007) ont étudié l'impact des activités d'extraction minière sur les communautés de poissons de récifs coralliens et sur le système socioéconomique d'une île de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Marzloff *et al.* (2011) s'intéressent aux mécanismes de basculement du fonctionnement d'écosystèmes littoraux en Tasmanie. Ramos-Jiliberto, Garay-Narvaez & Medina (2012) analysent les conséquences de la pollution par les mines de cuivre sur les communautés intertidales au Chili. Arkoosh *et al.* (2004) discutent différentes possibilités d'évaluation et de suivi des effets de polluants sur les communautés de saumons du Pacifique en tenant compte de leurs parasites. Dans un article paru en 2011 dans le *Journal of Applied Ecology*, Raymond *et al.* (2011) comparent différents scénarios d'éradication d'espèces invasives dans le cadre du *Macquarie Island Pest Eradication Project* à l'aide de l'analyse des boucles (voir précédemment dans ce chapitre au paragraphe 1.2). Ramsey & Veltman (2005) étudient différents scénarios de contrôle de prédateurs pour la conservation du Glaucope cendré de l'Île du Nord, une espèce menacée d'extinction en Nouvelle-Zélande. L'approche de la matrice de communauté a aussi été appliquée dans le cadre de nombreux problèmes liés aux pêcheries comme, entre autres, les questions de compétition avec les grands prédateurs (Yodzis 1998, Yodzis 2000), l'introduction d'espèces d'intérêt commercial (Ortiz & Stotz 2007), l'évaluation de différents scénarios de gestion (Ortiz 2003, Ortiz & Wolff 2004, Metcalf *et al.* 2008, Ortiz & Wolff 2008, Metcalf 2010, Metcalf, Moyle & Gaughan 2010), la mise en place d'indicateurs (Dambacher *et al.* 2009, Metcalf, Pember & Bellchambers 2011), ou les effets des changements climatiques (Dambacher *et al.* 2010). La question des applications de l'analyse de la matrice de communauté est donc importante.

4. Problématique et objectifs de la thèse

L'analyse de la matrice de communauté est une approche théorique et son application à des problèmes de gestion en écologie ne doit se faire que dans un cadre bien délimité en fonction de la question de gestion, des propriétés des organismes étudiés et de leur écosystème, ainsi que des données disponibles.

4.1 Problématique

Les concepts et méthodes de l'écologie théorique ont un rôle très important à jouer en écologie appliquée mais de nombreux problèmes se posent et les exemples d'utilisations inappropriées sont nombreux (Doak & Mills 1994, Driscoll & Lindenmayer 2012). Les risques de faire des projections fausses et des recommandations de gestion inefficaces et même contre-productives ou dangereuses sont fortement accentués par l'utilisation systématique et généralisée d'approches qui ne peuvent pas s'appliquer à toutes les situations (Doak & Mills 1994). De plus, la focalisation sur un nombre très limité de phénomènes et de méthodes par suite de l'utilisation d'une approche théorique particulière comporte aussi le risque d'oublier les autres phénomènes écologiques possibles et la palette des autres approches disponibles (Driscoll & Lindenmayer 2012). Le développement de "courants de pensée" repliés sur eux-mêmes, l'utilisation de concepts et de termes mal définis et imprécis peut entraver la communication entre les chercheurs et avec les gestionnaires, susciter des débats stériles et ainsi freiner l'avancée des recherches et de leurs applications (Driscoll & Lindenmayer 2012).

Ces risques sont présents dans l'utilisation des méthodes d'analyse de la matrice de communauté en écologie des estuaires.

Tout d'abord, l'association de ces méthodes matricielles aux méthodes de gestion "écosystémiques", leur relative facilité, a priori, de mise en œuvre et d'interprétation par rapport à d'autres approches de modélisation, l'absence quasi-systématique de possibilité d'évaluation de la construction des réseaux et de validation des prédictions sont des risques d'utilisations abusives et mal adaptées aux propriétés des écosystèmes considérés ou aux problématiques de gestion étudiées.

De même, la focalisation sur les matrices au risque de s'enfermer dans les problèmes de leur paramétrisation et de la définition d'une valeur unique pour chaque interaction peut très souvent faire oublier la signification des modèles sous-jacents et la richesse des approches utilisables.

Enfin, en plus des nombreuses incertitudes sur les "prédictions" (Yodzis 1988, Yodzis 1998, Yodzis 2000), c'est un domaine qui compte de très nombreux termes mal définis, source de confusions et de controverses. Par exemple, le terme "matrice de communauté" a été utilisé pour des matrices différentes comme la matrice d'interaction de modèles de Lotka-Volterra (p. ex. Laska & Wootton 1998, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007, O'Gorman *et al.* 2010, Berg *et al.* 2011) ou la matrice Jacobienne calculée à un point d'équilibre d'un système d'équations différentielles (p. ex. May 1973a, May 1973b, Yodzis 1988, deRuiter, Neutel & Moore 1995, Neutel *et al.* 2007, Allesina & Pascual 2008, Christianou & Kokkoris 2008, Montoya *et al.* 2009, Novak *et al.* 2011, Allesina & Tang 2012), en plus de la formulation originelle de Levins (1968), conduisant à beaucoup de confusions dans la littérature (Berlow *et al.* 2004). De plus, avec les travaux récents de Rochette *et al.* (2009) et Bondavalli, Favilla & Bodini (2009), se pose la question des similarités et différences entre les analyses de la matrice de communauté et les analyses entrée-sortie. Ces approches s'intéressent toutes les deux aux réseaux trophiques, utilisent un même objet mathématique, et partagent les mêmes termes comme, par exemple, celui d'"effet indirect", source de profondes controverses sur des questions méthodologiques et d'interprétation (p. ex. Wiegert & Kozlowski 1984, Higashi & Patten 1989, Pilette 1989, Loehle 1990, Patten 1990).

Ces méthodes matricielles appartiennent à deux courants en écologie qui sont profondément divisés (Lawton & Jones 1993, Loreau 2010a, Loreau 2010b). La matrice de communauté est un outil qui a beaucoup été utilisé en écologie des communautés (depuis Levins 1968, jusqu'à Novak *et al.* 2011). Les matrices entrée-sortie sont des outils qui se rattachent au vaste domaine de l'écologie des écosystèmes (depuis Hannon 1973, jusqu'à Borrett, Whipple & Patten 2010). Il n'y a cependant pas de populations en dehors d'un écosystème, et un écosystème sans ses composantes biologiques n'est plus un écosystème. Etablir des liens entre ces deux perspectives est donc un enjeu majeur en écologie (Lawton & Jones 1993, Gillooly, Allen & Brown 2005, Loreau 2010a, Loreau 2010b, Massol *et al.* 2011).

Afin de contribuer à résoudre les problèmes d'utilisation des approches théoriques en écologie appliquée, Driscoll & Lindenmayer (2012) insistent notamment beaucoup sur la nécessité de mieux comprendre, évaluer et synthétiser les conditions d'application des différentes théories en écologie et de leurs méthodes associées, de clarifier et préciser les questionnements clés, les méthodes, le vocabulaire et les définitions des termes utilisés.

Au vue des problèmes évoqués précédemment, il est nécessaire de clarifier les similarités, les différences et les conditions d'application des différentes approches matricielles d'analyse des réseaux d'interaction en écologie. C'est dans cette continuité que se situe ce travail de thèse.

4.2 Objectifs et plan de la thèse

Ce travail de thèse se structure en trois parties.

La première partie (Chapitre 2) propose des éléments pour clarifier la définition du terme "matrice de communauté" et des analyses associées, en particulier des analyses de *press perturbations*. Les conséquences du choix des différentes matrices sont montrées. L'objectif de ce chapitre est de mettre en évidence les différentes hypothèses et de les confronter aux propriétés des écosystèmes estuariens afin de mieux cerner les conditions d'application. Sur la base des travaux de Yodzis (1988), d'Higashi & Nakajima (1995), et de Nakajima & Higashi (1995), un développement détaillé des analyses de *press perturbation* est présenté. Celui-ci permet d'approcher la dynamique transitoire entre les deux points d'équilibre asymptotiquement stable et pourrait constituer un premier pas vers l'amélioration des possibilités de validation des "prédictions" de l'inverse de la matrice de communauté.

La seconde partie (Chapitre 3) propose des éléments pour clarifier l'étendue des incertitudes dans le signe des éléments de l'inverse de la matrice Jacobienne, les possibilités de l'évaluation de ces incertitudes à l'aide du permanent (Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003), et les types de réseaux qu'il est possible d'étudier avec l'analyse des boucles. Sur la base des travaux de Yodzis (Yodzis 1988, Yodzis 1998, Yodzis 2000), une première approche d'évaluation des incertitudes, plus rapide qu'avec le calcul du permanent, est proposée et appliquée au réseau trophique de l'Ythan, un des réseaux les mieux détaillés au monde (Milne & Dunnet 1972, Baird & Milne 1981, Hall

& Raffaelli 1991, Raffaelli & Hall 1992, Emmerson & Raffaelli 2004), ainsi que pour les réseaux disponibles sur les trois grands estuaires français, l'estuaire de la Gironde (Lobry *et al.* 2008), de la Loire (Lobry, non publié), de la Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), ainsi que pour un petit estuaire du Nord de la France, celui de la Canche (Selleslagh *et al.* 2012a).

La troisième partie (Chapitre 4) explore les incertitudes associées à des matrices Jacobiennes quantitatives construites à partir de données de flux de matière et d'énergie pour les trois estuaires français de la Seine, Loire et Gironde ainsi que des données d'allométrie dans le cas de l'estuaire de l'Ythan. Cette partie propose également des éléments pour clarifier les similarités et les différences entre les analyses de la matrice de communauté et des matrices de l'analyse entrée-sortie, à partir des développements de la première partie. Ce travail porte sur les matrices de la *throughflow analysis* (Ulanowicz 1986, Ulanowicz 2004) et des *Mixed Trophic Impacts* (Ulanowicz & Puccia 1990) de Robert Ulanowicz, ainsi que des matrices de la *Network Environ Analysis* de Bernard Patten (Patten *et al.* 1976, Patten 1990, Patten, Higashi & Burns 1990, Patten 1992, Fath & Patten 1999) avec ses trois types d'analyses : la *Flow Analysis*, la *Storage Analysis* et l'*Utility Analysis*. Ce travail apporte des éléments de clarification des différentes interprétations des *Mixed Trophic Impacts* et de l'*Utility Analysis*, mais aussi des différentes approches proposées pour estimer les éléments d'une "matrice de communauté" à partir d'informations sur les flux de matière et d'énergie. Les différentes interprétations graphiques sont comparées et reliées. A partir des données disponibles pour les réseaux trophiques des estuaires français de la Seine, Loire et Gironde, une première évaluation des incertitudes sur les matrices des *Mixed Trophic Impacts* est présentée.

Ainsi, ce travail de thèse met en relation des approches développées par des courants séparés et souvent opposés. Il confronte les hypothèses de celles-ci vis-à-vis des caractéristiques fondamentales des écosystèmes estuariens. Il précise explicitement les liens entre les matrices de communauté et les analyses entrée-sortie, ainsi que la signification de l'analyse des *mixed trophic impacts*.

Ces trois parties apportent des éléments importants pour les écologues choisissant l'approche de la matrice de communauté dans des problématiques en écologie des estuaires.

Chapitre 2 – Etude des matrices de communauté

Ce chapitre présente l'approche de la matrice de communauté au cœur de ce travail de thèse. Premièrement, l'analyse de sensibilité de l'équilibre est présentée afin de clarifier les différentes définitions de la matrice de communauté, des *press perturbations*, et les hypothèses de modélisation. Deuxièmement, les possibilités d'étude de la dynamique transitoire à partir de la matrice de communauté sont développées. Troisièmement, les caractéristiques importantes des écosystèmes estuariens sont décrites. Enfin, ces caractéristiques sont confrontées aux hypothèses dans la discussion afin de mieux appréhender les conditions d'application de ces approches.

1. Analyse de sensibilité de l'équilibre

1.1 Cas général

1.1.1 Système dynamique et équilibre

La dynamique des biomasses B_i de n populations en interaction (p. ex. trophique) peut être modélisée par un système de n équations différentielles de la forme :

$$\frac{dB_i}{dt} = f_i(B_1, \dots, B_n; p_1, \dots, p_m) \text{ ou } B_i g_i(B_1, \dots, B_n; c_1, \dots, c_l) \quad i = 1, \dots, n \quad (2.1)$$

dans lesquelles f_i décrit le taux de croissance total de la population i , et g_i le taux de croissance *per capita* (ici dans le sens par unité de biomasse), comme des fonctions des biomasses des populations. Les p_k ($k = 1, \dots, m$) et c_k ($k = 1, \dots, l$) désignent des paramètres.

Traditionnellement, l'écologie des communautés porte son attention plutôt sur l'abondance en terme de nombre d'individus (Lawton & Jones 1993, Gillooly, Allen & Brown 2005, Loreau 2010a). A ce stade de l'étude sur l'analyse de sensibilité de l'équilibre, le raisonnement peut se faire aussi bien sur les abondances (p. ex. Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988, Dambacher & Rossignol 2001, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Emmerson *et al.* 2004, Emmerson & Yearsley 2004, Emmerson & Raffaelli 2004, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Novak *et al.* 2011) que sur les biomasses (p. ex. Nakajima 1992, van den Berg 1998, Yodzis 1998, Yodzis 2000, Montoya *et al.* 2009). Le choix de travailler avec les biomasses

est privilégié ici car c'est une variable qui est liée plus directement aux flux de matière et d'énergie, et facilite donc la comparaison avec les analyses entrées-sorties (voir le Chapitre 4 de ce travail de thèse).

Les équations différentielles (2.1) décrivent un système parfaitement déterministe dans lequel aucun phénomène stochastique n'est pris en compte. De plus, les processus de gain (p. ex. consommation) et de perte de biomasse (p. ex. prédation, respiration) sont supposés se dérouler de manière continue au cours du temps. Le nombre maximal de populations est fixé et il ne peut y avoir d'invasion du système par d'autres populations. Le nombre de populations en interaction ne peut donc que rester constant (toutes les biomasses B_i sont positives) ou diminuer si certaines populations s'éteignent ($B_i = 0$). A l'exception de la population perturbée, l'analyse de sensibilité est réalisée pour un point d'équilibre dont les biomasses sont toutes positives et la *press perturbation* ne doit pas entraîner d'extinctions secondaires.

A l'équilibre, les biomasses ont des valeurs constantes B_i^* qui ne changent plus car

$$f_i(B_1^*, \dots, B_n^*; p_1, \dots, p_m) = 0 \quad i = 1, \dots, n \quad (2.2)$$

c.-à-d. le taux de croissance dB_i/dt est nul. La coexistence de toutes les populations à l'équilibre est assurée lorsque toutes les valeurs de biomasse B_i^* sont positives. Le comportement du système peut être étudié autour de cet équilibre.

1.1.2 Etude de la stabilité locale de l'équilibre

La stabilité locale d'un équilibre dépend du comportement du système au voisinage de l'équilibre lorsqu'il subit une petite perturbation $X = \Delta B = B - B^*$. Par un développement en série de Taylor au premier ordre des fonctions f_i au voisinage du point d'équilibre B^* , la dynamique de X suit :

$$\frac{dX}{dt} = J X \quad (2.3)$$

J est la matrice jacobienne du système (2.1), calculée à l'équilibre B^* , et dont les éléments sont les dérivées partielles des taux de croissance par rapport aux biomasses des différentes populations :

$$J_{ij} = \frac{\partial \left(\frac{dB_i}{dt} \right)}{\partial B_j} \bigg|_{B^*} \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.4)$$

Les éléments de cette matrice représentent donc les effets de la biomasse d'une population sur le taux de croissance totale d'une population quand toutes les populations sont à leur biomasse d'équilibre. Le terme "matrice de communauté" désigne souvent cette matrice jacobienne depuis May (1973a, 1973b) (p. ex. Travis & Post 1979, Yodzis 1988, Nakajima 1992, deRuiter, Neutel & Moore 1995, Nakajima & Higashi 1995, Moore *et al.* 1996, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Dambacher *et al.* 2003, Neutel *et al.* 2007, Allesina & Pascual 2008, Christianou & Kokkoris 2008, Montoya *et al.* 2009, Novak *et al.* 2011, Allesina & Tang 2012).

Mathématiquement, la matrice jacobienne n'est pas limitée à l'équilibre et peut être calculée pour d'autres points. Dans l'ensemble de ce travail, la matrice J désigne donc spécifiquement la jacobienne calculée au point d'équilibre B^* .

La solution de l'équation (2.3), dans laquelle $X(0)$ désigne la perturbation initiale, peut s'écrire :

$$X(t) = e^{tJ} X(0) \quad (2.5)$$

Il est montré classiquement que $B_t \rightarrow B^*$ quand $t \rightarrow \infty$ si, et seulement si, la partie réelle de chacune des valeurs propres λ_i de la matrice jacobienne J est strictement négative, c.-à-d. B^* asymptotiquement stable $\Leftrightarrow \forall i \operatorname{Re}(\lambda_i) < 0$ (p. ex. May 1973a, Logofet 1993). Cette approche a été très utilisée en écologie des communautés, particulièrement dans la problématique "diversité-stabilité" (May 1973a, McCann 2000, Rooney & McCann 2012), depuis Gardner & Ashby (1970) jusqu'à Allesina & Tang (2012).

L'analyse de sensibilité d'un équilibre asymptotiquement stable, localement à la variation d'un paramètre, peut aussi être étudiée à partir de la matrice de communauté.

1.1.3 Analyse de sensibilité de l'équilibre asymptotiquement stable

Pour une petite variation Δp_k d'un paramètre du système (2.1) maintenue constante dans le temps, c.-à-d. une *press perturbation* (Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988), un nouvel état d'équilibre des biomasses est atteint suivant :

$$B_i^*(p_k + \Delta p_k) = B_i^* + \left. \frac{\partial B_i^*}{\partial p_k} \right|_{p_k} \Delta p_k \quad (2.6)$$

qui peut être estimé en dérivant (2.1) par rapport à p_k à l'équilibre asymptotiquement stable (2.2) :

$$\sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial B_j^*} \frac{\partial B_j^*}{\partial p_k} + \frac{\partial f_i}{\partial p_k} = 0 \quad i = 1, \dots, n \quad (2.7)$$

La sensibilité de l'équilibre $B^*(p_1, \dots, p_m)$ par rapport à une petite variation du paramètre p_k maintenue dans le temps est donc donnée par :

$$\frac{\partial B_i^*}{\partial p_k} = -J^{-1} \frac{\partial f_i}{\partial p_k} \quad (2.8)$$

en faisant l'hypothèse que la matrice jacobienne J est inversible, c.-à-d. $\det(J) \neq 0$.

Dans le cas particulier d'une *press perturbation* directement sur la biomasse d'une population (voir Fig. 2.1), c.-à-d. ajout ou retrait maintenu dans le temps d'une petite quantité $\mathcal{G}$ de biomasse, l'équation (2.8) se simplifie en :

$$\frac{\partial B_i^*}{\partial \mathcal{G}_j} = -(J^{-1})_{ij} \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.9)$$

puisque $\partial f_i / \partial g_j = 0$ si $i \neq j$.

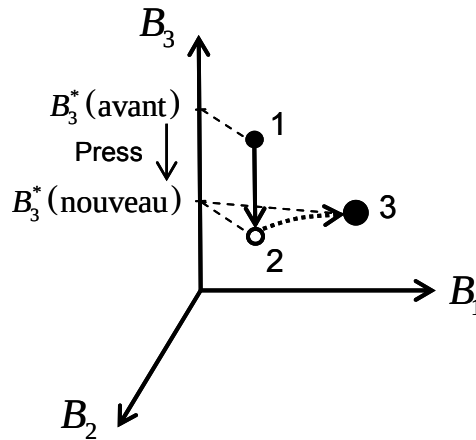


Fig. 2.1 Représentation d'une *press perturbation* pour un système de trois populations en interaction (d'après Bender, Case & Gilpin 1984). Le point d'équilibre initial est situé en 1. A ce point, les trois populations coexistent et ont toutes une biomasse positive ($B_1^* > 0$, $B_2^* > 0$, $B_3^* > 0$). Une petite diminution maintenue dans le temps (Press) de la biomasse B_3 de la population 3 perturbe le système (étape 2). La biomasse de la population 1 augmente, tandis que la biomasse de la population 2 diminue. Le système se dirige vers un nouveau point d'équilibre en 3.

De nombreuses problématiques en écologie appliquée peuvent se rapporter directement ou indirectement à des problèmes de *press perturbation*, par exemple les captures par les pêcheries et les quotas de pêche, de nombreux cas de pollution, d'eutrophisation, l'invasion par une espèce allochtone, etc. (Novak *et al.* 2011). L'écologie appliquée s'est donc intéressée à cette approche (p. ex. Yodzis 1998, Yodzis 2000, Ortiz 2003, Ortiz & Wolff 2004, Ramsey & Veltman 2005, Dambacher *et al.* 2007, Ortiz & Stotz 2007, Metcalf *et al.* 2008, Ortiz 2008, Ortiz & Wolff 2008, Dambacher *et al.* 2009, Metcalf 2010, Metcalf, Moyle & Gaughan 2010, Metcalf, Pember & Bellchambers 2011, Raymond *et al.* 2011, Ramos-Jiliberto, Garay-Narváez & Medina 2012). En choisissant cette approche, les auteurs font les hypothèses que les communautés locales étudiées possèdent un équilibre asymptotiquement stable, que la dynamique des différentes populations en interaction peut être modélisée par de petites variations déterministes autour de cet équilibre et que les perturbations sont constantes (mais voir par exemple Flake 1980), maintenues dans le temps pour atteindre un nouvel état d'équilibre proche et asymptotiquement stable, et ne provoquent pas d'extinctions secondaires (Bender, Case & Gilpin 1984).

Cette approche peut être utilisée pour toute fonction f_i simple ou plus complexe (p. ex. Yodzis 1998, Yodzis 2000) pour laquelle il est possible de calculer les dérivées partielles d'une matrice jacobienne (voir en (2.4)). Cependant dans la très grande majorité des études, les fonctions f_i restent relativement simples. Dans la plupart des travaux, les hypothèses de modélisation sont l'absence d'effets retard, les taux de croissance au temps t de la population i étant instantanément influencés par la biomasse de la population j au même temps t . De plus les populations sont totalement homogènes, sans structure d'âge par exemple. En pratique, la très grande majorité des publications se placent plus ou moins directement dans le cadre des modèles de Lotka-Volterra tant pour les travaux théoriques qu'appliqués.

1.2 Modèles de Lotka-Volterra

Les modèles de Lotka-Volterra (à la suite de Lotka 1920, Lotka 1925, et Volterra 1926) sont au cœur de l'approche de la matrice de communauté. Ce sont des modèles de base en écologie qui ont fait, et font toujours, l'objet de très nombreux développements afin notamment de mieux comprendre le comportement global de telles équations dans des systèmes de dimension supérieure à 2 (p. ex. Gouzé 1993, van den Driessche & Zeeman 1998, Li, Tang & Ji 1999, Teng & Li 2000, Wang & Xiao 2010, Baigent & Hou 2012) et à prendre en compte, par exemple, des effets retard (p. ex. Muroya 2004, Tang, Cao & Zou 2006, Liao, Zhou & Chen 2007, Lu & Chen 2007, Fang & Chen 2008, Qiu & Cao 2008, Faria 2010, Haque *et al.* 2011, Hou 2013) ou encore des aspects spatiaux (p. ex. Hastings 1978, Allen 1983, Takeuchi 1986, Takeuchi 1989, Kuang, Smith & Martin 1991, Wilson, Deroos & Mccauley 1993, Neuhauser & Pacala 1999, Struk & Tkachenko 2002, Sprott, Wildenberg & Azizi 2005, Meng & Chen 2006, Wildenberg, Vano & Sprott 2006).

Le modèle de Lotka-Volterra généralisé décrit les taux de croissance *per capita* (ici utilisé dans le sens par unité de biomasse) des différentes populations en interaction comme des fonctions linéaires de la biomasse des différentes populations :

$$\frac{dB_i}{dt} = B_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} B_j \right) \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.10)$$

r_i est le taux de croissance *per capita* intrinsèque à la population i et les a_{ij} sont les coefficients d'interaction qui représentent l'effet direct d'une unité de biomasse de la population j sur le taux de croissance *per capita* de la population i . Le système (2.10) est autonome. Il est fermé, sans immigration ni émigration. Les intensités des interactions sont constantes et fixes, linéaires par rapport aux biomasses. De plus, ces intensités d'interaction dépendent uniquement des couples de populations en interaction sans modifications par la présence des autres populations du réseau.

En faisant apparaître explicitement la capacité de charge K_i de chaque population $i (i=1, \dots, n)$ dans les coefficients d'interaction $a_{ij} = \alpha_{ij} r_i / K_i$ (avec $i, j = 1, \dots, n$), le système (2.10) peut s'écrire :

$$\frac{dB_i}{dt} = r_i B_i \left(1 + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \frac{B_j}{K_i} \right) \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.11)$$

Les coefficients α_{ij} peuvent être définis à partir des coefficients d'interaction a_{ij} car $\alpha_{ij} = a_{ij} / a_{ii}$ pour $i = 1, \dots, n$ avec $\alpha_{ii} = 1$ (Levins 1968, Seifert & Seifert 1976, Novak *et al.* in prep.). Ces coefficients sont donc sans unité et forment une matrice α des coefficients α_{ij} . Par exemple, pour un système de trois populations en interaction :

$$\alpha = \begin{bmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} \end{bmatrix} \quad (2.12)$$

$$= \begin{bmatrix} 1 & \alpha_{12} & \alpha_{13} \\ \alpha_{21} & 1 & \alpha_{23} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & 1 \end{bmatrix}$$

et

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} \alpha_{11} \frac{r_1}{K_1} & \alpha_{12} \frac{r_1}{K_1} & \alpha_{13} \frac{r_1}{K_1} \\ \alpha_{21} \frac{r_2}{K_2} & \alpha_{22} \frac{r_2}{K_2} & \alpha_{23} \frac{r_2}{K_2} \\ \alpha_{31} \frac{r_3}{K_3} & \alpha_{32} \frac{r_3}{K_3} & \alpha_{33} \frac{r_3}{K_3} \end{bmatrix} \quad (2.13)$$

La matrice jacobienne J peut, elle aussi, être calculée à l'équilibre $B^* = -A^{-1}r$ (voir (2.10)) ou $B^* = \alpha^{-1}K$ (voir (2.11)) :

$$J = \begin{bmatrix} a_{11}B_1^* & a_{12}B_1^* & a_{13}B_1^* \\ a_{21}B_2^* & a_{22}B_2^* & a_{23}B_2^* \\ a_{31}B_3^* & a_{32}B_3^* & a_{33}B_3^* \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} \frac{\alpha_{11}r_1B_1^*}{K_1} & \frac{\alpha_{12}r_1B_1^*}{K_1} & \frac{\alpha_{13}r_1B_1^*}{K_1} \\ \frac{\alpha_{21}r_2B_2^*}{K_2} & \frac{\alpha_{22}r_2B_2^*}{K_2} & \frac{\alpha_{23}r_2B_2^*}{K_2} \\ \frac{\alpha_{31}r_3B_3^*}{K_3} & \frac{\alpha_{32}r_3B_3^*}{K_3} & \frac{\alpha_{33}r_3B_3^*}{K_3} \end{bmatrix} \quad (2.14)$$

Ces trois types de matrices ont toutes été appelées "matrice de communauté" : à la suite de Levins (1968) pour la matrice α des coefficients (p. ex. Vandermeer 1970, Vandermeer 1972, Strobeck 1973, Seifert & Seifert 1976, Kokkoris, Troumbis & Lawton 1999), la matrice d'interaction A (p. ex. Laska & Wootton 1998, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007, O'Gorman *et al.* 2010, Berg *et al.* 2011), et la matrice jacobienne J (p. ex. Travis & Post 1979, Yodzis 1988, Stone 1990, Stone & Roberts 1991, Nakajima 1992, deRuiter, Neutel & Moore 1995, Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995, Moore *et al.* 1996, Yodzis 1998, Yodzis 2000, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Emmerson & Yearsley 2004, Neutel *et al.* 2007, Allesina & Pascual 2008, Christianou & Kokkoris 2008, Montoya *et al.* 2009, Novak *et al.*

2011, Allesina & Tang 2012, Moore & de Ruiter 2012) à la suite de May (1973a, 1973b). Ces matrices sont pourtant différentes et le terme "matrice de communauté" a donc été source de nombreuses confusions (Berlow *et al.* 2004, Novak *et al.* in prep.), particulièrement en ce qui concerne les estimations des éléments.

1.3 Comparaison des différentes matrices de communauté

1.3.1 Comparaison vis-à-vis de l'analyse de stabilité

Les définitions de la matrice jacobienne J , de la matrice d'interaction A , et de la matrice des coefficients α (voir le paragraphe précédent 1.2) impliquent que leurs éléments soient différents (comparer (2.12), (2.13), et (2.14)). Un exemple permet d'illustrer ces différences. En choisissant les paramètres du système (2.10), qui correspond à un système de trois populations en interaction (voir (2.13)), tel que $a_{11} = 0.1$, $a_{22} = a_{33} = -0.1$, $a_{21} = 0.05$, $a_{31} = -0.0005$, $a_{12} = -0.5$, $a_{32} = 0.03$, $a_{13} = -0.05$, $a_{23} = -0.3$, et $r_1 = 0.5$, $r_2 = r_3 = -0.02$, les matrices d'interaction A et jacobienne J sont :

$$A = \begin{bmatrix} 0.1 & -0.5 & -0.05 \\ 0.05 & -0.1 & -0.3 \\ -0.0005 & 0.03 & -0.1 \end{bmatrix} \quad (2.15)$$

et

$$J = \begin{bmatrix} 1.02 & -5.1 & -0.51 \\ 0.15 & -0.3 & -0.89 \\ -0.0003 & 0.02 & -0.06 \end{bmatrix} \quad (2.16)$$

Dans le cas des modèles de Lotka-Volterra, les éléments de la matrice d'interaction A et de la matrice des coefficients α peuvent cependant être reliés aux éléments de la matrice jacobienne J car $J_{ij} = B_i^* a_{ij} = (r_i B_i^* / K_i) \alpha_{ij}$ (voir par exemple (2.14)). A l'équilibre, dans le cas des modèles de Lotka-Volterra, la matrice jacobienne J peut donc être construite à partir de la matrice d'interaction A :

$$J = D.A \quad (2.17)$$

dans laquelle D est une matrice diagonale comprenant les biomasses B_i^* à l'équilibre, ou à partir de la matrice des coefficients α :

$$J = D.\alpha \quad (2.18)$$

dans laquelle D est une matrice diagonale comprenant les $r_i B_i^* / K_i$ des équations (2.11). De plus, dans le cas du modèle de Lotka-Volterra en (2.11),

$$\frac{J_{ij}}{J_{ii}} = \alpha_{ij} \quad (2.19)$$

puisque $\alpha_{ii} = 1$. La matrice des coefficients α peut donc aussi s'interpréter comme l'effet direct de la biomasse de la population j sur la biomasse de la population i pour $i \neq j$.

D'après le paragraphe précédent 1.1.2, l'analyse de la stabilité de l'équilibre peut se faire à partir de l'étude du signe de la partie réelle des valeurs propres de la matrice jacobienne J définie en (2.4). Cette étude ne peut pas se faire systématiquement à partir des matrices d'interaction A et α , à l'exception de configurations particulières comme dans le cas de matrices symétriques ou pouvant s'écrire comme le produit d'une matrice diagonale et d'une matrice symétrique (May 1973a, Case & Casten 1979), ou plus généralement dans le cas de matrices D-stables (Logofet 1993). Par exemple, la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice d'interaction A en (2.15) est strictement négative alors que ce n'est pas le cas pour la matrice jacobienne J en (2.16) (voir Tab. 2.1). Cette matrice d'interaction A n'est pas D-stable et ainsi les signes des parties réelles de ses valeurs propres ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux des valeurs propres de la matrice jacobienne.

Tab 2.1 Tableau des signes de la partie réelle des valeurs propres de la matrice jacobienne J en (2.16) et de la matrice d'interaction A en (2.15) dans le cas de l'exemple des trois populations en interaction.

	Matrice Jacobienne J	Matrice d'interaction A
Signe de la partie réelle des valeurs propres	signe $\text{Re}(\lambda_1): +$	signe $\text{Re}(\lambda_1): -$
	signe $\text{Re}(\lambda_2): +$	signe $\text{Re}(\lambda_2): -$
signe $\text{Re}(\lambda_i)$	signe $\text{Re}(\lambda_3): -$	signe $\text{Re}(\lambda_3): -$

Le système n'est donc pas asymptotiquement stable alors que les parties réelles des valeurs propres de A sont toutes négatives.

1.3.2 Comparaison vis-à-vis de l'analyse de sensibilité de l'équilibre

Le même raisonnement sur l'analyse de sensibilité de l'équilibre à une petite variation maintenue dans le temps du paramètre p_k ($p_k + \Delta p_k$) (voir paragraphe 1.1.3) peut être appliqué pour des *press perturbations* sur le paramètre c_k de la fonction g_i (voir (2.1)) du taux de croissance *per capita* :

$$\sum_{j=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial B_j^*} \frac{\partial B_j^*}{\partial c_k} + \frac{\partial g_i}{\partial c_k} = 0 \quad i = 1, \dots, n \quad (2.20)$$

Les éléments a_{ij} de la matrice d'interaction A peuvent être interprétés comme les dérivées partielles des taux de croissance *per capita* par rapport aux biomasses des différentes populations (p. ex. Laska & Wootton 1998).

En considérant :

$$a_{ij} = - \frac{\partial \left(\frac{dB_i}{B_i dt} \right)}{\partial B_j} \quad i, j = 1, \dots, n \quad , \quad (2.21)$$

la sensibilité de l'équilibre $B^*(c_1, \dots, c_l)$ par rapport à une petite variation autour de l'équilibre, et maintenue dans le temps, du paramètre *per capita* c_k est donc donnée sous forme matricielle par :

$$\frac{\partial B^*}{\partial c} = -A^{-1} \frac{\partial g}{\partial c} \quad (2.22)$$

en faisant l'hypothèse que la matrice A est inversible, c.-à-d. $\det(A) \neq 0$.

Les inverses des différentes matrices de communauté J , A et α permettent donc d'étudier différents types de *press perturbations* du taux de croissance totale de la population ($-J^{-1}$ dans l'équation (2.8)) ou du taux de croissance per capita ($-A^{-1}$ dans l'équation (2.22)). Si l'analyse porte directement sur les effets des variations de biomasses ∂B^* , les mêmes résultats peuvent être obtenus à partir des trois matrices, la matrice jacobienne J , la matrice d'interaction A et la matrice des coefficients α (Novak *et al.* in prep.). En effet,

$$\frac{\partial B_i^*}{\partial B_j^*} = \frac{(J^{-1})_{ij}}{(J^{-1})_{jj}} = \frac{(A^{-1})_{ij}}{(A^{-1})_{jj}} = \frac{(\alpha^{-1})_{ij}}{(\alpha^{-1})_{jj}} \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.23)$$

(Bender, Case & Gilpin 1984, Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995, Novak *et al.* in prep.).

Soit $M_{ij} = \partial B_i^* / \partial B_j^*$, un élément de la matrice M . Cette matrice peut être explicitement formulée de la façon suivante, ici dans le cas de la jacobienne :

$$M = (J^{-1}) * (J^{-1} \bullet I)^{-1} \quad (2.24)$$

dans lequel $\bullet$ désigne le produit matriciel d'Hadamard terme à terme, et I la matrice identité (com. pers. à Novak *et al.* in prep.).

Un exemple permet d'illustrer les différentes matrices présentées ci-dessus. Ce système comprend trois populations en interaction dans une configuration simple d'omnivorie. Une

population de prédateurs (population 3 dans la matrice de communauté) partage avec sa population de proies (population 2) une ressource commune (population 1). Ce module (voir le paragraphe 3.1 du Chapitre 1 d'introduction) est appelé *intraguild predation* dans la littérature (Polis, Myers & Holt 1989, Polis & Holt 1992). Malgré sa simplicité, le comportement de ce système peut être très complexe (p. ex. Holt & Polis 1997, McCann & Hastings 1997, Tanabe & Namba 2005, Holt & Huxel 2007, Namba, Tanabe & Maeda 2008). Ici, l'objet n'est pas d'apporter de nouveaux éléments de compréhension du comportement de ce système mais d'illustrer les différentes matrices de communauté. Les paramètres choisis sont issus des travaux d'Emmerson *et al.* (2004, 2005) avec $a_{11} = -0.01$, $r_1 = 0.5$ et $r_2 = r_3 = -0.02$. La matrice d'interaction A est :

$$A = \begin{bmatrix} -0.01 & -0.5 & -0.05 \\ 0.05 & -0.1 & -0.3 \\ 0.0005 & 0.03 & -0.1 \end{bmatrix} \quad (2.25)$$

Les valeurs des interactions directes sont calculées pour la matrice des coefficients α :

$$\alpha = \begin{bmatrix} 1 & 50 & 5 \\ -0.5 & 1 & 3 \\ -0.005 & -0.3 & 1 \end{bmatrix} \quad (2.26)$$

et la matrice jacobienne J :

$$J = \begin{bmatrix} -0.03 & -1.42 & -0.14 \\ 0.05 & -0.09 & -0.28 \\ 0.00005 & 0.003 & -0.009 \end{bmatrix} \quad (2.27)$$

Toutes les parties réelles des valeurs propres de la matrice jacobienne J en (2.27) sont négatives. Le système est donc asymptotiquement stable et les analyses de sensibilité de l'équilibre présentées précédemment (voir paragraphe 1.1.3 et 1.3.2) peuvent être réalisées. Ces trois matrices (2.25), (2.26), et (2.27) sont inversibles, c.-à-d. $\det(J) \neq 0$, $\det(A) \neq 0$ et $\det(\alpha) \neq 0$, et les inverses sont les suivants :

$$-J^{-1} = \begin{bmatrix} 2.49 & -20.48 & 570.87 \\ 0.64 & 0.41 & -21.65 \\ 0.20 & 0.02 & 102.36 \end{bmatrix} \quad (2.28)$$

$$-A^{-1} = \begin{bmatrix} 7.06 & -19.13 & 53.85 \\ 1.8 & 0.38 & -2.04 \\ 0.58 & 0.02 & 9.65 \end{bmatrix} \quad (2.29)$$

et

$$\alpha^{-1} = \begin{bmatrix} 0.07 & -1.91 & 5.39 \\ 0.02 & 0.04 & -0.2 \\ 0.006 & 0.002 & 0.97 \end{bmatrix} \quad (2.30)$$

Par exemple, le prédateur a un effet direct négatif sur la ressource partagée (voir J_{13} ou a_{13} , ou encore $-\alpha_{13}$), alors qu'en tenant compte de l'ensemble des effets directs et indirects, le prédateur a un effet positif sur la ressource (voir $-J_{13}^{-1}$ ou $-a_{13}^{-1}$, ou encore α_{13}^{-1}). Ceci peut s'expliquer par l'effet positif indirect sur la ressource via la prédation exercée sur la population de proies en compétition pour la ressource. En utilisant l'équation (2.24), la matrice M est obtenue aussi bien à partir de l'inverse de la matrice jacobienne $-J^{-1}$, qu'avec l'inverse de la matrice d'interaction $-A^{-1}$, ou l'inverse de la matrice des coefficients α^{-1} :

$$M = \begin{bmatrix} 1 & -50.2 & 5.58 \\ 0.26 & 1 & -0.21 \\ 0.08 & 0.05 & 1 \end{bmatrix} \quad (2.31)$$

Dans ce système à l'équilibre, une petite augmentation de la biomasse du prédateur entraîne une augmentation de la biomasse de la ressource partagée de 5.58 fois (voir Novak *et al.* in prep. pour l'interprétation de cette matrice).

Ces différentes matrices permettent donc d'étudier le comportement du système au voisinage de l'équilibre. A partir de la matrice jacobienne, il est aussi possible d'appréhender la dynamique transitoire entre l'ancien et le nouvel état d'équilibre proche.

2. Comportement du système entre deux états d'équilibre

2.1 Dynamique transitoire dans le cas d'une press perturbation

La dynamique transitoire du système entre l'ancien équilibre $B^*(p_k)$ et le nouvel équilibre $B^*(p_k + \Delta p_k)$ du fait d'une *press perturbation* sur le paramètre p_k ($p_k + \Delta p_k$) peut être décrite à partir de l'ancien point mais aussi du nouveau point d'équilibre (voir Fig. 2.2).

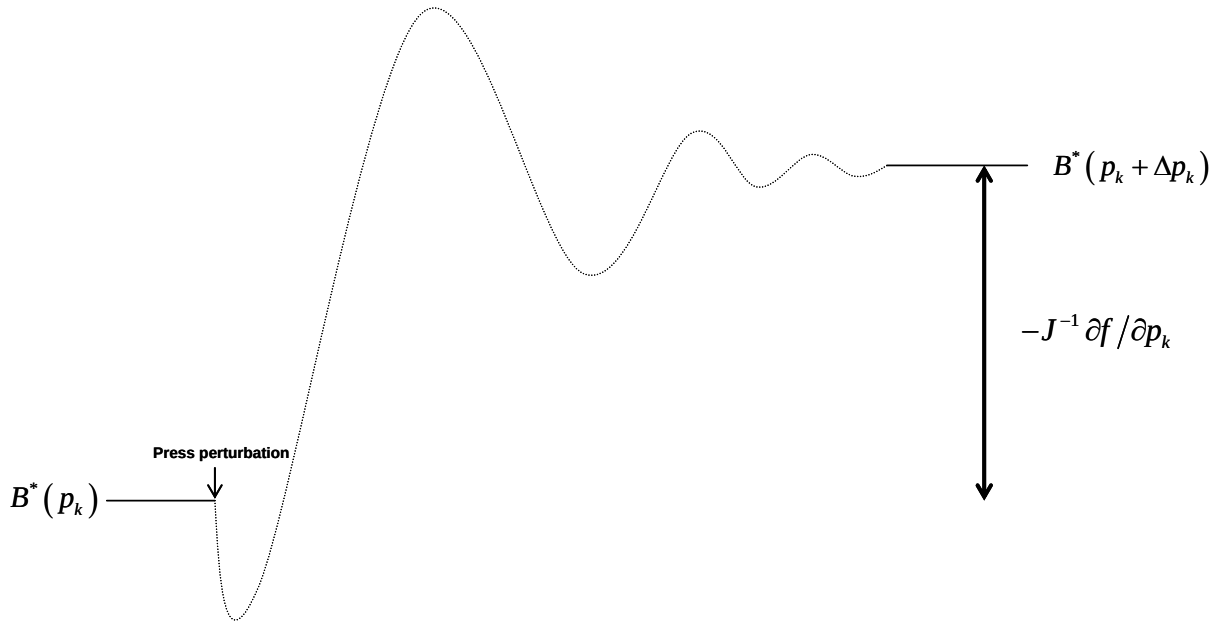


Fig. 2.2 Représentation de la modification de l'équilibre de la biomasse d'une population i suite à une *press perturbation* $\Delta p_k = 1$ au niveau du paramètre p_k du système décrit en (2.1). La biomasse de la population i augmente en se dirigeant asymptotiquement vers le nouvel équilibre $B^*(p_k + \Delta p_k)$. La dynamique transitoire est représentée en pointillée. L'inverse de la matrice jacobienne J fournit une évaluation de la distance entre le point d'équilibre $B^*(p_k)$ avant la *press perturbation* au temps $t = 0$ et le nouvel équilibre $B^*(p_k + \Delta p_k)$ au temps $t = +\infty$.

Dans les raisonnements suivants, $B^*(p_k)$ et $B^*(p_k + \Delta p_k)$ sont considérés comme asymptotiquement stable, c'est-à-dire que les parties réelles des valeurs propres des matrices jacobiniennes calculées en $B^*(p_k)$ et $B^*(p_k + \Delta p_k)$ sont toutes négatives.

La dynamique d'une *press perturbation* $\mathcal{G}_j$ directement sur la biomasse de la population j suit :

$$\frac{dX}{dt} = JX + \mathcal{G} \quad (2.32)$$

où $\mathcal{G}$ est le vecteur des *press perturbations* $\mathcal{G}_j$. En partant de l'ancien équilibre B^* , c'est-à-dire $X(0) = 0$, le système (2.32) a pour solution :

$$X(t) = (e^{tJ} - I)J^{-1}\mathcal{G} \quad (2.33)$$

dans le cas où la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice jacobienne J est strictement négative. En développant l'exponentielle, il est possible d'écrire :

$$X(t) = \sum_{r=1}^{\infty} \frac{t^r}{r!} J^{r-1} \mathcal{G} \quad (2.34)$$

et ainsi,

$$B(t) = B^* + \sum_{r=1}^{\infty} \frac{t^r}{r!} J^{r-1} \mathcal{G} \quad (2.35)$$

Les équations (2.35) permettent de suivre la trajectoire du système entre les deux points d'équilibre asymptotiquement stable (Yodzis 1988).

L'étude d'une *press perturbation* sur la biomasse de la population de prédateurs omnivores de l'exemple précédent illustre cette approche. Les paramètres restent identiques à l'exception de l'effet a_{13} du prédateur omnivore (population 3) sur la ressource commune (population 1) qui

est ici égal à -0.9 (voir (2.25)). A l'équilibre $B^* = [2.45, 0.84, 0.06]$, la matrice jacobienne J est :

$$J = \begin{bmatrix} -0.02 & -1.23 & -2.21 \\ 0.04 & -0.08 & -0.25 \\ 0.00003 & 0.002 & -0.006 \end{bmatrix} \quad (2.36)$$

La partie réelle de chacune des valeurs propres de J est strictement négative. L'équilibre B^* est donc asymptotiquement stable. En suivant (2.9), la sensibilité de la biomasse à l'équilibre de la population i à l'ajout maintenu dans le temps d'une petite quantité $\mathcal{G}_j$ de biomasse de la population j peut être étudiée à l'aide de l'inverse de la jacobienne $-J^{-1}$:

$$-J^{-1} = \begin{bmatrix} 1.93 & -22.94 & 236.22 \\ 0.49 & 0.43 & -188.98 \\ 0.16 & 0.01 & 102.36 \end{bmatrix} \quad (2.37)$$

L'effet d'une petite augmentation $\mathcal{G}_3$ de la biomasse de la population de prédateurs omnivores (ici à lire en colonne) sur la biomasse à l'équilibre de la ressource commune (ici à lire en ligne) est donc positif, puisque $(-J^{-1})_{13} = +236.22$. Par exemple, pour une *press perturbation* avec $\mathcal{G}_3 = 0.001$, le système tend asymptotiquement vers un nouvel équilibre $B_{t=\infty}^* = [2.69, 0.65, 0.17]$ (d'après 2.6). Une petite augmentation de 0.001 de la biomasse de la population de prédateurs omnivores (population 3) fait donc passer la biomasse à l'équilibre de la ressource commune (population 1) de 2.45 à 2.69 unités de biomasse.

En utilisant (2.35), il est possible de suivre l'évolution des biomasses entre ces deux états d'équilibres stables. Par exemple, à $t = 4$, le vecteur des biomasses est $B_{t=4} = [2.44, 0.83, 0.07]$. De même, à $t = 14$, $B_{t=14} = [2.42, 0.81, 0.08]$, à $t = 50$, $B_{t=50} = [2.52, 0.76, 0.10]$, ou encore à $t = 100$, $B_{t=100} = [2.58, 0.72, 0.13]$. Il est intéressant de noter ici que la biomasse de la ressource commune commence par diminuer pour ensuite croître asymptotiquement vers 2.69. Ceci s'explique par la prépondérance à court terme de l'effet direct négatif de la population de prédateurs omnivores sur la ressource commune. Par la suite, les effets indirects positifs via la population de proies (population 2) commencent à

être visibles. L'effet d'une augmentation de la biomasse de la population de prédateurs omnivores sur la ressource commune est donc négatif à court terme mais positif à long terme en fonction de l'importance relative des effets directs et indirects.

Cette approche permet une compréhension plus fine du comportement du système étudié autour de points d'équilibres stables. Par ailleurs, il est aussi possible de travailler à partir d'approximations de la trajectoire.

2.2 Approximation de la trajectoire du système

Pour une petite *press perturbation* $\mathcal{G}$ directement sur la biomasse d'une population à l'équilibre (voir (2.9)) :

$$\frac{dX}{dt} = \frac{dB}{dt} = J \cdot X + \mathcal{G}, \quad X = B - B^* \quad (2.38)$$

En raisonnant en temps discret avec un pas de temps Δt , le système d'équations (2.38) peut, entre autres, être approché à l'aide d'un schéma d'Euler explicite par :

$$X^{t+1} = (I + J_{\text{adim}}) X^t + \Delta t \mathcal{G} \quad (2.39)$$

dans laquelle $J_{\text{adim}} = \Delta t J$ est une matrice jacobienne sans unité, à la différence des éléments de J dont l'unité est l'inverse d'un temps (t^{-1}). $(I + J_{\text{adim}})$ peut être appelée une "matrice de transition". Le système atteint un nouvel état d'équilibre X^* qui satisfait :

$$X^* = (I - P)^{-1} \Delta t \mathcal{G}; \quad P = I + J_{\text{adim}} \quad (2.40)$$

L'inverse de la matrice $(I - P)$ peut être décomposée en une somme infinie de puissances de la matrice de transition P , c'est-à-dire :

$$P^0 + P^1 + P^2 + \dots = \sum_{r=0}^{\infty} P^r \rightarrow (I - P)^{-1} = -(J_{\text{adim}})^{-1} \quad (2.41)$$

si une norme de P est inférieure à 1, c.-à-d. si $\|P\| < 1$. Dans ce cas, la suite converge vers l'inverse de la matrice jacobienne. La somme des puissances de la matrice de transition P permet donc aussi d'estimer la distance entre les deux points d'équilibre $B^*(p_k)$ et $B^*(p_k + \Delta p_k)$:

$$B(t = \infty) - B(t = 0) = B^*(p_k + \Delta p_k) - B^*(p_k) = -J^{-1} \frac{\partial f}{\partial p_k} \Delta p_k = -(\Delta t (I - P)^{-1}) \frac{\partial f}{\partial p_k} \Delta p_k \quad (2.42)$$

(voir Fig. 2.3).

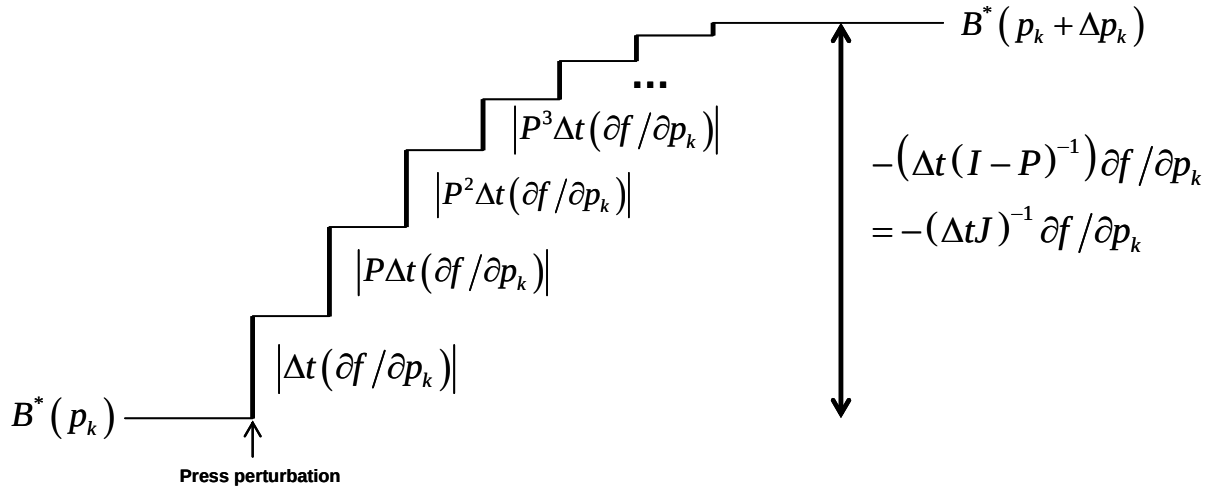


Fig. 2.3 Interprétation de l'équation (2.42) sous forme graphique. La somme infinie des puissances de la matrice de transition $P = (I + J_{\text{adim}})$ fournit une évaluation de la distance entre l'ancien équilibre $B^*(p_k)$ et le nouveau point d'équilibre $B^*(p_k + \Delta p_k)$, atteint asymptotiquement, suite à une *press perturbation* au niveau du paramètre p_k avec ici $\Delta p_k = 1$.

Cette matrice de transition P constitue l'outil central pour relier les matrices de la *throughflow analysis* (voir paragraphe 3.2 du chapitre introductif) au cadre de l'analyse d'une matrice jacobienne (voir Chapitre 4 de ce présent travail de thèse).

Il y a différentes possibilités de construction de la matrice J_{adim} . Par exemple, il peut être intéressant de définir J_{adim} suivant :

$$(J_{\text{adim}})_{ij} = \frac{J_{ij}}{J_{ii}} \quad i, j = 1, \dots, n \quad (2.43)$$

dans les cas où une norme de $I + J_{\text{adim}}$ est inférieure à 1. En plus, les éléments de (2.43) peuvent s'interpréter comme l'effet direct de la biomasse de la population j sur la biomasse de la population i (Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995).

Dans le cas du modèle de Lotka-Volterra de la forme (2.11), et avec la méthode de construction proposée ci-dessus, la matrice des coefficients α peut aussi être vue comme une forme de J_{adim} (voir paragraphe 1.3.1), et donc :

$$(I + \alpha)^0 + (I + \alpha)^1 + (I + \alpha)^2 + \dots = \sum_{r=0}^{\infty} (I + \alpha)^r \rightarrow -\alpha^{-1} = -(J_{\text{adim}})^{-1} = -(\Delta t J)^{-1} \quad (2.44)$$

si une norme matricielle $\|\alpha\| < 1$.

Dans l'exemple précédent, la construction d'une matrice de transition à partir de la jacobienne définie en (2.36) ne peut suivre directement (2.43) car aucune norme matricielle inférieure à 1 n'est trouvée. De ce fait, la convergence de la somme infinie des puissances entières de la matrice de transition n'est pas assurée. En définissant par exemple $(J_{\text{adim}})_{ij} = J_{ij} / (10^3 |J_{ii}|)$, la matrice de transition P :

$$P = \begin{bmatrix} 0.999 & -0.06 & -0.11 \\ 0.0005 & 0.999 & -0.003 \\ 0.000005 & 0.0003 & 0.999 \end{bmatrix} \quad (2.45)$$

a au moins une norme inférieure à 1, puisque $\max_{i,j} |J_{ij}| < 1$. Cette matrice de transition permet de retrouver le comportement du système décrit précédemment. Les signes des éléments de la somme sont, par exemple, pour $t' = 10$,

$$\sum_{r=0}^{10} P^r = \begin{bmatrix} + & - & - \\ + & + & - \\ + & + & + \end{bmatrix} \quad (2.46)$$

et $t' = \infty$,

$$\sum_{r=0}^{\infty} P^r = \begin{bmatrix} + & - & + \\ + & + & - \\ + & + & + \end{bmatrix} \quad (2.47)$$

Le changement du signe de l'élément correspondant à l'effet de la population de prédateurs omnivores (à lire ici à la troisième colonne) sur la ressource commune (à lire ici à la première ligne) montre, comme au paragraphe 2.1, un effet négatif à court terme mais positif à long terme.

L'utilisation de matrices de communautés dans le cas de systèmes estuariens (p. ex. Emmerson & Raffaelli 2004, Montoya *et al.* 2009 pour l'estuaire de l'Ythan, ou Rochette *et al.* 2009 pour l'estuaire de la Gironde) requière une analyse approfondie des caractéristiques fondamentales de ces écosystèmes originaux.

3. Caractéristiques des écosystèmes estuariens

Chaque embouchure d'un cours d'eau présente des caractéristiques qui lui sont propres, peut être décrite par de nombreuses variables, et forme une continuité dans l'espace et le temps. Trois caractéristiques importantes se retrouvent cependant dans la majorité des systèmes estuariens : la présence de nombreux gradients, de multiples flux biogéochimiques et biologiques entrant et sortant du système, ainsi que de multiples "pulsations" et "oscillations" dans le temps et l'espace (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Whitfield & Elliott 2012, Day *et al.* 2013). Ces trois caractéristiques sont imbriquées et liées entre elles.

3.1 Présence de nombreux gradients

Les estuaires sont des zones de transition où s'observent de multiples gradients à différentes échelles d'espace et de temps. La salinité, la turbidité, l'oxygène dissous et la température forment quatre gradients majeurs dans un estuaire (McLusky 1993, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007). Beaucoup d'autres variables sont en effet directement influencées par ces quatre paramètres (McLusky 1993, McLusky & Elliott 2004).

Un organisme dulçaquicole pénétrant dans un estuaire est confronté à une salinité et une turbidité croissantes mais à une diminution de la concentration en oxygène dissous (McLusky 1989, McLusky 1993, Attrill & Rundle 2002) (Fig. 2.4). Le substrat change aussi avec notamment des sédiments plus fins et envasés (McLusky 1993, Wolanski 2007). Un organisme marin pénétrant dans un estuaire est confronté à une salinité et une concentration en oxygène dissous décroissantes et à une turbidité croissante (McLusky 1989, McLusky 1993, Attrill & Rundle 2002, Wolanski 2007, Elliott & Hemingway 2008) (voir Fig. 2.4).

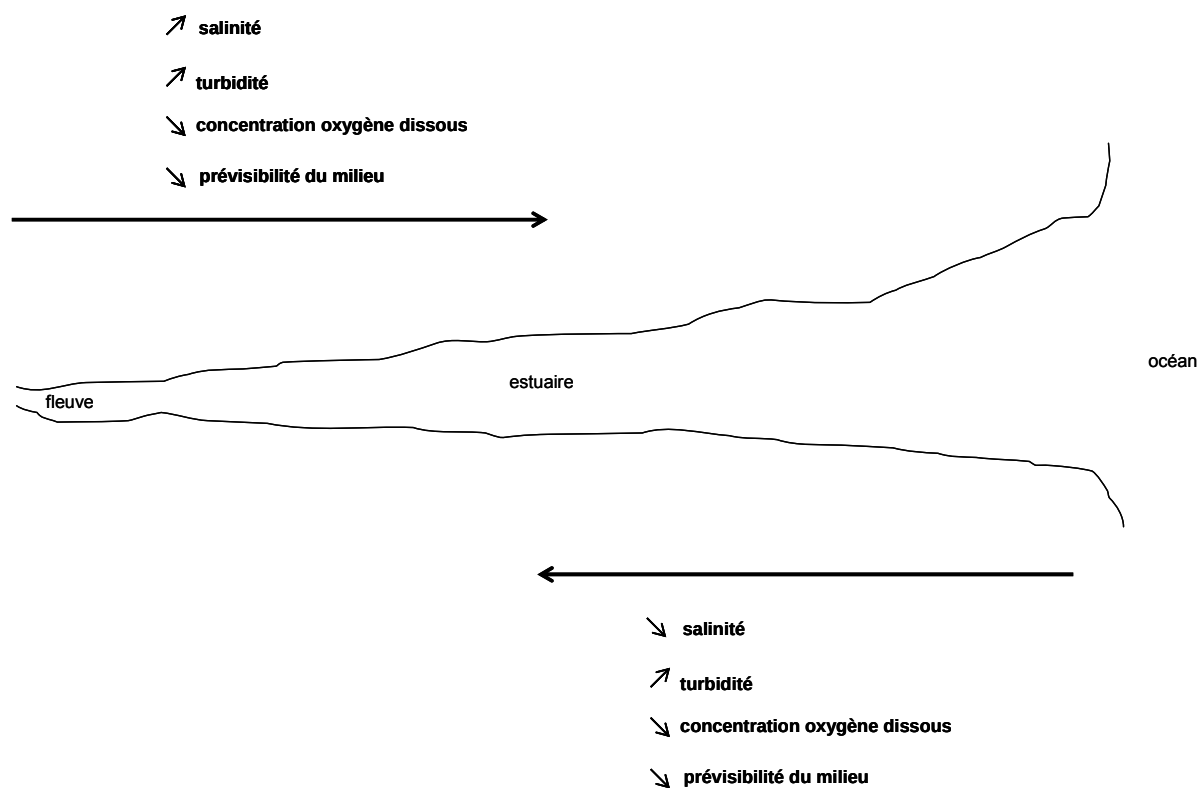


Fig. 2.4 Schématisation des gradients majeurs structurant les communautés en estuaire (d'après notamment Attrill & Rundle 2002).

Le gradient de salinité s'étale de 0 PSU dans l'estuaire amont à 30 PSU dans l'estuaire aval de la Gironde (dont la partie marine fait environ 625 km² de surface), de la Loire (environ 60 km²) et de la Seine (environ 50km²) (p. ex. GIP Seine aval : www.seine-aval.crihan.fr; GIP Loire estuaire : www.loire-estuaire.org). Généralement, trois grandes zones halines sont distinguées d'amont en aval : une zone oligohaline (salinité entre 0.5 et 5), mésohaline (salinité entre 5 et 18), et polyhaline (salinité entre 18 et 30) (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire). D'autres gradients verticaux et transversaux de salinité existent. En raison de différences de densité, l'eau plus salée s'écoule au fond par rapport à l'eau moins salée qui reste donc plus superficielle. Par exemple, des différences verticales entre 5-10 PSU sont relevées dans l'estuaire de la Seine (GIP Seine aval). Des différences de salinité entre la rive droite et la rive gauche de l'estuaire de la Gironde sont notées car les isohalines ne sont pas perpendiculaires aux berges du fait de la force de Coriolis (Lobry com. pers.).

De nombreux estuaires montrent également un gradient de turbidité (McLusky 1989, McLusky 1993, McLusky & Elliott 2004, Day *et al.* 2013). Les grands estuaires tidaux sont caractérisés par la présence d'un stock sédimentaire, appelé "bouchon vaseux", qui piège les particules en suspension et explique les fortes turbidités rencontrées sur l'estuaire de la Gironde, de la Loire, et de la Seine (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire). La formation du bouchon vaseux est un phénomène complexe qui met en jeu l'interaction des courants de surface et des frottements induits par les courants sur le fond (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). La masse sédimentaire du bouchon vaseux est estimée à 4-5 millions de tonnes pour l'estuaire de la Gironde, près d'1 millions de tonnes pour l'estuaire de la Loire, et de vingt à quatre cent mille tonnes pour l'estuaire de la Seine (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire). Une particule piégée peut y rester plusieurs années, le bouchon vaseux représentant de 6 mois à 3 ans d'apports de sédiments par le fleuve. Ces vases permettent la formation de vasières intertidales et subtidales qui sont des systèmes clés pour la productivité biologique des estuaires. Au sein du bouchon vaseux, les turbidités peuvent varier de quelques centaines de mg.l⁻¹ en surface à plusieurs centaines de g.l⁻¹ en profondeur (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire).

La réduction de l'activité photosynthétique (p. ex. Cole, Caraco & Peierls 1992, Irigoien & Castel 1997, Garnier *et al.* 2001) et l'augmentation de la dégradation des matières organiques par l'activité bactérienne (p. ex. Heip *et al.* 1995) au niveau du bouchon vaseux créent un gradient pour l'oxygène dissous (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). Durant la période estivale, des zones hypoxiques et même anoxiques sont

observées (p. ex. Marchand 1993, Le Bris & Glémarec 1996, Etcheber *et al.* 2007). Il existe aussi un gradient thermique longitudinal car les eaux marines ont des températures plus basses l'été et plus hautes l'hiver que les eaux fluviales (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire).

Ces gradients structurent les communautés estuariennes et différents assemblages se succèdent d'amont en aval (McLusky & Elliott 2004, Day *et al.* 2013). Par exemple, pour l'estuaire de la Seine, le copépode *Eurytemora affinis* accompagné de cladocères du genre *Bosmina* spp. et *Daphnia* spp. sont les plus abondants en zone oligohaline tandis qu'en zone polyhaline, la communauté zooplanctonique est dominée en terme d'abondance par *Acartia clausi* et d'autres copépodes marins (Mouny *et al.* 1998, Devreker *et al.* 2008, Devreker *et al.* 2009). Attrill & Rundle (2002) constatent aussi une structuration longitudinale des communautés de macroinvertébrés d'amont en aval dans l'estuaire de la Tamise. Les espèces de poissons se répartissent elles aussi longitudinalement dans les systèmes estuariens (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008). Dans l'estuaire de la Gironde, par exemple, Lobry *et al.* (2003) et Lobry, Lepage & Rochard (2006) montrent une structuration spatio-temporelle des peuplements ichtyologiques avec des cortèges d'espèces pélagiques marines à l'aval et des cortèges d'espèces benthiques et plus présentes en estuaire en amont. Dans un estuaire du sud-est de l'Afrique, Martin (1988) montre que trois espèces de Centropomidés se répartissent sur un gradient de salinité et de température amont-aval en fonction des exigences de chaque espèce. Remane (1934) et Remane & Schlieper (1971) soutiennent que la richesse spécifique est minimale dans la zone oligohaline des estuaires.

3.2 Des systèmes très ouverts

Les systèmes estuariens sont des zones d'échanges intenses entre les milieux dulçaquicole, marin et terrestre (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Howe & Simenstad 2011, Whitfield & Elliott 2012, Day *et al.* 2013). Un estuaire est traversé par des flux considérables d'eau douce et marine (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007) qui sont les vecteurs de transport d'éléments chimiques, matières organiques et organismes (Polis, Anderson & Holt 1997). Les flux de matières organiques à l'amont et à l'aval des estuaires sont très importants. Par exemple, Thom (1981) estime que les apports en matières organiques par les eaux fluviales sont quatre à huit fois plus importants que la production locale dans le cas d'un estuaire aux Etats-Unis (Polis, Anderson & Holt 1997).

Dans le cas de l'estuaire de la Gironde, Savoye *et al.* (2012) estiment que 98 % du carbone organique particulaire dans l'estuaire est d'origine terrestre. Dans le modèle de Lobry *et al.* (2008) visant à évaluer les flux de matière et d'énergie du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, le flux de matière et d'énergie le plus important est le flux d'entrée par les eaux douces et 88 % des flux totaux du système proviennent des détritus. Les estuaires comptent d'ailleurs de nombreuses espèces détritivores (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013).

La productivité des systèmes estuariens est très importante (Nixon *et al.* 1986) et ils sont même classés parmi les écosystèmes les plus productifs au monde (Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). Les flux d'exportation peuvent être très intenses. Il est estimé, par exemple pour l'estuaire de la Gironde, que 48 150 tonnes de carbone organique particulaire sont exportées chaque année vers le plateau continental (Savoye *et al.* 2012). Sur ces 48 150 tonnes, 46 200 tonnes seraient d'origine terrestre et 1 950 tonnes d'origine phytoplanctonique. L'importance de ces flux d'exportation pour les écosystèmes receveurs est reconnue (Polis & Hurd 1995, Polis & Hurd 1996, Polis, Anderson & Holt 1997). Dans l'*estuarine outwelling hypothesis* développée par Odum en 1968 (Howe & Simenstad 2011), Odum, Fisher & Pickral (1979) et Odum (1980) soulignent le rôle fondamental des flux de matière et d'énergie en provenance des estuaires pour la productivité des écosystèmes côtiers. Par exemple, Savage *et al.* (2012) montrent l'importance de ces flux estuariens pour les communautés côtières de mollusques benthiques. Ils montrent que la production primaire estuarienne contribue à la productivité secondaire de ces communautés benthiques à quatre kilomètres au moins de l'embouchure de l'estuaire.

Les flux d'organismes comme les poissons sont aussi très importants (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008). Les espèces strictement et exclusivement inféodées aux systèmes estuariens pour toutes les phases de leur cycle de vie sont très rares (Able 2005, Elliott & Hemingway 2008). Par exemple, la majorité des espèces de poissons n'est présente en estuaire qu'à une période donnée, obligatoire ou facultative, de leurs cycles de vie (voir Fig. 2.5).

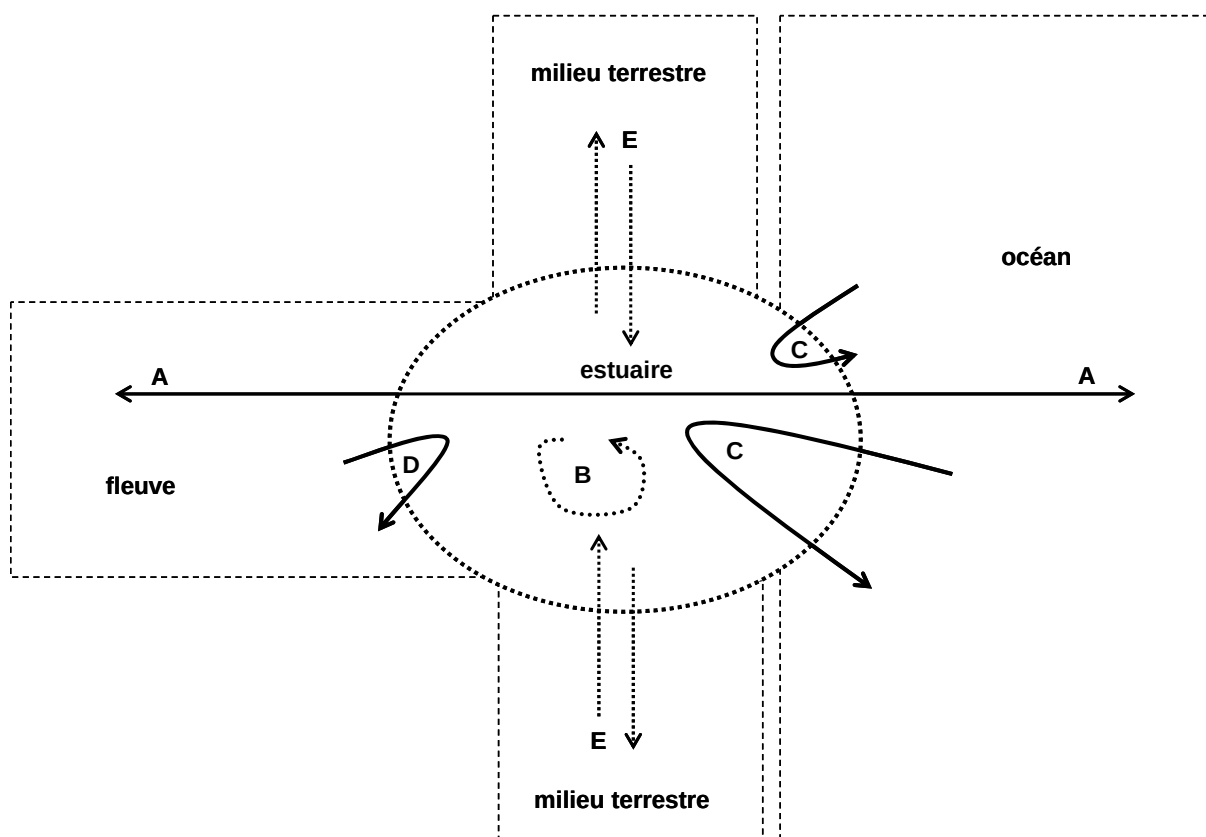


Fig. 2.5 Schématisation des types de mouvements et migrations des organismes dans un estuaire (d'après Lotze 2010). Les migrateurs amphihalins catadromes et anadromes (en A) utilisent l'estuaire comme zone de "transit", de préparation physiologique et d'alimentation. Certaines espèces peuvent réaliser complètement leur cycle de vie dans l'estuaire (B). De nombreuses espèces marines (C) et certaines dulçaquicoles (D) pénètrent dans l'estuaire au stade juvénile (p. ex. "nourricerie") ou adulte (p. ex. alimentation ou reproduction). Des espèces terrestres comme des oiseaux (en E) viennent se nourrir et hiverner. Ces mouvements induisent d'importants flux de matière et d'énergie qui entrent et sortent du système estuarien.

Les estuaires constituent en effet des zones de "transit" et préparation physiologique pour les migrateurs amphihalins, des zones d'alimentation pour les adultes de très nombreuses espèces tolérantes aux variations de salinité, des zones de "nourricerie" et de refuge pour les juvéniles, des zones de ponte (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008, Whitfield & Elliott 2012, Day *et al.* 2013). Les adultes et les juvéniles des espèces amphihalines catadromes et anadromes comme, parmi beaucoup d'autres, certaines espèces de Salmonidés (p. ex. *Salmo salar*), de Clupéidés (p. ex. *Alosa* sp.) ou les anguilles *Anguilla* sp doivent traverser les estuaires dans un sens et dans l'autre (Elliott & Hemingway 2008). Des carnivores piscivores (p. ex. *Dicentrarchus labrax*), des carnivores prédateurs d'invertébrés benthiques (p. ex. *Solea solea*), des zooplanctonophages (p. ex. *Engraulis encrasicolus*) ou des détritivores (p. ex. *Liza ramada*) pénètrent notamment dans l'estuaire de la Gironde pour

s'alimenter (Lobry *et al.* 2003, Lobry, Lepage & Rochard 2006, Lobry *et al.* 2008). Des espèces dulçaquicoles comme *Esox lucius*, *Abramis brama*, ou *Cyprinus carpio* peuvent aussi s'aventurer dans l'estuaire amont. De nombreuses espèces démersales et benthiques du plateau continental utilisent l'estuaire au stade juvénile (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008). Des concentrations importantes de juvéniles sont observées dans les estuaires (Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013). Cette fonction de "nourricerie" concerne notamment des espèces d'intérêt halieutique comme la sole *Solea solea* (Rochette *et al.* 2010). Certaines espèces peuvent aussi se reproduire en estuaire (Elliott & Hemingway 2008). C'est le cas par exemple du gobie buhotte *Pomatoschistus minutus*, une espèce qui peut réaliser la totalité de son cycle de vie dans l'estuaire.

Les estuaires sont aussi des zones d'hivernage et d'alimentation pour de nombreuses espèces d'oiseaux qui contribuent à exporter de la matière et de l'énergie d'origine estuarienne vers les écosystèmes terrestres (Fig. 2.5). Par exemple, Dauvin & Desroy (2005) notent que 250 espèces d'oiseaux peuvent se rencontrer sur l'estuaire de la Seine et qu'entre 80 000 et 120 000 oiseaux d'eau fréquentent cet estuaire.

Les écosystèmes estuariens sont donc des systèmes particulièrement ouverts et sont le lieu de flux et d'échanges considérables (Howe & Simenstad 2007, Howe & Simenstad 2011). Ces flux d'entrées et sorties ne sont pas constants mais connaissent des pulsations et des oscillations à différentes échelles de temps et d'espace.

3.3 De multiples "pulsations" et "oscillations" dans le temps et l'espace

Les estuaires sont des zones de transition et les lieux de rencontre dans un espace restreint de deux systèmes dynamiques, le fleuve et l'océan. Deux pulsations majeures animent les estuaires : les phénomènes de marée et de variation des débits fluviaux (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Whitfield & Elliott 2012, Day *et al.* 2013). Ces pulsations se font ressentir sur différentes échelles de temps et d'espace, journalier avec le cycle de la marée, saisonnier avec les périodes de crue et d'étiage, ainsi que les variations des coefficients de marée, mais aussi annuel avec les fluctuations climatiques. A toutes ces échelles, elles engendrent des oscillations dans les gradients cités précédemment (voir paragraphe 3.1), dans les abondances et les biomasses des populations, mais aussi dans les

flux internes et externes puisque l'eau est un vecteur majeur de transport des éléments biogéochimiques et des organismes (voir paragraphe précédent).

La marée provoque un mouvement oscillatoire des eaux marines dans le sens opposé puis dans le même sens que le débit fluvial. Par exemple, les estuaires de la Gironde, de la Loire et de la Seine sont qualifiés d'estuaires macrotidaux du fait d'une amplitude importante puisque en période de vives-eaux le marnage peut atteindre 5.5 mètres en Gironde, 6 mètres sur la Loire, et 8 mètres au Havre (GIP Seine aval et GIP Loire estuaire). L'énergie tidale se fait sentir jusqu'à 150 kilomètres de l'océan Atlantique pour la Gironde, 97 kilomètres sur la Loire et 160 kilomètres sur la Seine (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire). Lors du flot, les masses d'eau marine pénétrant dans l'estuaire sont considérables. Pour l'estuaire de la Gironde, par exemple, environ 1 100 à 2 000 millions de m³ d'eau marine sont mis en mouvement contre environ 21 100 m³ d'eau douce en provenance de la Garonne et de la Dordogne (Sottolichio & Castaing 1999). Sur l'estuaire de la Seine les vasières intertidales s'étendaient sur 30 km² en 2000 (Dauvin & Desroy 2005).

Des pulsations et oscillations à l'échelle saisonnière des débits fluviaux sont très marquées dans le cas notamment des estuaires des zones tempérées. Généralement, le débit fluvial dépend directement des précipitations sur le bassin versant drainé (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). Les débits fluviaux à l'entrée de l'estuaire de la Gironde peuvent varier entre 200 et 2 000 m³ par seconde, entre 100 et plus de 2 000 m³ par seconde pour la Loire et entre 81 et 2000 m³ par seconde pour la Seine (GIP Seine aval, GIP Loire estuaire).

Ces oscillations et pulsations provoquent d'importantes variations spatio-temporelles des gradients présentés au paragraphe 3.1 et donc des répartitions des organismes estuariens (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). Par exemple, un lien direct a été mis en évidence entre les pulsations des débits fluviaux et les variations d'abondances et de biomasses d'espèces importantes dans la productivité estuarienne, notamment des crustacés et des poissons, dans le cas d'un estuaire en Louisiane (Piazza & La Peyre 2012).

Les abondances des espèces estuariennes présentent des pics annuels (p. ex. Dauvin & Desroy 2005 pour l'estuaire de la Seine, et Selleslagh *et al.* 2012b pour l'estuaire de la Gironde). Par exemple, dans l'estuaire de la Seine, le copépode *Eurytemora affinis* présente un pic

d'abondance en zone oligohaline et mésohaline au printemps (environ 190 000 individus. m⁻³) pour ensuite décliner très rapidement à moins de 10 000 individus.m⁻³ en été et automne (Dauvin & Desroy 2005). Selleslagh *et al.* (2012b) notent d'importantes variations d'abondance et de biomasses au cours de l'année pour de nombreuses espèces de poissons (p. ex. *Pomatoschistus* spp., *Solea solea*, *Sprattus sprattus*), de crevettes (p. ex. *Crangon crangon*, *Palaemon* spp.), du zooplancton (p. ex. *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Mesopodopsis slabberi*, *Neomysis integer*), et du macrozoobenthos (p. ex. vers Oligochaetes, *Corophium volutator*, *Cyathura carinata*, *Scrobicularia plana*) dans l'estuaire de la Gironde. Les migrations des espèces de poissons et crevettes provoquent des pulsations dans les abondances des communautés estuariennes (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008).

Ces oscillations et pulsations des énergies tidales et fluviales, souvent sous la dépendance de facteurs extérieurs et éloignés du système estuarien, se répercutent donc sur les gradients physico-chimiques, la répartition et l'abondance des organismes qui eux aussi présentent des oscillations et pulsations. Odum, Odum & Odum (1995) et leur *pulsing paradigm* soulignent l'importance de ces oscillations et pulsations dans le fonctionnement des écosystèmes estuariens. Les estuaires sont donc des *pulsing ecotone* (Odum, Odum & Odum 1995) ou, plutôt, en tenant compte des travaux de Attrill & Rundle (2002), des *pulsing two-ecoclines*.

Ces trois caractéristiques majeures des écosystèmes estuariens ont des conséquences importantes sur les propriétés des réseaux trophiques. Les réseaux trophiques estuariens présentent une grande variabilité de leur structure, en termes de topologie et d'intensité des interactions, dans le temps et l'espace. Jordan (2001a) note, pour le réseau trophique de l'estuaire de la baie de Chesapeake, des variations dans la présence-absence de certaines espèces (p. ex. présence des méduses du genre *Chrysaroa* seulement l'été), des patrons d'interactions (p. ex. le crabe bleu est la proie du bar rayé l'été mais pas l'automne), des positions trophiques (p. ex. le menhaden est un prédateur supérieur uniquement l'hiver), ainsi que des dynamiques trophiques (p. ex. le phytoplancton représente la source d'énergie principale pour le microzooplancton en été mais il est remplacé par des microflagellés en hiver). Le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde présente lui aussi une très forte variabilité dans l'espace et le temps (Pasquaud *et al.* 2008, Pasquaud *et al.* 2010). Les échanges de matière et d'énergie qui entrent et sortent des systèmes estuariens peuvent induire

des effets indirects dans des écosystèmes éloignés aquatiques ou terrestres (Polis & Hurd 1995, Polis & Hurd 1996, Polis, Anderson & Holt 1997).

Toute modélisation est une simplification du système étudié. Il est donc très important de tenir compte des caractéristiques des écosystèmes estuariens afin de mieux comprendre la signification de l'utilisation des analyses de la matrice de communauté en estuaire.

4. Discussion

La première partie de ce chapitre a permis de clarifier le terme "matrice de communauté" et les modèles sous-jacents à ces différentes matrices. La matrice d'interaction A et la matrice des coefficients α sont issues des modèles de Lotka-Volterra (Levins 1968, Berlow *et al.* 2004, Hernandez 2009). Dans ce cadre, elles peuvent être reliées à la matrice jacobienne J (Berlow *et al.* 2004, Hernandez 2009). Les inverses de ces trois matrices permettent d'étudier différents types de *press perturbations*, mais les résultats de l'analyse de stabilité peuvent être différents. En effet, ce n'est seulement que dans le cas de matrices D-stables que les signes des parties réelles des valeurs propres de la matrice d'interaction sont nécessairement les mêmes que ceux des valeurs propres de la matrice jacobienne (Logofet 1993). Si tant est qu'une matrice d'interaction ne soit pas D-stable, et qu'elle ait un sens en écologie, l'étude du signe des parties réelles des valeurs propres de la matrice d'interaction A ou de la matrice des coefficients α ne donne donc pas d'indication fiable sur le signe des parties réelles des valeurs propres de la matrice jacobienne J . L'analyse de stabilité à partir de la matrice d'interaction est donc plus restrictive qu'à partir de la matrice jacobienne. En effet, la D-stabilité est difficile à prouver pour des matrices de grande taille, et en plus cette matrice est limitée aux modèles de Lotka-Volterra. Ce n'est pas le cas de la matrice jacobienne qui est beaucoup plus générale.

Le terme "matrice de communauté" est très large (Berlow *et al.* 2004, Novak *et al.* in prep.), et il est donc important, en l'employant, de toujours préciser le type de matrice, le modèle sous-jacent et la notation utilisée. Dans ce travail de thèse, le choix est fait d'appeler la jacobienne : J (à la suite de p. ex. Kokkoris *et al.* 2002, Jansen & Kokkoris 2003, Berlow *et al.* 2004), la matrice d'interaction : A (à la suite de p. ex. Laska & Wootton 1998, Berlow *et*

al. 2004, Dambacher, Levins & Rossignol 2005), et la matrice des coefficients : α . Beaucoup d'autres notations ont été utilisées. Par exemple, chez certains auteurs, la matrice A désigne la matrice jacobienne (p. ex. May 1973a, Yodzis 1988, Novak *et al.* 2011), la matrice d'interaction (p. ex. Laska & Wootton 1998, Berlow *et al.* 2004, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007, Novak *et al.* 2011), ou la matrice des coefficients (p. ex. Levins 1968, Vandermeer 1970, Seifert & Seifert 1976, Dambacher, Li & Rossignol 2002). Dans certaines publications, la jacobienne est appelée matrice C (p. ex. Laska & Wootton 1998, Christianou & Kokkoris 2008, Montoya *et al.* 2009, Berg *et al.* 2011), mais les éléments c_{ij} peuvent aussi être utilisés pour la matrice d'interaction (p. ex. deRuiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002). La notation α_{ij} peut désigner les éléments de la matrice des coefficients de Levins (1968) (p. ex. Vandermeer 1970, Seifert & Seifert 1976), mais aussi les éléments de la matrice d'interaction (p. ex. Berg *et al.* 2011), ou ceux de la matrice jacobienne (p. ex. deRuiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002). Le terme "matrice d'interaction" est d'ailleurs aussi général que celui de "matrice de communauté" et chez certains auteurs, la matrice jacobienne est appelée matrice d'interaction. Ces problèmes de notation sont source de confusions, mais ils deviennent secondaires si dans chaque publication les matrices et leurs modèles sous-jacents sont clairement explicités.

Peu de travaux ont permis de confronter les prédictions de l'inverse de la jacobienne aux dynamiques observées sur le terrain, du fait des difficultés pratiques pour estimer les éléments de ces matrices et respecter les hypothèses de ces approches (mais voir Schmitz 1997 pour une expérimentation de terrain, et Hulot *et al.* 2000 pour une expérimentation en mésocosme). Un problème majeur est l'inadéquation entre l'échelle de temps des projections de l'inverse de la jacobienne et celle des données de terrain disponibles (Bender, Case & Gilpin 1984, Yodzis 1988, Yodzis 2000). L'inverse de la jacobienne permet d'évaluer la distance entre le point d'équilibre avant la perturbation et le nouvel équilibre atteint asymptotiquement. Les prédictions de l'inverse ne doivent donc être confrontées aux données de terrain que sur des temps longs, ce qui est pratiquement très difficile voire même impossible dans la très grande majorité des cas. Afin d'avoir une idée du temps nécessaire pour atteindre le nouvel état d'équilibre, Yodzis (1988) propose de tenir compte des temps de génération des différentes populations. Dans le cas des grands estuaires français, l'inverse de la jacobienne permet de faire des projections au minimum plusieurs années à plusieurs

dizaines d'année après le début de la *press perturbation* et sans qu'aucune autre nouvelle perturbation entre-temps viennent modifier la trajectoire du système. Vis-à-vis de ce problème, les possibilités d'étude de la dynamique transitoire présentées dans ce chapitre apportent des informations supplémentaires. La construction de la matrice de transition proposée précédemment permet d'avoir une interprétation intéressante en termes de variations de biomasse mais elle soulève à nouveau les problèmes d'estimation des éléments diagonaux. L'estimation de ces éléments pose en effet de nombreux problèmes théoriques et pratiques (Yodzis 1988, Yodzis 2000, Novak *et al.* in prep.). Ces estimations sont aussi cruciales pour les analyses de stabilité (May 1973a, Logofet 1993), ainsi que le calcul des nouvelles biomasses (Novak *et al.* in prep.). De plus, cette construction de la matrice de transition n'est pas possible si un ou plusieurs éléments de la diagonale sont nuls. Mais la matrice de transition n'est pas limitée à cette construction, et d'autres pas de temps peuvent être choisis. Il est aussi important de tenir compte des problèmes de convergence de la somme infinie des puissances. Dans les cas où au moins une norme est inférieure à 1, les différentes puissances peuvent être additionnées afin d'approcher la dynamique transitoire du système étudié.

Les trois caractéristiques majeures des écosystèmes estuariens, présentées dans la troisième partie de ce chapitre, se retrouvent dans beaucoup de systèmes estuariens en zone tempérée. Dans le cas des estuaires des bassins versants dont le climat est aride, souvent situés dans l'hémisphère sud, les schémas des gradients, des flux d'entrée et sortie, ainsi que des oscillations et pulsations peuvent être très différents (Elliott & Whitfield 2011). Les débits fluviaux peuvent être très faibles voire nuls à certains moments de l'année (Potter *et al.* 2010). De plus, si l'influence de la marée est faible, comme c'est le cas pour de nombreux estuaires microtidaux de l'hémisphère sud, ces systèmes sont beaucoup moins ouverts que les grands estuaires macrotidaux de l'hémisphère nord (McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Potter *et al.* 2010, Elliott & Whitfield 2011, Whitfield & Elliott 2012, Day *et al.* 2013). Elliott & Whitfield (2011) citent l'exemple d'un petit estuaire d'Afrique du Sud, l'estuaire de l'*East Kleinemonde* (Whitfield *et al.* 2008), qui fonctionne en isolement depuis plus de trois ans, et avec des populations qui se maintiennent dans le temps.

Les facteurs hydrodynamiques et physico-chimiques sont des facteurs clés dans la structuration des peuplements estuariens dans le temps et l'espace (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013). L'importance relative des interactions entre populations par rapport à ces facteurs physico-chimiques

majeurs est très débattue. Les flux et stocks importants de détritus et autres matières organiques entrant dans le système pourraient par exemple limiter l'intensité des interactions de compétition entre détritivores. Cependant, toutes ces matières organiques entrant dans les estuaires ne sont pas directement assimilables dans les réseaux trophiques. Par exemple pour l'estuaire de la Gironde, il semble qu'une grande proportion des détritus entrant dans le système soit difficilement assimilable comparée à la production primaire interne à l'estuaire (Savoye *et al.* 2012). Selleslagh *et al.* (2012b) font remarquer que les relations établies entre les variations saisonnières des peuplements et les variations des facteurs physico-chimiques sont souvent relativement faibles par rapport à la part de variabilité non expliquée et soulignent l'importance de tenir compte des interactions trophiques. A la suite de David, Chardy & Sautour (2006), Selleslagh *et al.* (2012b) suggèrent, par exemple, que les variations saisonnières du copépode *Eurytemora affinis* sont liées à la prédation par le mysidacé *Neomysis integer* dans l'estuaire de la Gironde. Ils suggèrent aussi que les variations saisonnières des populations de *Neomysis integer* et *Crangon crangon* pourraient être influencées par la prédation par le maigre *Argyrosomus regius*. L'étude des réseaux trophiques estuariens est donc très importante (McLusky & Elliott 2004, Day *et al.* 2013). Rochette *et al.* (2009) proposent l'utilisation de la matrice de communauté à cette fin dans le cas par exemple de l'estuaire de la Gironde.

La première partie de ce chapitre a permis de bien mettre en évidence les différentes hypothèses des analyses de la matrice de communauté. Celles-ci peuvent être mises en regard des caractéristiques importantes des écosystèmes estuariens. La première caractéristique fait référence aux gradients et à la structuration spatiale des différents peuplements d'un estuaire. Un estuaire n'est pas constitué d'un assemblage unique mais d'une succession dans l'espace et le temps de peuplements différents (p. ex. Attrill & Rundle 2002, Lobry *et al.* 2003, Lobry, Lepage & Rochard 2006). Pour essayer de prendre en compte cette caractéristique dans l'analyse de la jacobienne, il y a au moins deux possibilités.

La première consiste à tenir compte explicitement de cette dimension spatiale dans la formulation du modèle sous-jacent, c.-à-d. du système d'équation différentielle pour lequel il est possible de calculer les dérivées partielles. L'étude mathématique de tels modèles est cependant beaucoup plus difficile et la jacobienne devient très complexe à comprendre et à paramétrer.

La deuxième possibilité consiste à conserver l'hypothèse d'homogénéité spatiale mais à restreindre le réseau à une zone de l'estuaire. Dans la très grande majorité des cas, ces données

ne sont cependant pas disponibles et l'étude porte sur un réseau trophique construit sur l'ensemble de l'estuaire (p. ex. Montoya *et al.* 2009, Rochette *et al.* 2009). La plupart des travaux utilisant les matrices de communauté se réfèrent au modèle de Lotka-Volterra généralisé, présenté dans la première partie de ce chapitre, pour des raisons pratiques de compréhension et d'estimation des éléments de la jacobienne. Dans ces travaux, l'estuaire est considéré comme spatialement homogène et donc cette caractéristique n'est pas prise en compte.

La deuxième caractéristique majeure des écosystèmes estuariens est l'importance des flux entrant et sortant du système. Le modèle de Lotka-Volterra généralisé fait l'hypothèse d'un système fermé sans immigration ni émigration et donc ne tient pas compte de cette caractéristique. Il y a au moins deux possibilités pour prendre en compte l'ouverture des systèmes estuariens. La première consiste à intégrer explicitement la dynamique de ces flux entrant et sortant dans le système d'équations différentielles sous-jacent à la matrice jacobienne. Dans ce cas, les éléments de la jacobienne peuvent être profondément modifiés, et particulièrement les éléments diagonaux (Puccia & Levins 1985, Novak *et al.* in prep.). La deuxième possibilité consiste à considérer ces flux comme des *press perturbations* sur un système fermé et d'analyser leurs effets à partir de l'inverse de la jacobienne. Deux difficultés se posent en optant pour cette possibilité. La première est la "non constance" des flux entrants et sortants, ce qui est très différent de la définition d'une *press perturbation* dans laquelle la perturbation est maintenue constante au cours du temps. L'analyse de la matrice de communauté peut cependant être étendue à des situations où la perturbation est périodique (Flake 1980), ce qui est plus proche, sur ce point, du fonctionnement estuarien. La deuxième difficulté concerne l'intensité des flux et donc la taille de ces *press perturbations*. L'analyse de sensibilité se fait au voisinage de l'équilibre dans le domaine de validité de l'approximation linéaire. Les *press perturbations* envisagées ne doivent pas changer la topologie du réseau d'interaction ni provoquer d'extinctions secondaires (Bender, Case & Gilpin 1984, Puccia & Levins 1985, Yodzis 1988). Il est donc important de tenir compte des relations entre la dynamique de chaque population étudiée et la dynamique des détritits entrant dans le système afin de respecter les hypothèses de l'analyse des *press perturbations* présentées dans la première partie de ce chapitre.

La troisième caractéristique majeure des écosystèmes estuariens fait référence aux multiples oscillations et pulsations qui animent les écosystèmes estuariens à différentes échelles de

temps et d'espace. C'est sans doute la caractéristique la plus difficile à prendre en compte avec les approches de la matrice de communauté. Il s'agit, en effet, d'analyses au voisinage de points d'équilibre asymptotiquement stables. Mathématiquement, l'équilibre signifie que les taux de croissance dB_i/dt du système d'équations différentielles (2.1) sont égaux à zéro. Les dynamiques observées pour différentes populations planctoniques, de crustacés et d'autres invertébrés benthiques, ainsi que de la faune ichthyologique, avec des variations saisonnières très marquées et rapides, en plus d'une très forte stochasticité (voir par exemple Dauvin & Desroy 2005, Selleslagh *et al.* 2012b), montrent très clairement que cette hypothèse n'est pas respectée pour les écosystèmes estuariens. En faisant l'hypothèse de l'existence d'un point d'équilibre, et non d'une autre forme d'attracteur, la question peut se poser en termes d'éloignement du système estuarien par rapport à cet équilibre. Il est très difficile de donner une réponse précise à cette question. Au vue des modifications profondes que connaissent les écosystèmes estuariens depuis plusieurs dizaines d'années et qui s'amplifient (voir le Chapitre 1 d'introduction), et en admettant l'hypothèse précédente, il y a une très forte probabilité pour que la très grande majorité des écosystèmes estuariens français soient dans des dynamiques transitoires entre des états d'équilibre, et non à l'équilibre, et ceci au moins depuis les grands aménagements du XIXème siècle.

En conclusion, si l'objectif est d'essayer de prendre en compte les caractéristiques majeures des écosystèmes estuariens, tout en restant dans le cadre des analyses de la matrice de communauté, il est important de porter aussi son attention sur la dynamique transitoire plutôt qu'uniquement sur la dynamique asymptotique du système. Ce chapitre a approfondi les possibilités dans ce sens. La matrice jacobienne est un outil intéressant car elle n'est pas limitée aux seuls modèles de Lotka-Volterra (p. ex. Yodzis 1998, Yodzis 2000), ni uniquement aux interactions trophiques (p. ex. Thébault & Fontaine 2010). L'analyse des boucles ou *loop analysis*, développée par Richard Levins dans les années 1970 (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007), permet une analyse qualitative d'une jacobienne en restant général quant à la spécification des fonctions f_i du système (2.1) (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Dambacher *et al.* 2009, Novak *et al.* 2011). Actuellement, la très grande majorité des publications mettant en œuvre ces approches d'analyse de l'inverse de la jacobienne, notamment pour des problématiques appliquées, utilise l'analyse qualitative de Richard

Levins et les outils d'analyse des incertitudes développés par Jeffrey Dambacher (p. ex. Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Ramsey & Veltman 2005, Dambacher *et al.* 2007, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007, Metcalf *et al.* 2008, Ortiz 2008, Ortiz & Wolff 2008, Dambacher *et al.* 2009, Dambacher *et al.* 2010, Metcalf 2010, Metcalf, Moyle & Gaughan 2010, Metcalf, Pember & Bellchambers 2011, Raymond *et al.* 2011, Ramos-Jiliberto, Garay-Narváez & Medina 2012). L'analyse qualitative de la jacobienne et la problématique des incertitudes associées sont l'objet du chapitre suivant.

Chapitre 3 – Analyses qualitatives de la matrice de communauté

Ce chapitre traite de l'analyse des boucles (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Dambacher *et al.* 1999, Dambacher & Rossignol 2001, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003, Dambacher, Levins & Rossignol 2005, Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007) qui repose sur une interprétation graphique en termes de boucles de rétroaction des analyses de la matrice de communauté présentées au chapitre 2 précédent. Premièrement, la représentation de la matrice jacobienne sous forme de graphe orienté est définie afin de mettre en évidence l'importance du modèle sous-jacent.

Deuxièmement, l'analyse qualitative de la stabilité locale d'un point d'équilibre, à partir des boucles de rétroaction négatives, est présentée et mise en regard de l'importance des boucles de rétroaction positives.

Troisièmement, l'interprétation graphique de l'analyse de sensibilité de l'équilibre présentée au chapitre précédent est décrite dans le but de mieux cerner l'étendue de la question des incertitudes. Sur la base des travaux de Yodzis (1988, 1998, 2000), une première approche d'évaluation des incertitudes, plus rapide que le calcul du permanent d'une matrice, est proposée et appliquée aux réseaux trophiques de l'estuaire de l'Ythan, un des réseaux les mieux détaillés au monde (Milne & Dunnet 1972, Baird & Milne 1981, Hall & Raffaelli 1991, Raffaelli & Hall 1992, Emmerson & Raffaelli 2004), ainsi que pour les réseaux disponibles sur les trois grands estuaires français : l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), de la Loire (Lobry, non publié), de la Gironde (Lobry *et al.* 2008), et sur celui de La Canche, un petit estuaire du Nord de la France (Selleslagh *et al.* 2012a).

Enfin, ces résultats sont discutés dans le cadre de l'application de l'analyse des boucles aux écosystèmes estuariens.

1. Représentation graphique de la matrice Jacobienne

L'analyse des boucles repose sur la représentation d'une matrice de communauté par un graphe orienté et l'interprétation du déterminant par des sommes de boucles disjointes dans ce graphe.

1.1 Représentation sous forme de graphe orienté

La matrice jacobienne J , définie au chapitre 2 (voir (2.4)), peut être représentée à l'aide d'un graphe orienté $G(N, \varepsilon, \sigma)$. L'ensemble des nœuds $N = \{1, \dots, n\}$ désigne les n entités écologiques en interaction. L'ensemble des arcs $\varepsilon \subset N \times N$ est défini par $(j, i) \in \varepsilon$ si, et seulement si, $J_{ij} \neq 0$. Par exemple, la matrice jacobienne d'un réseau de trois populations en interaction :

$$J = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} \end{bmatrix} \quad (3.1)$$

avec tous ses éléments $J_{ij} \neq 0$, peut être représentée par le graphe orienté $G(3, 9)$ de la Figure 3.1.

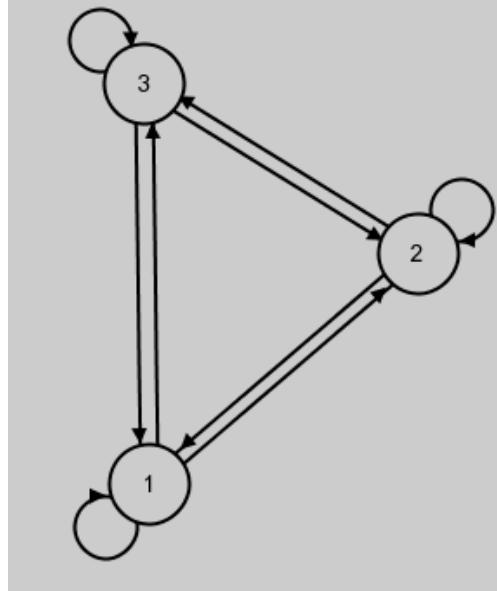


Fig. 3.1 Graphe orienté d'un système de trois populations en interaction correspondant à la matrice Jacobienne en (3.1) (réalisé avec le logiciel PowerPlay, www.ent.orst.edu/loop/). Les trois nœuds font référence aux trois populations. L'arc reliant le nœud j au nœud i correspond à l'élément $J_{ij} \neq 0$ de la matrice jacobienne J . L'arc reliant un nœud à lui-même représente l'effet de la population sur elle-même, c.-à-d. $J_{ii} \neq 0$. Cette boucle de longueur 1 est souvent appelée *self-effect* dans la littérature (Puccia & Levins 1985).

Le signe de l'arc est une fonction $\sigma : \mathcal{E} \rightarrow \{-1, 1\}$, $\sigma(j, i) = \text{signe}[J_{ij}]$. Un arc (j, i) représente un effet positif sur le taux de croissance de la population i si $\sigma(j, i) > 0$, et négatif si $\sigma(j, i) < 0$. L'analyse des boucles se rapporte au signe des éléments de la matrice jacobienne et au graphe orienté associé. Elle se réfère souvent à une matrice jacobienne J° dans laquelle les effets positifs ont la valeur +1, les effets négatifs -1, et 0 quand il n'y a pas d'interaction directe. Par exemple, la matrice jacobienne J° du système de trois populations en interaction présentée au Chapitre 2 en (2.27) :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} (\text{signe } J_{11})1 & (\text{signe } J_{12})1 & (\text{signe } J_{13})1 \\ (\text{signe } J_{21})1 & (\text{signe } J_{22})1 & (\text{signe } J_{23})1 \\ (\text{signe } J_{31})1 & (\text{signe } J_{32})1 & (\text{signe } J_{33})1 \end{bmatrix} \quad (3.2)$$

$$= \begin{bmatrix} -1 & -1 & -1 \\ +1 & -1 & -1 \\ +1 & +1 & -1 \end{bmatrix}$$

peut être associée au graphe orienté $G(3,9)$ de la Figure 3.2.

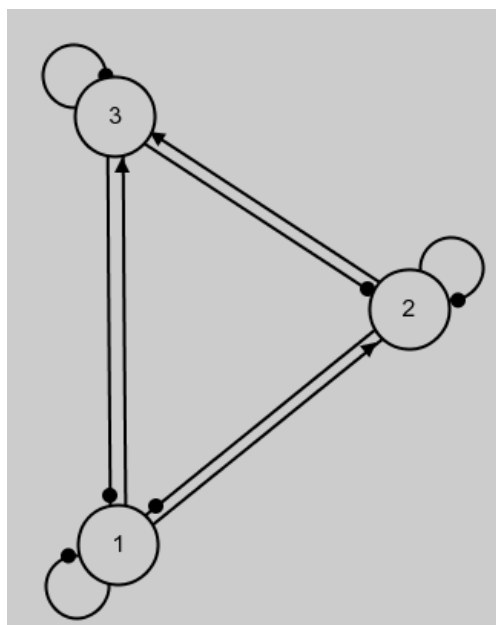


Fig. 3.2 Graphe orienté d'un système de trois populations en interaction correspondant à la matrice Jacobienne (3.2) (réalisé avec PowerPlay). Une population de prédateurs (nœud 3) partage avec sa population de proies (nœud 2) une ressource commune (nœud 1). Par convention, un arc terminé par une flèche représente un effet positif, tandis qu'un arc terminé par un rond représente un effet négatif (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Dambacher *et al.* 1999, Dambacher & Rossignol 2001, Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher *et al.* 2003).

Cette configuration d'omnivorie se retrouve dans tous les réseaux estuariens, et notamment les réseaux de l'estuaire de la Seine, la Loire et la Gironde (voir les réseaux de Rybarczyk & Elkaim (2003), Lobry (non publié), Lobry *et al.* (2008), Rochette *et al.* (2009)). Par exemple, le bar commun *Dicentrarchus labrax* (pop. 3) est prédateur de gobies *Pomatoschistus* sp. (pop. 2) et partage notamment avec eux des mêmes ressources communes suprabenthiques comme la crevette grise *Crangon crangon* ou le mysidacé *Neomysis integer* (pop. 1). Des espèces de phytoplancton (pop. 1) sont les proies de copépodes (pop. 2) ainsi que de mysidacés (pop. 3). Des espèces d'annélides (pop. 1) sont consommées par des crevettes (pop. 2) et la sole commune *Solea solea* (pop. 3).

1.2 Importance du modèle sous-jacent

Pour une même configuration de réseau, le signe et la valeur des éléments de la matrice jacobienne J varient en fonction du modèle sous-jacent à partir duquel elle est calculée. Des matrices J° très différentes peuvent donc être construites en fonction des hypothèses du modèle sous-jacent, par exemple sur le degré d'isolement du système, la forme des réponses fonctionnelles ou la possibilité de variations du type d'interaction.

1.2.1 Importance des flux d'entrée et sortie du système

La prise en compte des flux d'entrée et de sortie, p. ex. immigration et émigration, peut profondément modifier la magnitude mais aussi le signe des éléments de la jacobienne, et notamment les éléments diagonaux. Un exemple très simple de deux populations en interaction, un prédateur et sa proie dont la dynamique est décrite par le modèle classique proie-prédateur de Lotka-Volterra (Lotka 1920, Lotka 1925, Volterra 1926), permet d'illustrer l'importance de ce point.

Si le système est fermé, le modèle peut s'écrire :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dB_1}{dt} = B_1 (r - c B_2) \\ \frac{dB_2}{dt} = B_2 (e c B_1 - m) \end{array} \right. \quad (3.3a)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dB_1}{dt} = B_1 (r - c B_2) \\ \frac{dB_2}{dt} = B_2 (e c B_1 - m) \end{array} \right. \quad (3.3b)$$

dans lequel B_1 désigne la biomasse de la population de proies, B_2 la biomasse de la population de prédateurs, r le taux de croissance intrinsèque à la population de proies, c le taux de capture par unités de biomasses de proies et de prédateurs, e le taux de conversion d'une unité de biomasse de proies capturées en unités de biomasse de prédateurs, et m le taux de mortalité intrinsèque à la population de prédateurs. A l'équilibre $B_1^* = m/ec$ et $B_2^* = r/c$, la matrice jacobienne J est :

$$J = \begin{bmatrix} r - cB_2^* & -cB_1^* \\ ecB_2^* & ecB_1^* - m \end{bmatrix} \quad (3.4)$$

$$= \begin{bmatrix} 0 & -\frac{m}{e} \\ re & 0 \end{bmatrix}$$

La matrice J° correspondante est donc :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ +1 & 0 \end{bmatrix} \quad (3.5)$$

dans laquelle la proie a un effet positif sur le prédateur, le prédateur a un effet négatif sur sa proie, et les éléments diagonaux $J_{11}^\circ = J_{22}^\circ = 0$.

En conservant le même modèle (3.3) mais avec, par exemple, un flux d'immigration constant I_1 de proies entrant dans le système, à l'équilibre $B_1^* = m/ec$ et $B_2^* = (rm + ecI_1)/cm$, la matrice jacobienne J devient :

$$J = \begin{bmatrix} r - \frac{rm + ecI_1}{m} & -\frac{m}{e} \\ \frac{e(rm + ecI_1)}{m} & 0 \end{bmatrix} \quad (3.6)$$

et donc la matrice J° correspondante devient :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & -1 \\ +1 & 0 \end{bmatrix} \quad (3.7)$$

Contrairement à la matrice (3.5), J_{11}° n'est plus nul. Avec un flux d'immigration de proies, le *self-effect* de cette population est négatif et ceci sans aucune régulation densité-dépendante directe de la population de proies sur elle-même.

En conservant le même modèle (3.3) mais avec, par exemple, un flux d'émigration constant E_2 de prédateurs sortant du système, à l'équilibre $B_1^* = (rm + cE_2)/rec$ et $B_2^* = r/c$, la matrice jacobienne J et J° correspondante deviennent :

$$J = \begin{bmatrix} 0 & \frac{rm + cE_2}{re} \\ re & \frac{rm + cE_2}{r} - m \end{bmatrix} \quad (3.8)$$

et

$$J^\circ = \begin{bmatrix} 0 & -1 \\ +1 & +1 \end{bmatrix} \quad (3.9)$$

Contrairement à la matrice (3.5), J_{22}° n'est plus nul. Avec un flux d'émigration de prédateurs, le *self-effect* de cette population est positif et ceci sans aucune régulation densité-dépendante directe de la population de prédateurs sur elle-même.

Lorsque les flux entrant et sortant du système sont représentés sous cette forme, un flux entrant dans une population induit un *self-effect* négatif de cette population sur elle-même, et inversement pour un flux sortant (Puccia & Levins 1985). Dans le cas de modèles plus complexes, avec par exemple des flux entrants et sortants combinés et variables, la magnitude mais aussi le signe des éléments de la matrice jacobienne peuvent être profondément modifiés et donc, notamment aussi, les propriétés de stabilité de l'équilibre.

1.2.2 Importance du type de réponse fonctionnelle

La réponse fonctionnelle décrit le taux de consommation de proies par un prédateur (Holling 1959, Holling 1965, Holling 1966, Arditi & Ginzburg 2012). Elle a donc une influence très importante dans le comportement des modèles proies-prédateurs (Koen-Alonso & Yodzis 2005, Arditi & Ginzburg 2012). Dans le modèle de Lotka-Volterra généralisé (2.10) (voir Chapitre 2 précédent), la réponse fonctionnelle est linéaire, c.-à-d. le taux de consommation de proies par le prédateur augmente linéairement avec la densité de proies.

Dans le cas d'un système simple, dont la dynamique est décrite par un modèle de Lotka-Volterra généralisé, d'une population de prédateurs (pop. 2) en interaction avec sa population de proies (pop. 1), la matrice jacobienne J à l'équilibre $B_1^* = (r_1 a_{22} + r_2 a_{12}) / (a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21})$ et $B_2^* = (r_1 a_{21} - r_2 a_{11}) / (a_{11} a_{22} + a_{12} a_{21})$ est, en faisant apparaître explicitement les signes de ses éléments :

$$\begin{aligned}
 J &= \begin{bmatrix} r_1 - 2a_{11}B_1^* - a_{12}B_2^* & -a_{12}B_1^* \\ a_{21}B_2^* & -r_2 - 2a_{22}B_2^* + a_{21}B_1^* \end{bmatrix} \\
 &= \begin{bmatrix} -a_{11}B_1^* & -a_{12}B_1^* \\ a_{21}B_2^* & -a_{22}B_2^* \end{bmatrix} \\
 &= \begin{bmatrix} r_1 - \frac{2a_{11}(r_1 a_{22} + r_2 a_{12})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} - \frac{a_{12}(r_1 a_{21} - r_2 a_{11})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} & -\frac{a_{12}(r_1 a_{22} + r_2 a_{12})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} \\ \frac{a_{21}(r_1 a_{21} - r_2 a_{11})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} & -r_2 - \frac{2a_{22}(r_1 a_{21} - r_2 a_{11})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} + \frac{a_{21}(r_1 a_{22} + r_2 a_{12})}{a_{11}a_{22} + a_{12}a_{21}} \end{bmatrix}
 \end{aligned} \tag{3.10}$$

La matrice J° correspondante est donc :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & -1 \\ +1 & -1 \end{bmatrix} \tag{3.11}$$

Le choix d'un autre type de réponse fonctionnelle peut modifier la valeur et le signe des éléments de la matrice jacobienne. Par exemple, pour une réponse fonctionnelle de type II (Holling 1959, Holling 1965, Holling 1966), le taux de consommation atteint un plateau à partir d'une certaine densité de proies, et dans le cadre du modèle précédent $a_{12} = -(r_c) / (1 + r_c t_m B_1)$. Le paramètre r_c désigne le taux de rencontre entre la proie et son prédateur et t_m le temps de "manipulation" de la proie capturée par le prédateur. A l'équilibre (B_1^*, B_2^*) , la matrice jacobienne J devient, en faisant apparaître explicitement les signes de ses éléments :

$$J = \begin{bmatrix} r_1 - a_{11}B_1^* - \frac{r_c B_2^*}{1 + r_c t_m B_1^*} + B_1^* \left(-a_{11} + \frac{r_c^2 t_m B_2^*}{(1 + r_c t_m B_1^*)^2} \right) & -\frac{r_c B_1^*}{1 + r_c t_m B_1^*} \\ B_2^* \left(-\frac{e r_c^2 t_m B_1^*}{(1 + r_c t_m B_1^*)^2} + \frac{e r_c}{1 + r_c t_m B_1^*} \right) & -r_2 - 2a_{22}B_2^* + \frac{e r_c B_1^*}{1 + r_c t_m B_1^*} \end{bmatrix} \quad (3.12)$$

$$= \begin{bmatrix} B_1^* \left(-a_{11} + \frac{r_c^2 t_m B_2^*}{(1 + r_c t_m B_1^*)^2} \right) & -\frac{r_c B_1^*}{1 + r_c t_m B_1^*} \\ B_2^* \left(\frac{e r_c}{(1 + r_c t_m B_1^*)^2} \right) & -a_{22}B_2^* \end{bmatrix}$$

La matrice J° correspondante devient :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} +/-1 & -1 \\ +1 & -1 \end{bmatrix} \quad (3.13)$$

En fonction des valeurs des paramètres r_c , t_m , et des biomasses B_1^* et B_2^* à l'équilibre, J_{11}° peut être positif ou négatif (Novak *et al.* in prep.). Le type de réponse fonctionnelle du modèle sous-jacent influence donc aussi la magnitude et le signe des éléments de la matrice jacobienne.

1.2.3 La question des variations du type d'interaction

Les interactions entre populations sont très complexes et elles mettent en jeu différents processus. Une population peut à la fois participer à diminuer et augmenter le taux de croissance d'une autre population (Abrams 1987, Thompson 1988). La nature de l'interaction entre ces deux populations peut ainsi être négative ou positive en fonction, par exemple, des abondances relatives, de l'âge ou de la taille des individus, et des conditions environnementales (Hernandez & Barradas 2003). Dans le cadre du modèle précédent, cela signifie que la magnitude et le signe des coefficients a_{ij} peuvent varier. La forme linéaire la plus simple pour décrire ce type de phénomène peut s'écrire $a_{ij} = \varpi_i - \xi_i B_j$ (voir Hernandez & Barradas 2003, Hernandez 2009), dans lequel ϖ_i et ξ_i sont des constantes. Pour des valeurs de biomasse B_j faibles, le coefficient a_{ij} est positif, et inversement. Dans l'exemple

de deux populations en interaction, à l'équilibre (B_1^*, B_2^*) , la matrice jacobienne J devient, en faisant apparaître explicitement le signe de ses éléments :

$$J = \begin{bmatrix} r_1 - 2a_{11}B_1^* - (\varpi_1 - \xi_1 B_2^*)B_2^* & B_1^*(\varpi_1 - 2\xi_1 B_2^*) \\ B_2^*(\varpi_2 - 2\xi_2 B_1^*) & -r_2 - 2a_{22}B_2^* + (\varpi_2 - \xi_2 B_1^*)B_1^* \end{bmatrix} \quad (3.14)$$

$$= \begin{bmatrix} -a_{11}B_1^* & B_1^*(\varpi_1 - 2\xi_1 B_2^*) \\ B_2^*(\varpi_2 - 2\xi_2 B_1^*) & -a_{22}B_2^* \end{bmatrix}$$

La matrice J° correspondante est donc :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & +/-1 \\ +/-1 & -1 \end{bmatrix} \quad (3.15)$$

En fonction des valeurs des paramètres ϖ et ξ , ainsi que des biomasses B_1^* et B_2^* à l'équilibre, les éléments hors-diagonaux de la matrice jacobienne peuvent être positifs ou négatifs.

Tous les exemples précédents montrent bien l'importance de la définition du modèle sous-jacent à la matrice jacobienne. En fonction de la forme du système d'équations différentielles, les éléments de la jacobienne varient, et par conséquent les propriétés de stabilité de l'équilibre changent.

2. Analyse qualitative de la stabilité locale de l'équilibre

L'analyse qualitative de la stabilité locale de l'équilibre développée par Richard Levins repose sur une interprétation graphique en termes de boucles disjointes du critère de Routh-Hurwitz (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Wright & Lane 1985).

2.1 Stabilité et boucles de rétroaction négatives

L'étude de la stabilité locale d'un point d'équilibre se fait à partir du signe de la partie réelle des valeurs propres λ_i de la matrice jacobienne J (voir l'équation (2.5) du Chapitre 2 précédent). Ces valeurs propres λ_i sont les racines du polynôme caractéristique :

$$\lambda^n + d_1 \lambda^{n-1} + \dots + d_{n-1} \lambda + d_n = 0 \quad (3.16)$$

dans lequel les constantes d_k ($k = 1, \dots, n$) peuvent s'exprimer suivant :

$$d_k = (-1)^k \sum_{i \in D_k} \Delta(J_k)_i \quad (3.17)$$

D_k est l'ensemble des $\binom{n}{k}$ mineurs principaux $\Delta(J_k)$ d'ordre k de la matrice jacobienne J .

A la suite notamment de Wright (1921) et Mason (1953), Levins (1974) utilise l'interprétation du déterminant en termes de somme de produits de boucles de rétroaction disjointes $B(m, k)$. $B(m, k)$ désigne le produit de m boucles de rétroaction disjointes impliquant un total de k arcs, c.-à-d. k éléments J_{ij} . Une boucle de rétroaction est le produit de q arcs ($1 \leq q \leq k$) formant une boucle qui retourne au nœud de départ en ne traversant qu'une seule fois les nœuds intermédiaires. Les boucles disjointes n'ont pas de nœud en commun.

Puisque :

$$\sum_{i \in D_k} \Delta(J_k)_i = \sum_m (-1)^{k-m} B(m, k) \quad , \quad (3.18)$$

il est possible d'écrire :

$$d_k = -F_k = -\sum_m (-1)^{m+1} B(m, k) \quad (3.19)$$

L'ensemble des boucles de rétroaction F_k est appelé par Richard Levins le *feedback* de niveau k (Levins 1974, Puccia & Levins 1985, Wright & Lane 1985). Le polynôme caractéristique en (3.16) peut donc s'écrire :

$$-F_0\lambda^n - F_1\lambda^{n-1} - \dots - F_{n-1}\lambda - F_n = 0 \quad (3.20)$$

dans lequel le *feedback* de niveau 0 est défini comme étant égal à -1, c.-à-d. $F_0 = -1$ (Levins 1974, Puccia & Levins 1985).

D'après le critère de Routh-Hurwitz, une condition nécessaire et suffisante pour que toutes les parties réelles des valeurs propres de la matrice jacobienne J soient négatives est que les n déterminants d'Hurwitz $\Delta(H_k)$ ($k = 1, \dots, n$) soient de même signe. Ici, la condition nécessaire et suffisante pour que $\forall i \operatorname{Re}(\lambda_i) < 0$ est que les n déterminants d'Hurwitz soient positifs, c'est-à-dire :

$$\Delta(H_1) = -F_1 > 0$$

$$\Delta(H_2) = \begin{vmatrix} -F_1 & -F_3 \\ -F_0 & -F_2 \end{vmatrix} > 0 \quad (3.21)$$

$$\Delta(H_3) = \begin{vmatrix} -F_1 & -F_3 & -F_5 \\ -F_0 & -F_2 & -F_4 \\ 0 & -F_1 & -F_3 \end{vmatrix} > 0$$

...

Levins (1974) et Puccia & Levins (1985) utilisent les conditions de Liénard et Chipart qui simplifient l'évaluation du critère de Routh-Hurwitz. Les conditions de Liénard et Chipart, nécessaires et suffisantes pour que toutes les parties réelles de la jacobienne soient négatives, sont :

1. $\forall k, F_k < 0$
2. $\Delta(H_1) > 0, \Delta(H_3) > 0, \Delta(H_5) > 0, \dots$ (3.22)
ou
 $\Delta(H_2) > 0, \Delta(H_4) > 0, \Delta(H_6) > 0, \dots$

Les *feedbacks* F_k définis en (3.19) doivent être négatifs à tous les niveaux k . Tous les déterminants d'Hurwitz $\Delta(H_k)$ d'indices pairs, ou tous ceux d'indices impairs, sont positifs. En effet, lorsque tous les *feedbacks* F_k sont négatifs, si tous les déterminants d'Hurwitz d'indices impairs sont positifs, alors tous les déterminants d'Hurwitz d'indices pairs sont eux-aussi positifs, et inversement.

La première condition implique que toutes les boucles de rétroaction soient négatives. En effet, une boucle de rétroaction négative agit en sens opposé à la perturbation $X = \Delta B = B - B^*$ au voisinage de l'équilibre (voir section 1.1.2 du Chapitre 2), alors qu'une boucle de rétroaction positive amplifie la perturbation (Puccia & Levins 1985). Les *feedbacks* F_k mesurent la quantité de boucles de rétroaction négatives présentes aux différents niveaux k , et dans ce sens ils donnent des informations sur les propriétés de stabilité du système (Wright & Lane 1985). La deuxième condition implique que les *feedbacks* négatifs avec des boucles plus longues, qui agissent sur des échelles de temps souvent moins rapides avec des effets retards, ne soient pas trop intenses par rapport aux *feedbacks* négatifs avec des boucles plus courtes, qui agissent sur des échelles de temps souvent plus rapides.

Dans l'exemple précédent du système de deux populations en interaction dont la dynamique est décrite par un modèle de Lotka-Volterra généralisé, la matrice jacobienne (3.11) peut être représentée par le graphe orienté $G(2, 4)$ de la Fig. 3.3.

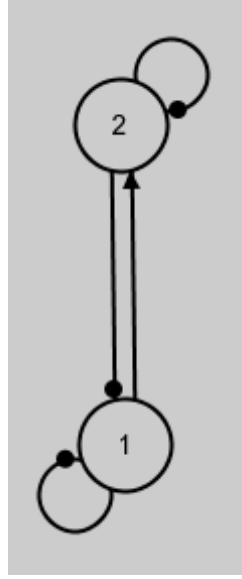


Fig. 3.3 Graphe orienté $G(2,4)$ associé à la matrice jacobienne (3.11) du système de deux populations en interaction. Une population de proies (pop. 1) est consommée par une population de prédateurs (pop. 2) (réalisé avec PowerPlay).

Les *feedbacks* F_k aux différents niveaux k ($k = 0, 1, 2$) sont :

$$F_0 = -1 < 0 \quad (\text{par définition})$$

$$F_1 = J_{11} + J_{22} < 0 \tag{3.23}$$

$$F_2 = J_{21}J_{12} - J_{11}J_{22} < 0$$

Les deux conditions de Liénard et Chipart sont respectées, et par conséquent, la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice jacobienne (3.10) est toujours négative. L'équilibre (B_1^*, B_2^*) de ce modèle est asymptotiquement stable pour de petites perturbations en son voisinage quelle que soit la magnitude des éléments de la matrice jacobienne calculée à ce point.

2.2 La question des boucles de rétroaction positives

Les deux conditions présentées ci-dessus mettent l'accent sur l'importance des boucles de rétroaction négatives dans les propriétés de stabilité asymptotique locale d'un point d'équilibre. Cependant, il est important de noter que la présence de boucles de rétroaction positives dans le graphe orienté associé à une matrice jacobienne n'implique pas nécessairement que la partie réelle de chacune de ses valeurs propres ne soit pas négative.

Dans l'exemple ci-dessus d'une population de prédateurs en interaction avec sa population de proies, si le *self-effect* de la population de proies est positif du fait d'un flux d'émigration important, la jacobienne (3.11) devient :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} +1 & -1 \\ +1 & -1 \end{bmatrix} \quad (3.24)$$

et le graphe orienté $G(2,4)$ associé est présenté dans la Figure 3.4.

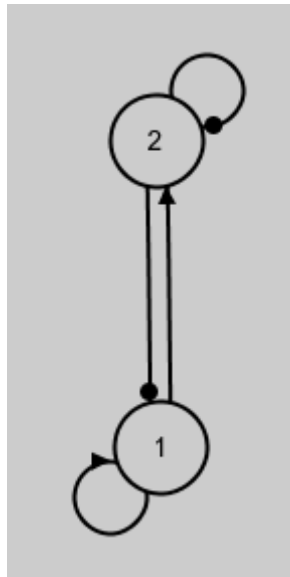


Fig. 3.4 Graphe orienté $G(2,4)$ associé à la matrice jacobienne (3.24) du système de deux populations en interaction. Une population de proies (pop. 1) est consommée par une population de prédateurs (pop. 2) (réalisé avec PowerPlay).

Les *feedbacks* F_k aux différents niveaux k ($k = 0, 1, 2$) sont :

$$F_0 = -1 < 0$$

$$\begin{aligned} F_1 &= J_{11} + J_{22} \\ &< 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{11} < \tilde{J}_{22} \end{aligned} \tag{3.25}$$

$$\begin{aligned} F_2 &= J_{21}J_{12} - J_{11}J_{22} \\ &< 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{22} < \frac{\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}}{\tilde{J}_{11}} \end{aligned}$$

en notant $\tilde{J}_{ij}$ la valeur absolue de l'élément J_{ij} , c.-à-d. $\tilde{J}_{ij} = |J_{ij}|$.

Même avec la présence d'une boucle de rétroaction positive, sous les conditions

$$\tilde{J}_{11} < \tilde{J}_{22} < \frac{\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}}{\tilde{J}_{11}},$$

la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice jacobienne est

négative, et par conséquent, l'équilibre (B_1^*, B_2^*) est asymptotiquement stable (voir section 1.1.2 du Chapitre 2 précédent). Le *self-effect* négatif de la population de prédateurs doit être plus intense que le *self-effect* positif de la population de proies, mais il doit être inférieur à

$$\frac{\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}}{\tilde{J}_{11}}.$$

La présence de boucles de rétroaction positives n'est pas limitée aux *self-effects*. Soit le graphe orienté $G(2, 4)$ associé à une matrice jacobienne J° :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & +1 \\ +1 & -1 \end{bmatrix} \tag{3.26}$$

et représenté ci-dessous à la Figure 3.5.

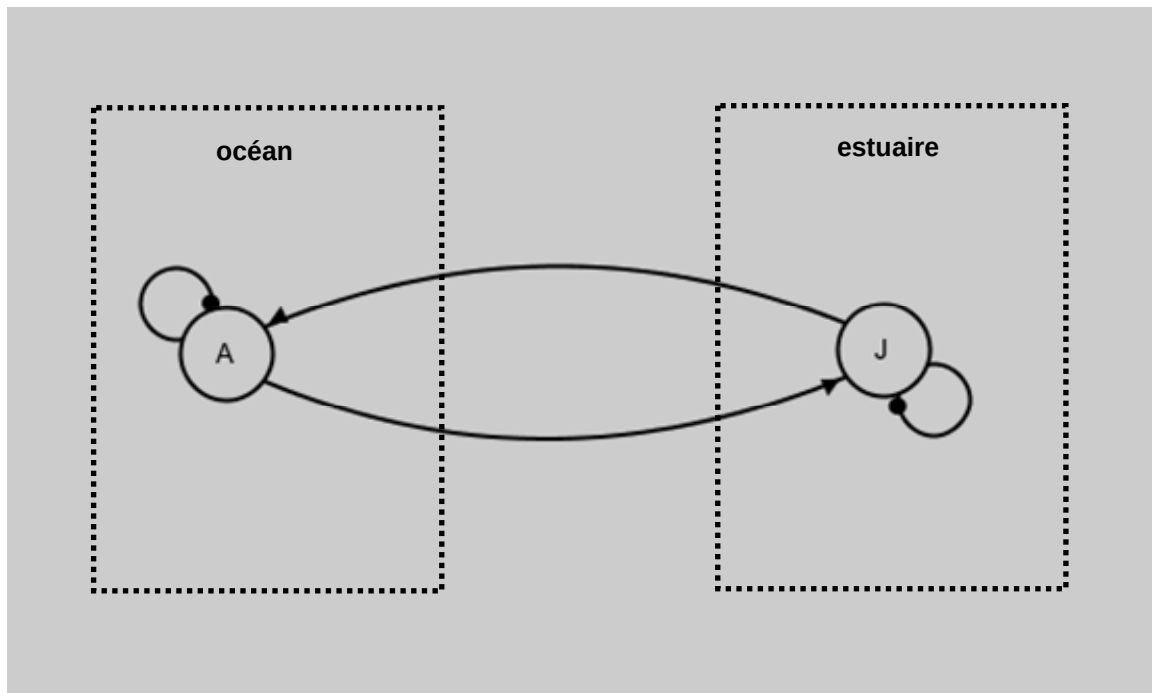


Fig. 3.5 Graphe orienté $G(2,4)$ associé à la matrice jacobienne (3.26) (réalisé avec PowerPlay). L'écosystème estuarien constitue une "nourricerie" pour les juvéniles (J) de nombreux poissons marins (p. ex. *Solea solea*). La population d'adultes (A) vivant sur le plateau continental a un effet positif sur la biomasse de juvéniles via la reproduction. Les juvéniles croissent en estuaire puis migrent sur le plateau continental où ils intègrent la population d'adultes.

Cette matrice jacobienne décrit la dynamique à l'équilibre d'une population de poisson marin, p. ex. *Solea solea*, structurée en âge (adultes A, juvéniles J) et dans l'espace (plateau continental, estuaire). Les adultes vivent sur le plateau continental et contribuent positivement au taux de croissance de la biomasse de juvéniles via la reproduction. L'écosystème estuarien est un lieu de "nourricerie" pour les juvéniles qui y trouvent refuge et alimentation. La biomasse des juvéniles a un effet positif sur le taux de croissance de la biomasse des adultes via la maturation des juvéniles qui migrent sur le plateau continental à l'état adulte.

Les *feedbacks* F_k aux différents niveaux k ($k = 0, 1, 2$) sont :

$$F_0 = -1 < 0$$

$$F_1 = J_{JJ} + J_{AA} < 0 \quad (3.27)$$

$$F_2 = J_{JA}J_{AJ} - J_{JJ}J_{AA} \\ < 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} > \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$$

La matrice jacobienne contient une boucle de rétroaction positive entre la biomasse d'adultes et la biomasse de juvéniles via la reproduction et la maturation des juvéniles. Même avec la présence de cette boucle de rétroaction positive, la partie réelle de chacune des valeurs propres de cette matrice jacobienne peut être négative si le produit des *self-effects* négatifs est plus intense que la boucle de rétroaction positive (Tab. 3.1). Le Tableau 3.1 donne le signe de la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice jacobienne dans le cas où, par exemple, $J_{JJ} = -0.4$, $J_{AA} = -0.2$, $J_{JA} = 0.6$, $J_{AJ} = 0.5$ ($\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} < \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$) ou $J_{JJ} = -0.8$, $J_{AA} = -0.9$, $J_{JA} = 0.6$, $J_{AJ} = 0.5$ ($\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} > \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$).

Tab. 3.1 Tableau des signes de la partie réelle des valeurs propres de la matrice jacobienne J suivant les signes de (3.26) dans le cas où $J_{JJ} = -0.4$, $J_{AA} = -0.2$, $J_{JA} = 0.6$, $J_{AJ} = 0.5$ ($\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} < \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$) ou $J_{JJ} = -0.8$, $J_{AA} = -0.9$, $J_{JA} = 0.6$, $J_{AJ} = 0.5$ ($\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} > \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$).

	Matrice jacobienne J avec $\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} < \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$	Matrice jacobienne J avec $\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} > \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$
Signe de la partie réelle des valeurs propres signe $\text{Re}(\lambda_i)$	signe $\text{Re}(\lambda_1)$: – signe $\text{Re}(\lambda_2)$: +	signe $\text{Re}(\lambda_1)$: – signe $\text{Re}(\lambda_2)$: –

Sous la condition $\tilde{J}_{JJ}\tilde{J}_{AA} > \tilde{J}_{JA}\tilde{J}_{AJ}$, l'équilibre (J^*, A^*) est asymptotiquement stable pour de petites perturbations en son voisinage.

La dynamique d'un système de compartiments reliés par des flux de matière et d'énergie peut être décrite par un modèle à compartiment (p. ex. Patten & Witkamp 1967, Atkins 1969, McGinnis *et al.* 1969, O'Neill & Styron 1970, Mulholland & Keener 1974). Le Chapitre 4 de ce travail de thèse étudie de manière plus détaillée ce type d'approches dans le cas des modèles sous-jacents de l'analyse entrée-sortie.

A titre d'exemple, la Figure 3.6 présente un réseau de flux de matière et d'énergie au sein d'une boucle microbienne simplifiée. Bien que très mal connue, la boucle microbienne doit jouer un rôle important dans le fonctionnement de nombreux systèmes estuariens, et notamment au sein des bouchons vaseux (p. ex. Baross, Crump & Simenstad 1994).

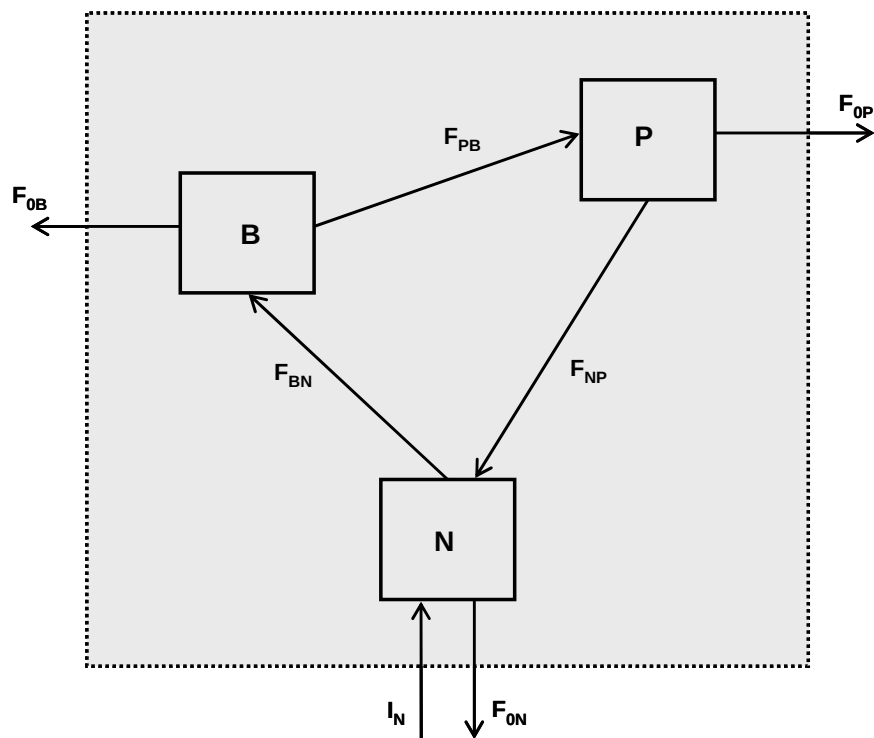


Fig. 3.6 Schéma de flux de matière et d'énergie F_{ij} du compartiment j vers le compartiment i dans une boucle microbienne simplifiée. 0 désigne "l'extérieur" du système et I_N le flux constant de matière organique entrant dans le système. Le stock de matière organique (N) est dégradé par les populations bactériennes (B), qui sont elles-mêmes consommées par des populations de protozoaires (P). Ces populations de protozoaires relarguent des matières organiques vers le stock N.

Le recyclage de la matière organique crée une boucle de rétroaction positive entre le stock de matière organique (B_N), la biomasse bactérienne (B_B) et la biomasse des populations de protozoaires (B_P).

En faisant l'hypothèse que les flux de matière et d'énergie dans ce système dépendent linéairement de la biomasse du compartiment donneur, c.-à-d. $F_{ij} = c_{ij}B_j$ dans lequel c_{ij} est une constante positive, un modèle à compartiment très simple décrivant la dynamique de ce système (voir Fig. 3.6) peut s'écrire :

$$\begin{cases} \frac{dB_N}{dt} = I_N + c_{NP}B_P - (c_{BN} + c_{ON})B_N & (3.28a) \\ \frac{dB_B}{dt} = c_{BN}B_N - (c_{PB} + c_{OB})B_B & (3.28b) \\ \frac{dB_P}{dt} = c_{PB}B_B - (c_{NP} + c_{OP})B_P & (3.28c) \end{cases}$$

$$\text{Au point d'équilibre } (B_1^* = \frac{I_N (c_{PB} + c_{OB})(c_{NP} + c_{OP})}{c_{PB}c_{OP}(c_{BN} + c_{ON}) + (c_{NP} + c_{OP})(c_{BN}c_{OB} + c_{ON}c_{OB}) + c_{ON}c_{PB}c_{NP}},$$

$$B_2^* = \frac{I_N c_{BN} (c_{NP} + c_{OP})}{c_{PB}c_{OP}(c_{BN} + c_{ON}) + (c_{NP} + c_{OP})(c_{BN}c_{OB} + c_{ON}c_{OB}) + c_{ON}c_{PB}c_{NP}},$$

$$B_3^* = \frac{I_N c_{PB}c_{BN}}{c_{PB}c_{OP}(c_{BN} + c_{ON}) + (c_{NP} + c_{OP})(c_{BN}c_{OB} + c_{ON}c_{OB}) + c_{ON}c_{PB}c_{NP}}), \text{ la matrice jacobienne } J$$

est :

$$J = \begin{bmatrix} -(c_{BN} + c_{ON}) & 0 & c_{NP} \\ c_{BN} & -(c_{PB} + c_{OB}) & 0 \\ 0 & c_{PB} & -(c_{NP} + c_{OP}) \end{bmatrix} \quad (3.29)$$

La matrice J° correspondante est donc :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & 0 & +1 \\ +1 & -1 & 0 \\ 0 & +1 & -1 \end{bmatrix} \quad (3.30)$$

Le graphe orienté $G(3,6)$ associé à la matrice jacobienne est représenté à la Figure 3.7.

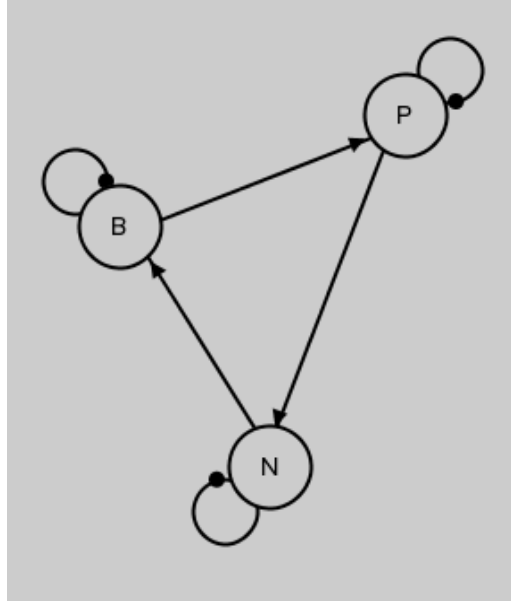


Fig. 3.7 Graphe orienté $G(3,6)$ associé à la matrice jacobienne (3.29) et (3.30) du système (3.28) (réalisé avec PowerPlay). Le stock de matière organique (N) a un effet positif sur le taux de croissance des populations bactériennes (B). Celles-ci ont un effet positif sur le taux de croissance des populations de protozoaires (P) qui elles-mêmes contribuent à un effet positif sur le taux de croissance de N.

Le graphe orienté de la Figure 3.7 montre bien la boucle de rétroaction positive entre le stock de matière organique (N), la biomasse des populations bactériennes (B) et celles des populations de protozoaires (P).

Les *feedbacks* F_k aux différents niveaux k ($k = 0, 1, 2, 3$) sont :

$$F_0 = -1 < 0$$

$$F_1 = J_{NN} + J_{BB} + J_{PP} < 0$$

(3.31)

$$F_2 = -J_{NN}J_{BB} - J_{NN}J_{PP} - J_{BB}J_{PP} < 0$$

$$F_3 = J_{BN}J_{PB}J_{NP} + J_{NN}J_{BB}J_{PP} < 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} > \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}$$

La première condition est respectée ici dans ce modèle. La deuxième condition requière que le déterminant d'Hurwitz $\Delta(H_2)$ soit positif (voir (3.22)), c.-à-d. $F_1F_2 + F_3 > 0$:

$$\begin{aligned}
F_1F_2 + F_3 &= \left[-(\tilde{J}_{NN} + \tilde{J}_{BB} + \tilde{J}_{PP}) \right] \left[-(\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB} + \tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{PP} + \tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP}) \right] \\
&\quad + \left[-(\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP}) + (\tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}) \right] \\
&= \tilde{J}_{NN}^2 (\tilde{J}_{BB} + \tilde{J}_{PP}) + \tilde{J}_{BB}^2 (\tilde{J}_{NN} + \tilde{J}_{PP}) + \tilde{J}_{PP}^2 (\tilde{J}_{NN} + \tilde{J}_{BB}) \\
&\quad + 2(\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP}) + \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP} > 0
\end{aligned} \tag{3.32}$$

La deuxième condition est elle aussi respectée. Quelle que soit la magnitude des éléments de la matrice jacobienne (3.29), la partie réelle de chacune de ses valeurs propres est négative. Malgré la présence d'une boucle de rétroaction positive, le point d'équilibre (B_1^*, B_2^*, B_3^*) du système (3.28) est donc asymptotiquement stable.

La présence de boucles de rétroaction positives n'empêche donc pas forcément un point d'équilibre d'être asymptotiquement stable. Pour certaines configurations, Puccia & Levins (1985) montrent même qu'un certain niveau d'intensité des boucles de rétroaction positives est nécessaire pour la stabilité asymptotique d'un point d'équilibre. Soit, par exemple, la matrice Jacobienne J° suivante :

$$J^\circ = \begin{bmatrix} -1 & -1 & -1 \\ -1 & 0 & -1 \\ +1 & 0 & +1 \end{bmatrix} \tag{3.33}$$

décrivant la dynamique au voisinage de l'équilibre (B_1^*, B_2^*, B_3^*) de trois populations en interaction. Le graphe orienté $G(3,7)$ correspondant à la matrice Jacobienne (3.33) est représenté par la Figure 3.8.

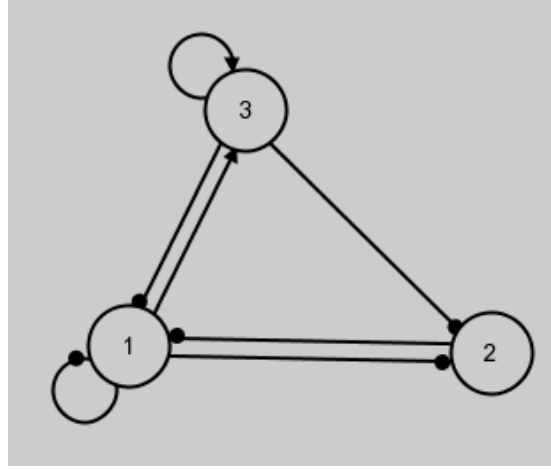


Fig. 3.8 Graphe orienté $G(3,7)$ correspondant à la matrice Jacobienne (3.33) (réalisé avec PowerPlay, d'après Puccia & Levins (1985)). Une population de prédateurs (pop. 3) a un effet négatif sur sa population de proies (pop. 1) mais aussi sur une autre population (pop. 2) en compétition avec sa population de proies.

Les *feedbacks* F_k aux différents niveaux k ($k = 0, 1, 2, 3$) sont :

$$F_0 = -1 < 0$$

$$\begin{aligned} F_1 &= J_{11} + J_{33} \\ &< 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{11} > \tilde{J}_{33} \end{aligned} \tag{3.34}$$

$$\begin{aligned} F_2 &= J_{21}J_{12} + J_{31}J_{13} - J_{11}J_{33} \\ &< 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} > \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F_3 &= J_{31}J_{23}J_{12} - J_{21}J_{12}J_{33} \\ &< 0 \quad \text{si} \quad \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}\tilde{J}_{33} > \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{23}\tilde{J}_{12} \end{aligned}$$

D'après la première condition, pour que tous les *feedbacks* F_k soient négatifs, il est nécessaire que la boucle de rétroaction positive $(\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12})$ ait une intensité supérieure à $(\tilde{J}_{31}\tilde{J}_{23}\tilde{J}_{12})/\tilde{J}_{33}$ mais inférieure à $\tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} - \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{33}$. La deuxième condition requière :

$$\begin{aligned}
& \left[-\tilde{J}_{11} + \tilde{J}_{33} \right] \left[\tilde{J}_{11}\tilde{J}_{33} - \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} + \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} \right] - \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{23}\tilde{J}_{12} > 0 \\
& \Leftrightarrow \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} + \tilde{J}_{33}^2\tilde{J}_{11} + \tilde{J}_{33}\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} + \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{23}\tilde{J}_{12} > \tilde{J}_{11}^2\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} + \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13}\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}\tilde{J}_{33} \quad (3.35) \\
& \Leftrightarrow \left(\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} \right) < \left(\tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} \right) - \left(\tilde{J}_{11}\tilde{J}_{33} \right) + \frac{\left(\tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12}\tilde{J}_{33} \right) \left(\tilde{J}_{31}\tilde{J}_{23}\tilde{J}_{12} \right)}{\left(\tilde{J}_{33} \right) - \left(\tilde{J}_{11} \right)}
\end{aligned}$$

Pour respecter cette deuxième condition, la boucle de rétroaction positive ne doit donc pas dépasser cette borne supérieure (voir Puccia & Levins 1985).

Si les deux conditions sont respectées, la partie réelle de chacune des valeurs propres de la matrice Jacobienne est négative, et par conséquent, le point d'équilibre est asymptotiquement stable. Dans ce cas, il est possible d'étudier la sensibilité de l'équilibre à des *press perturbations*.

3. Etude qualitative de l'analyse de sensibilité de l'équilibre

L'analyse de sensibilité d'un équilibre asymptotiquement stable développée au Chapitre 2 (voir section 1.1.3) peut elle-aussi être reliée à la topologie du graphe orienté associé à la matrice jacobienne décrivant la dynamique au voisinage de ce point.

3.1 Analyse des boucles et press perturbations

L'inverse de la matrice Jacobienne J^{-1} peut aussi classiquement s'écrire :

$$J_{ij}^{-1} = \frac{1}{\Delta(J)} \left((-1)^{i+j} \Delta_{ji} \right) = \frac{1}{\Delta(J)} ({}^t com(J)) \quad (3.36)$$

dans laquelle $\Delta(J)$ est le déterminant de la matrice Jacobienne J , et $(-1)^{i+j} \Delta_{ji}$ est l'élément ij de la transposée de la comatrice ou matrice des cofacteurs de J . Le mineur Δ_{ji} , obtenu à

partir de la sous-matrice construite en enlevant la $j^{\text{ième}}$ ligne et la $i^{\text{ième}}$ colonne de la matrice J , peut être développé en une somme de mineurs principaux :

$$\Delta_{ji} = \sum_k (-1)^k P_{ij}^{(k)} \Delta(J_{n-k}) \quad (3.37)$$

$P_{ij}^{(k)}$ est la somme des s produits de $k-1$ éléments de J correspondant à toutes les s séquences possibles, de longueur $k-1$ et ne passant qu'une seule fois par un même nœud dans une séquence donnée, d'arcs reliant le nœud j au nœud i . Par définition, lorsque $i = j$, $P_{ii}^{(1)} = 1$.

Comme pour l'analyse de stabilité précédente (voir section 2.1), les mineurs principaux $\Delta(J_{n-k})$, obtenus à partir des sous-matrices construites en enlevant toutes les lignes et colonnes de J correspondantes aux nœuds inclus dans $P_{ij}^{(k)}$, peuvent s'écrire en termes de boucles de rétroaction, c.-à-d. $(-1)^{n-k-m+1} B(m-1, n-k)$. Par conséquent, l'inverse de la Jacobienne J^{-1} peut s'interpréter elle-aussi avec les *feedbacks* F_k de Richard Levins (Levins 1974) :

$$J_{ij}^{-1} = \sum_k P_{ij}^{(k)} \frac{F_{n-k}(\text{compl } P_{ij}^{(k)})}{F_n} \quad (3.38)$$

dans laquelle $F_{n-k}(\text{compl } P_{ij}^{(k)})$ désigne le *feedback* F_{n-k} , tel que défini en (3.19), du sous-système comprenant les nœuds non impliqués dans le trajet $P_{ij}^{(k)}$, noté ici $\text{compl } P_{ij}^{(k)}$. Dambacher, Li & Rossignol (2002) et Dambacher, Li & Rossignol (2003) utilisent l'expression (*complementary*) *feedback cycle* pour désigner $P_{ij}^{(k)} F_{n-k}(\text{compl } P_{ij}^{(k)})$.

Levins (1974) et Puccia & Levins (1985) utilisent la règle de Cramer pour résoudre le système (2.7) du Chapitre 2 précédent :

$$\frac{\partial B_j^*}{\partial p_k} = \frac{\begin{vmatrix} J_{11} & J_{12} & \cdots & J_{1,j-1} & -\frac{\partial f_1}{\partial p_k} & J_{1,j+1} & \cdots & J_{1n} \\ J_{21} & J_{22} & \cdots & J_{2,j-1} & -\frac{\partial f_2}{\partial p_k} & J_{2,j+1} & \cdots & J_{2n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ J_{n1} & J_{n2} & \cdots & J_{n,j-1} & -\frac{\partial f_n}{\partial p_k} & J_{n,j+1} & \cdots & J_{nn} \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} J_{11} & J_{12} & \cdots & J_{1n} \\ J_{21} & J_{22} & \cdots & J_{2n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ J_{n1} & J_{n2} & \cdots & J_{nn} \end{vmatrix}} \quad (3.39)$$

De la même manière que (3.38), cette solution peut être interprétée avec les *feedbacks* $F_{n-k}(\text{compl } P_{ij}^{(k)})$ et F_n :

$$\frac{\partial B_j^*}{\partial p_k} = \sum_{i,k} \frac{\partial f_i}{\partial p_k} P_{ji}^{(k)} \frac{F_{n-k}(\text{compl } P_{ji}^{(k)})}{F_n} \quad (3.40)$$

(Levins 1974, Puccia & Levins 1985). Le ratio $F_{n-k}(\text{compl } P_{ji}^{(k)})/F_n$ peut être vu comme un "facteur d'amplification" qui caractérise la propension du sous-système complémentaire au trajet $P_{ij}^{(k)}$ à amplifier, freiner, voire même changer le signe de l'effet de la *press perturbation* se propageant par $P_{ij}^{(k)}$ entre le nœud i et le nœud j (Wright & Lane 1985).

Dans l'exemple précédent des flux de matière et d'énergie dans la boucle microbienne (voir Fig. 3.6), le point d'équilibre (B_1^*, B_2^*, B_3^*) du système (3.28) est asymptotiquement stable (voir (3.31) et (3.32)) et la matrice Jacobienne (3.29) est inversible puisque $\Delta(J) \neq 0$. L'inverse de la matrice Jacobienne $-J$ permet notamment d'étudier la sensibilité du point d'équilibre à de petites augmentations de la biomasse des différents compartiments maintenues dans le temps, c.-à-d. des *press perturbations* (voir Chapitre 2 précédent) :

$$-J^{-1} = \begin{bmatrix} \frac{J_{BB}J_{PP}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{J_{NP}J_{PB}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{-J_{NP}J_{BB}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} \\ \frac{-J_{BN}J_{PP}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{J_{NN}J_{PP}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{J_{NP}J_{BN}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} \\ \frac{J_{BN}J_{PB}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{-J_{NN}J_{PB}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} & \frac{J_{NN}J_{BB}}{-J_{NN}J_{BB}J_{PP} - J_{BN}J_{PB}J_{NP}} \end{bmatrix} \quad (3.41)$$

$$= \begin{bmatrix} \frac{\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NP}\tilde{J}_{PB}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NP}\tilde{J}_{BB}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} \\ \frac{\tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PP}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{PP}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NP}\tilde{J}_{BN}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} \\ \frac{\tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{PB}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} & \frac{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}}{\tilde{J}_{NN}\tilde{J}_{BB}\tilde{J}_{PP} - \tilde{J}_{BN}\tilde{J}_{PB}\tilde{J}_{NP}} \end{bmatrix}$$

Puisque le point d'équilibre (B_1^*, B_2^*, B_3^*) est asymptotiquement stable, le déterminant de la matrice Jacobienne $\Delta(-J)$ est positif (Dambacher, Li & Rossignol 2002). Par conséquent, le signe des éléments de l'inverse $-J^{-1}$ est déterminé par le signe des éléments de la transposée de la comatrice ${}^tcom(-J^\circ)$ (Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003, Dambacher *et al.* 2003) :

$${}^tcom(-J^\circ) = \begin{bmatrix} +1 & +1 & +1 \\ +1 & +1 & +1 \\ +1 & +1 & +1 \end{bmatrix} \quad (3.42)$$

Pour la configuration donnée du modèle (3.28) décrivant la dynamique des flux de matière et d'énergie au sein d'une boucle microbienne simplifiée (voir Fig. 3.6 et 3.7), de petites augmentations de biomasse se propagent donc positivement à l'ensemble des compartiments du fait de la boucle de recyclage de la matière organique.

3.2 Les problèmes d'incertitudes

Du fait de la configuration très particulière du modèle précédent (3.28), le signe des éléments de la matrice (3.42) est positif et il est connu avec certitude (voir 3.41). Dans l'exemple du module d'omnivorie de la Fig. 3.2, en se plaçant au point d'équilibre (B_1^*, B_2^*, B_3^*) dans les

conditions de stabilité asymptotique (voir section 2.1 précédente) et $\Delta(J) \neq 0$, les éléments de la transposée de la comatrice de la jacobienne J sont :

$${}^tcom(-J) = \begin{bmatrix} J_{22}J_{33} - J_{23}J_{32} & J_{13}J_{32} - J_{12}J_{33} & J_{12}J_{23} - J_{13}J_{22} \\ J_{23}J_{31} - J_{21}J_{33} & J_{11}J_{33} - J_{31}J_{13} & J_{13}J_{21} - J_{11}J_{23} \\ J_{21}J_{32} - J_{22}J_{31} & J_{12}J_{31} - J_{11}J_{32} & J_{11}J_{22} - J_{21}J_{12} \end{bmatrix} \quad (3.43)$$

$$= \begin{bmatrix} \tilde{J}_{22}\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{23}\tilde{J}_{32} & -\tilde{J}_{12}\tilde{J}_{33} - \tilde{J}_{13}\tilde{J}_{32} & \tilde{J}_{12}\tilde{J}_{23} - \tilde{J}_{13}\tilde{J}_{22} \\ \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{33} - \tilde{J}_{23}\tilde{J}_{31} & \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{33} + \tilde{J}_{31}\tilde{J}_{13} & -\tilde{J}_{11}\tilde{J}_{23} - \tilde{J}_{13}\tilde{J}_{21} \\ \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{32} + \tilde{J}_{22}\tilde{J}_{31} & \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{32} - \tilde{J}_{12}\tilde{J}_{31} & \tilde{J}_{11}\tilde{J}_{22} + \tilde{J}_{21}\tilde{J}_{12} \end{bmatrix}$$

et par conséquent, pour J° en (3.2) :

$${}^tcom(-J^\circ) = \begin{bmatrix} +2 & -2 & 0 \\ 0 & +2 & -2 \\ +2 & 0 & +2 \end{bmatrix} \quad (3.44)$$

Dambacher, Li & Rossignol (2002), Dambacher, Li & Rossignol (2003), Dambacher *et al.* (2003), Dambacher *et al.* (2010) utilisent le terme de "matrice adjointe" pour désigner la transposée de la comatrice. C'est aussi cette même dénomination qui est utilisée dans le logiciel Maple (Maplesoft, Waterloo Maple Inc.). Dans ce travail de thèse, le choix est d'utiliser l'expression "transposée de la comatrice" afin d'éviter des risques de confusion avec la transposée de la matrice conjuguée.

Dans la transposée de la comatrice en (3.43), il y a des incertitudes sur le signe de trois éléments. Par exemple, pour l'effet d'une petite augmentation de la biomasse de la population de proies (pop. 2, voir Fig. 3.2 du présent chapitre) sur la population de prédateurs (pop. 3) si le *complementary feedback cycle* correspondant à l'effet direct de la population de proies sur la population de prédateurs est plus intense que le *complementary feedback cycle* correspondant à l'effet indirect via la ressource partagée, l'effet total est positif. Par contre si $J_{11}J_{32} < J_{12}J_{31}$, l'effet total est négatif. Le signe des éléments de la transposée de la comatrice peut donc être déterminé avec certitude uniquement pour des configurations dans lesquelles tous les *feedback cycles* sont du même signe, ou s'il n'y en a aucun. Dans tous les autres cas de

figure, le signe des éléments de la transposée de la comatrice dépend de la magnitude des éléments de la matrice Jacobienne J .

3.2.1 Première approche d'évaluation des incertitudes

Sauf rares exceptions avec des configurations très simples, pour les réseaux plus complexes au-delà de 4-5 nœuds, l'analyse symbolique de la transposée de la comatrice n'est plus interprétable en pratique, et d'autres approches d'évaluation des incertitudes sont nécessaires.

A la suite des travaux de Yodzis (1988, 1998, 2000) et de Rochette *et al.* (2009), ce travail de thèse propose une première approche d'évaluation des incertitudes par tirages aléatoires de la magnitude des éléments de la matrice Jacobienne J dans des intervalles définis, suivant la procédure :

1. Définition d'intervalles pour les éléments négatifs et positifs de la matrice Jacobienne J° dont la partie réelle de chacune des valeurs propres est négative ;
2. Réalisation de n tirages aléatoires dans les intervalles définis précédemment pour chaque élément non nul de J° ;
3. Inversion des n matrices ;
4. Parmi les n matrices inversées $(-J^{-1})$ et pour chaque interaction, calcul du pourcentage d'éléments de même signe que l'élément correspondant de $(-J^\circ)^{-1}$.

Pour une interaction donnée, dans le cas où 100 % des n éléments correspondants sont du même signe que celui de $(-J^\circ)^{-1}$, il n'est pas possible de conclure avec certitude puisqu'il s'agit d'une exploration incomplète des plages de valeurs potentielles. Par contre, si le pourcentage est inférieur à 100 %, il est possible de conclure avec certitude à la présence d'au moins un *complementary feedback cycle* de signe différent et donc à l'incertitude dans le signe de l'inverse de la Jacobienne. Dans ce cas le signe dépend de la magnitude des différents *feedback cycles*.

Le réseau trophique de l'estuaire de l'Ythan est l'un des réseaux les plus détaillés au Royaume-Uni, mais aussi dans le monde (Hall & Raffaelli 1991, voir Fig. 3.9). Il a fait l'objet d'un nombre important de travaux (p. ex. Anderson 1971, Milne & Dunnet 1972, Chambers & Milne 1975, Summers 1980, Baird & Milne 1981, Hall & Raffaelli 1991, Raffaelli & Hall 1992, Huxham, Raffaelli & Pike 1995, Leaper & Raffaelli 1999, Raffaelli 1999, Emmerson & Raffaelli 2004, Montoya *et al.* 2009). Le tirage aléatoire de 5000 matrices dans des intervalles $[-10, -1.10^{-3}]$ pour les interactions directes négatives et $[1.10^{-3}, 10]$ pour les interactions directes positives montre, pour ce réseau très détaillé, que tous les éléments de l'inverse de la Jacobienne sont composés de plusieurs dizaines de milliards de *feedback cycles* à la fois positifs et négatifs, et donc que leur signe dépend de la magnitude de ces différents *feedback cycles* (voir Tab. 3.2).

Sauf indication contraire, les analyses et les graphiques présentés dans ce travail de thèse ont été réalisés à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2005).

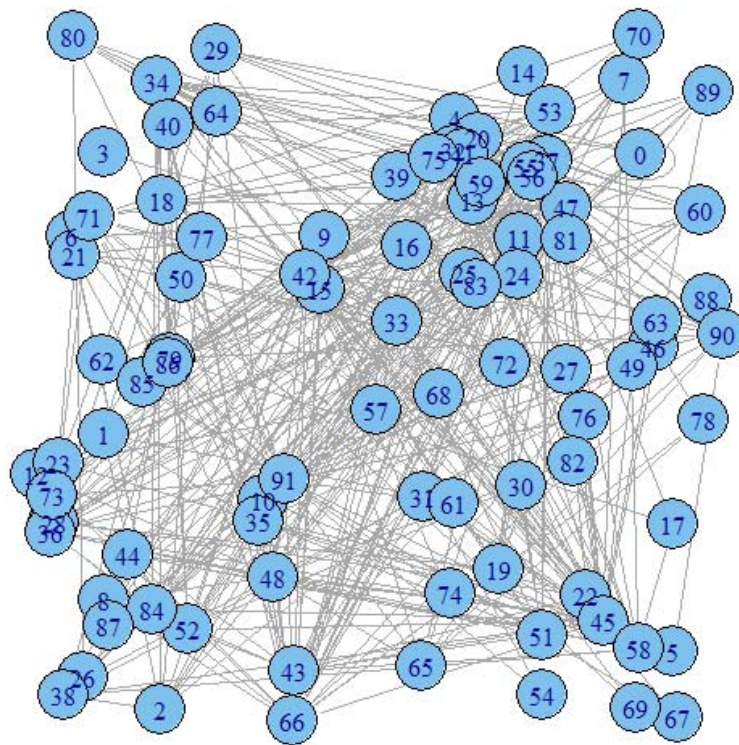


Fig. 3.9 Graphe non orienté du réseau trophique de l'estuaire de l'Ythan (d'après Hall & Raffaelli 1991, Raffaelli & Hall 1992, Cohen *et al.* 2009, Montoya *et al.* 2009). Les nœuds correspondent aux taxons suivants, 0 : *Lutra lutra*, 1 : *Phalacrocorax carbo*, 2 : *Ardea cinerea*, 3 : *Cygnus olor*, 4 : *Tadorna tadorna*, 5 : *Anas penelope*, 6 : *Somateria mollissima*, 7 : *Somateria mollissima* juvénile, 8 : *Haematopus ostralegus*, 9 : *Charadris hiaticula*, 10 : *Pluvialis apricaria*, 11 : *Pluvialis squatarola*, 12 : *Vanellus vanellus*, 13 : *Calidris alpina*, 14 : *Limosa lapponica*, 15 : *Numenius arquata*, 16 : *Tringa totanus*, 17 : *Arenaria interpres*, 18 : *Larus canus*, 19 : *Larus ridibundus*, 20 : *Larus argentatus*, 21 : *Larus marinus*, 22 : *Sterna sandvicensis*, 23 : *Sterna hirundo*, 24 : *Sterna paradisea*, 25 : *Corvus frugilegus*, 26 : *Corvus corone*, 27 : *Sprattus sprattus*, 28 : *Clupea harengus*, 29 : *Anguilla anguilla*, 30 : *Syngnathus rostellatus*, 31 : *Pollachius virens*, 32 : *Ciliata mustella*, 33 : *Ammodytes tobianus*, 34 : *Pholis gunnellus*, 35 : *Zoarces viviparus*, 36 : *Pomatoschistus minutus*, 37 : *Pomatoschistus microps*, 38 : *Myxocephalus scorpius*, 39 : *Agonus cataphractus*, 40 : *Gasterosteus aculeata*, 41 : *Pleuronectes platessa*, 42 : *Platichthys flesus*, 43 : *Platichthys flesus* juvénile, 44 : *Salmo trutta*, 45 : *Crangon crangon*, 46 : *Hyale nilssoni*, 47 : *Carcinus maenas*, 48 : *Hydrobia ulvae*, 49 : *Ostracodes*, 50 : *Copépodes Calanoides*, 51 : *Copépodes Harpacticoides*, 52 : *Semibalanus balanoides*, 53 : *Neomysis integer*, 54 : *Mya arenaria*, 55 : *Talitrus saltator*, 56 : *Corophium volutator*, 57 : *Bathyporeia pilosa*, 58 : *Gammarus* sp., 59 : *Idotea emarginata*, 60 : *Jaera marina*, 61 : *Eurydice pulchra*, 62 : *Nototropis* sp., 63 : Nématodes, 64 : Diatomées, 65 : *Nereis virens*, 66 : *Nereis diversicolor*, 67 : *Hesionidae*, 68 : *Parathemisto* sp., 69 : *Phyllodoce*, 70 : *Eteone*, 71 : *Pygospio elegans*, 72 : *Capitallidae*, 73 : *Manayunkia aestuarina*, 74 : *Aricia* sp., 75 : *Arenicola marina*, 76 : *Tubificoides benedeni*, 77 : *Tubifex costatus*, 78 : *Fucus ceranoides*, 79 : *Littorina littorea*, 80 : *Littorina saxatilis*, 81 : *Alderia modesta*, 82 : *Retusa obtusa*, 83 : *Macoma balthica*, 84 : *Mytilus edulis*, 85 : *Cerastoderma edule*, 86 : Larves de Chironomidés, 87 : Larves et pupes de Diptères, 88 : *Acarina*, 89 : Foraminifères, 90 : *Enteromorpha* sp., 91 : détritus. Les arcs non orientés correspondent à des interactions de type proie-prédateur.

Par exemple, pour un jeu de 5000 tirages aléatoires, pour l'interaction entre l'Eider à duvet *Somateria mollissima* (nœud 6) et la Loutre d'Europe *Lutra lutra* (nœud 0), seulement 54 % des matrices inversées issues des tirages aléatoires sont du même signe que l'interaction correspondante de $(-J^\circ)^{-1}$. Autres exemples : 63 % des matrices inversées sont du même signe dans le cas de l'interaction entre le Canard siffleur *Anas penelope* (nœud 5) et l'Eider à duvet ; et 50 % pour l'interaction entre les juvéniles d'Eider à duvet (nœud 7) et la Mye commune *Mya arenaria* (nœud 54).

Tab. 3.2 Tableau récapitulatif des résultats des 5000 tirages aléatoires dans des intervalles $[-10, -1.10^{-3}]$ pour les interactions directes négatives et $[1.10^{-3}, 10]$ pour les interactions directes positives. Dans le cas des 5 réseaux trophiques étudiés, 100 % des éléments de l'inverse de la Jacobienne sont sensibles à la magnitude des éléments de la Jacobienne quant à leur signe.

Estuaires	Réf. bibliographique pour la construction du réseau	Nombre de noeuds	Nombre d'interactions directes non nulles dans la Jacobienne	Nombre d'interactions non nulles dans l'inverse de la Jacobienne	Pourcentage d'interactions de l'inverse de la Jacobienne avec des variations de signe lors de tirages aléatoires
Ythan	(Hall & Raffaelli 1991, Raffaelli & Hall 1992)	92	920	8464	100 %
Seine	(Rybarczyk & Elkaim 2003)	15	94	225	100 %
Canche	(Selleslagh <i>et al.</i> 2012a)	16	116	256	100 %
Gironde	(Lobry <i>et al.</i> 2008)	18	137	324	100 %
Loire	(Lobry non publié)	24	287	576	100 %

Ces résultats se retrouvent aussi pour les réseaux trophiques, pourtant très agrégés, de l'estuaire de la Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003, Fig. 3.10), de la Canche (Selleslagh *et al.* 2012a, Fig. 3.11), de la Gironde (Lobry *et al.* 2008, Fig. 3.12), et de la Loire (Lobry non publié, Fig. 3.13) (voir Tab. 3.2).

3.2.2 Calcul du permanent

L'approche par tirages aléatoires de matrices dans des plages de valeurs potentielles donne une première idée des incertitudes dans le signe des éléments de l'inverse de la matrice Jacobienne mais ne permet pas de quantifier ces incertitudes. Dambacher, Li & Rossignol (2002), et Dambacher, Li & Rossignol (2003) ont développé une mesure basée sur le ratio du nombre net sur le nombre total de *feedback cycles*. Le nombre total de *feedback cycles* T est calculé suivant :

$$T_{ij} = per^t \left(\Delta(J^{\bullet}_{ij}) \right) \quad (3.45)$$

dans lequel per est le permanent de la matrice des mineurs de $J^{\bullet}$, c.-à-d.

$$per^t \left(\Delta(J^{\bullet}) \right) = \sum_{\sigma} \prod_{i=1}^n \Delta(J^{\bullet})_{j_{\sigma(i)}} \quad \text{où } \sigma \text{ désigne les permutations de } \{1, \dots, n\} \text{ (voir p. ex.}$$

Minc 1978). La matrice $J^{\bullet}$ contient les valeurs absolues des éléments de la matrice Jacobienne J° , c.-à-d. $\forall (J^{\circ}_{ij} \neq 0), J^{\bullet}_{ij} = 1$. Dambacher, Li & Rossignol (2002) et Dambacher, Li & Rossignol (2003) définissent la matrice des *weighted-predictions* W de la façon suivante :

$$W_{ij} = \frac{\left| \left({}^t com(-J^{\circ}) \right)_{ij} \right|}{T_{ij}} \quad (3.46)$$

dans laquelle $\left| \left({}^t com(-J^{\circ}) \right)_{ij} \right|$ désigne la valeur absolue de l'élément ij de la transposée de la comatrice. Les éléments de la matrice W sont compris entre 0 et 1. L'élément W_{ij} est égal à 1 lorsque tous les *feedback cycles* pour cette interaction sont du même signe. L'élément W_{ij} est

nul dans les configurations où il y a un nombre égal de *feedback cycles* positifs et négatifs. Cette mesure de l'incertitude est égale à 0.5 pour des ratios de $\frac{2}{3}, \frac{1}{3}$ de *feedback cycles* positifs et négatifs ou l'inverse.

Les matrices des *weighted-predictions* sont calculées sur les transposées des comatrices des Jacobiennes J° correspondant aux quatre réseaux très agrégés (voir les Figures 3.10, 3.11, 3.12, 3.13) disponibles pour l'estuaire de la Seine, de la Canche, de la Gironde et de la Loire. Les Jacobiennes J° sont construites en définissant l'effet direct de la population de proies sur la population de prédateurs par +1, et l'effet direct de la population de prédateurs sur la population de proies par -1. Les éléments diagonaux sont définis comme étant négatifs (-1), comme c'est souvent le cas pour les matrices de l'analyse des boucles (Dambacher *et al.* 2009), en faisant l'hypothèse ici, par exemple, que les flux entrants sont supérieurs en magnitude aux flux sortants. Les calculs sont réalisés pour des configurations les plus simples et donc les plus favorables, avec la non prise en compte des détritus, et dans le cas du réseau de l'estuaire de la Loire (Fig. 3.13), l'agrégation des nœuds 4 et 5 pour les crustacés, 6 et 7 pour les annélides, et 18, 19, 20, 21 et 22 pour les oiseaux.

Pour toutes les interactions, dans le cas de tous les réseaux étudiés, les *weighted-predictions* sont toutes très proches de 0 (Tab. 3.3).

Tab. 3.3 Tableau récapitulatifs des résultats du calcul des *weighted-predictions* - WP - (Dambacher, Li & Rossignol 2002, Dambacher, Li & Rossignol 2003) pour les jacobiniennes J° de quatre réseaux trophiques disponibles pour les estuaires français.

Estuaires	Réf. bibliographique pour la construction du réseau	Nombre de noeuds	Nombre d'interactions de la transposée de la comatrice	Pourcentage d'interactions pour lesquelles les WP < 0.01
Loire	(Lobry, non publié)	17	289	100 %
Gironde	(Lobry <i>et al.</i> 2008)	17	289	100 %
Seine	(Rybarczyk & Elkaim 2003)	14	196	100 %
Canche	(Selleslagh <i>et al.</i> 2012a)	13	169	100 %

Pour les quatre estuaires français étudiés, le signe des éléments de l'inverse de la Jacobienne $-J^{-1}$ dépendent donc de la magnitude des éléments de la la Jacobienne J .

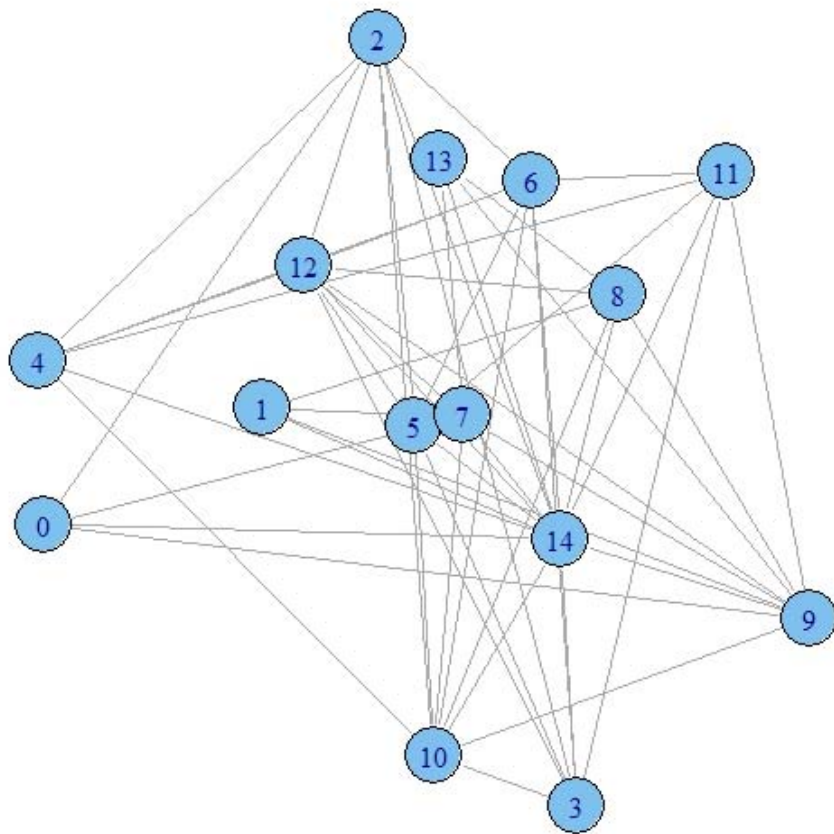


Fig. 3.10 Graphe non orienté du réseau trophique de l'estuaire de la Seine (d'après Rybarczyk & Elkaim 2003). Les nœuds correspondent aux taxons suivants, 0 : Phytoplancton, 1 : Phytobenthos, 2 : Zooplancton, 3 : *Neomysis integer*, 4 : *Palaemon longirostris*, 5 : *Crangon crangon*, 6 : *Pomatoschistus microps*, 7 : Suspensivores benthiques, 8 : Dépositivores benthiques, 9 : Prédateurs omnivores et benthiques, 10 : *Platichthys flesus*, 11 : *Dicentrarchus labrax*, 12 : Poissons (autres), 13 : Oiseaux, 14 : Détritux et POM. Les arcs non orientés correspondent à des interactions de type proie-prédateur.

Par exemple, dans le cas de l'estuaire de la Seine, le signe de l'interaction entre la population de bars *Dicentrarchus labrax* et la population de crevettes grises *Crangon crangon* dans la transposée de la comatrice est défini par 450 634 *complementary feedback cycles*. Sur ces 450 634 *feedback cycles*, la moitié, c.-à-d. 225 317 sont positifs, et l'autre moitié, négatifs. Dans ce modèle, l'effet du Mysidacé *Neomysis integer* sur les populations de zooplancton est défini par 162 544 *feedback cycles* négatifs et 162 224 *feedback cycles* positifs.

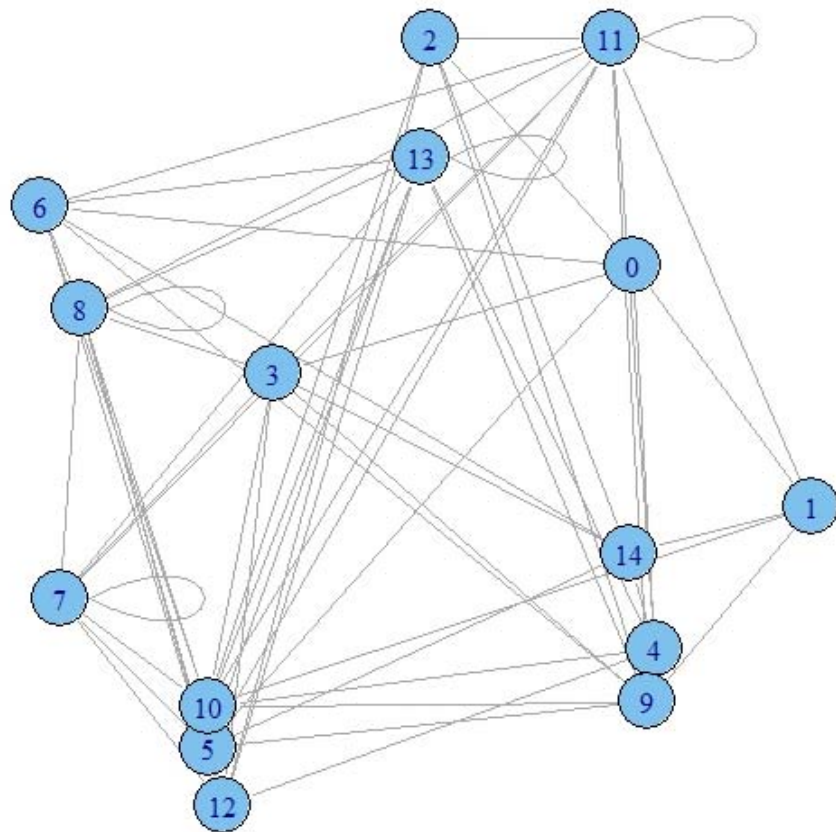


Fig. 3.11 Graphe non orienté du réseau trophique de l'estuaire de la Canche (d'après Selleslagh *et al.* 2012a). Les nœuds correspondent aux taxons suivants, 0 : Producteurs primaires, 1 : Copépodes, 2 : Méiobenthos, 3 : Vers, 4 : Isopodes, 5 : Amphipodes, 6 : Mollusques, 7 : Crevettes, 8 : Crabes, 9 : Petits pélagiques, 10 : Gobies, 11 : Poissons plats, 12 : *Dicentrarchus labrax*, 13 : Anguille, 14 : Détritus. Les arcs non orientés correspondent à des interactions de type proie-prédateur.

Dans ce modèle de l'estuaire de la Canche, par exemple, l'effet de la population d'Anguille sur les populations de crevettes est déterminé par 4 797 562 *feedback cycles* dont la moitié positifs. L'effet des populations de Vers (p. ex. *Hediste diversicolor*, *Spio martinensis*) sur la population de Bars est gouverné par 2 191 669 *feedback cycles* positifs et 2 191 582 *feedback cycles* négatifs.

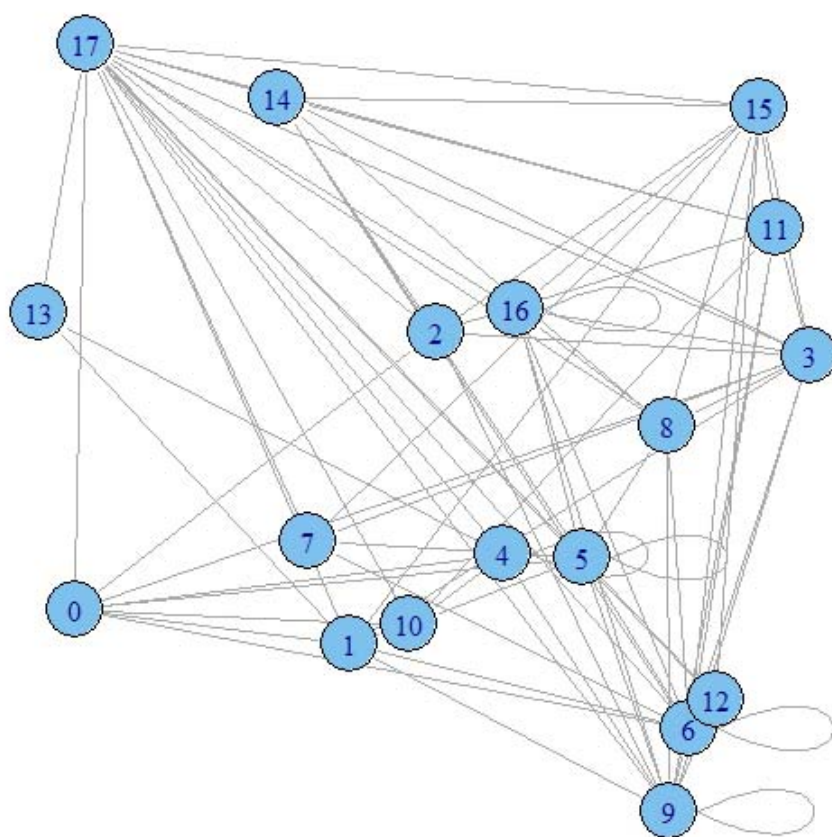


Fig. 3.12 Graphe non orienté du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (d'après Lobry *et al.* 2008). Les nœuds correspondent aux taxons suivants, 0 : Producteurs primaires, 1 : Copépodes, 2 : Suprabenthos, 3 : Mysidacés, 4 : Méiobenthos, 5 : Macrobenthos, 6 : Crevettes, 7 : Esturgeons, 8 : Anguilles, 9 : Petits pélagiques, 10 : Mulets, 11 : Prédateurs marins, 12 : Grands pélagiques, 13 : Syngnathes, 14 : Poissons plats, 15 : Gobies, 16 : Poissons d'eau douce, 17 : Détritus. Les arcs non orientés correspondent à des interactions de type proie-prédateur.

Dans ce modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, l'effet du macrobenthos sur la population d'esturgeons, dans la transposée de la comatrice, est déterminé par 47 446 808 *feedback cycles* dont 23 725 960 positifs et 23 720 848 négatifs. L'effet des Mysidacés sur les copépodes est gouverné par 14 279 607 *feedback cycles* négatifs et 14 275 486 *feedback cycles* positifs.

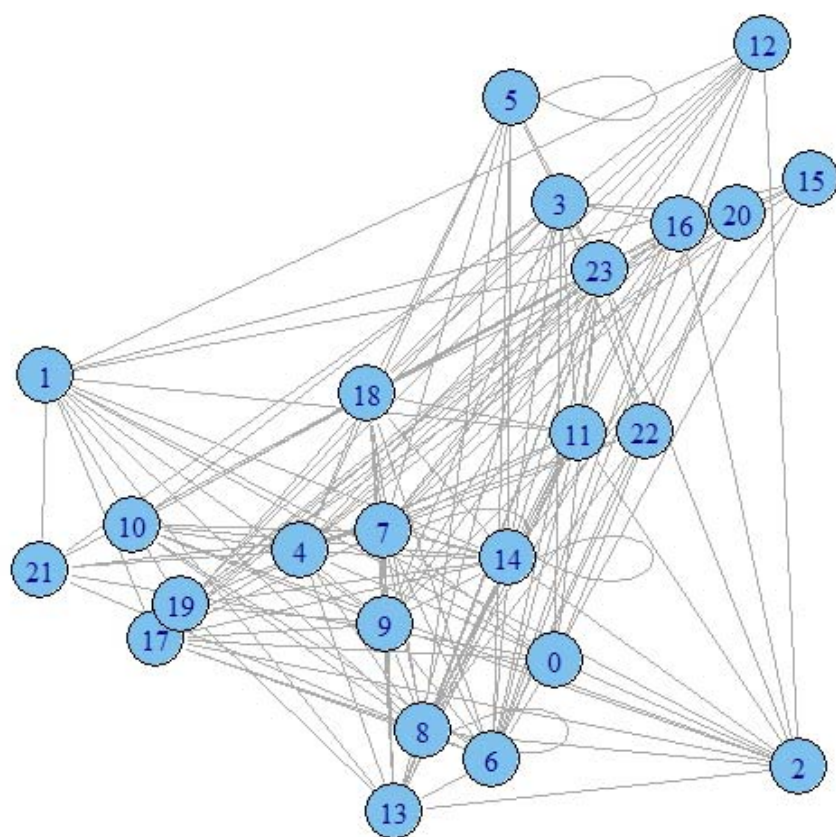


Fig. 3.13 Graphe non orienté du réseau trophique de l'estuaire de la Loire (d'après Lobry, non publié). Les nœuds correspondent aux taxons suivants, 0 : Producteurs primaires, 1 : Copépodes, 2 : Mysidacés, 3 : Mollusques, 4 : Crustacés dépositores et suspensivores, 5 : Crustacés prédateurs, 6 : Annélides dépositores et suspensivores, 7 : Annélides prédateurs, 8 : Crevettes, 9 : Gobies, 10 : Eperlan, 11 : Sole, 12 : Petits pélagiques, 13 : Flet, 14 : Prédateurs marins, 15 : Mulets, 16 : Anguilles, 17 : Poissons d'eau douce, 18 : Laridés, 19 : Grand cormoran, 20 : Anatidés herbivores, 21 : Anatidés "benthivores", 22 : Limicoles, 23 : Détritrus. Les arcs non orientés correspondent à des interactions de type proie-prédateur.

Dans ce modèle du fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire de la Loire, l'interaction de la population d'Eperlans sur les populations de Copépodes, dans la transposée de la comatrice, est fonction de 15 521 507 092 *feedback cycles*, et l'interaction des populations de Mollusques sur les populations d'Annélides est déterminée par 20 312 597 200 *complementary feedback cycles* dont la moitié positifs.

Pour ces quatre modèles, le signe de tous les éléments de la transposée de la comatrice et par conséquent de l'inverse de la jacobienne $-J^{-1}$ pour un point d'équilibre asymptotiquement stable dépend de la magnitude des éléments de la Jacobienne J .

4. Discussion

L'analyse des boucles est une interprétation graphique des analyses présentées au Chapitre 2. Les hypothèses de modélisation sont donc strictement les mêmes. Cette interprétation qualitative peut être plus générale dans le sens où les matrices Jacobiennes de différents modèles sous-jacents peuvent avoir les mêmes patrons de signes. Toutes ces approches se basent sur la matrice jacobienne qui a une définition très précise avec les dérivées partielles définies en (2.4) au Chapitre 2. Pour des systèmes d'équations différentielles complexes, les éléments de la Jacobienne deviennent difficiles à interpréter sur le plan de l'écologie. Ceci explique notamment la référence très fréquente aux modèles de Lotka-Volterra (mais voir p. ex. Yodzis 1998, Yodzis 2000). La majorité des travaux en analyse des boucles se placent d'ailleurs très souvent explicitement ou implicitement dans ce cadre pour la définition des signes de la Jacobienne.

La section 1.2 de ce chapitre souligne que la définition du signe des éléments de la matrice Jacobienne n'est pas automatique et dépend du modèle sous-jacent. La prise en compte de flux entrants et sortants du système peut, par exemple, changer l'intensité et même le signe des éléments diagonaux. Pour de tels modèles, les flux entrants et sortants du système sont au moins aussi importants que les interactions internes (Novak *et al.* in prep.). Ce point est très important pour les modèles de réseaux trophiques estuariens étant donné l'intensité des échanges avec les écosystèmes océaniques, fluviaux et terrestres. L'importance relative des flux d'entrée et de sortie des estuaires est très variable à différentes échelles de temps et d'espace. En raisonnant dans le cadre des analyses de la Jacobienne, il y a une très forte probabilité pour que les éléments de la diagonale changent plusieurs fois de signe, notamment au cours de l'année, avec par conséquent, de profondes modifications des propriétés de stabilité du point d'équilibre.

Lorsque les modèles utilisés tiennent compte des possibilités de variations de la nature de l'interaction entre populations, les éléments de la matrice Jacobienne peuvent connaître des changements importants en fonction des valeurs des différents paramètres et des abondances à l'équilibre (Hernandez 2009). La nature de l'interaction entre deux populations peut résulter de processus très différents, positifs et négatifs. Ainsi, une population peut à la fois participer à diminuer et augmenter le taux de croissance d'une autre population (Abrams 1987, Thompson 1988). La nature de l'interaction entre ces deux populations peut ainsi être négative ou positive en fonction, par exemple, des abondances relatives, de l'âge ou de la taille des individus, et des conditions environnementales (Hernandez & Barradas 2003, Hernandez 2009). Des phénomènes de transition notamment entre mutualisme et parasitisme ou mutualisme et prédation sont décrits dans la littérature (Bronstein 1994). Ils sont très mal connus dans le cas des communautés estuariennes. La complexité des interactions entre populations se retrouvent aussi dans les estuaires. Par exemple, Silliman & Zieman (2001) et Silliman & Bertness (2002) observent des changements du comportement alimentaire du Gastéropode *Littoraria irrorata* vivant dans les schorres d'Amérique du Nord. En fonction notamment de la densité, les individus consomment préférentiellement de la matière organique morte ou les tissus vivants des Spartines à feuilles alternes *Spartina alterniflora*. En broutant ces tissus vivants, la Littorine peut favoriser la croissance des populations de champignons qu'elle consomme par la suite (Silliman & Zieman 2001, Silliman & Bertness 2002).

Le graphe associé à la matrice Jacobienne décrit uniquement la topologie des effets au point d'équilibre. L'absence de boucles de rétroaction positives dans ce graphe ne signifie pas que le modèle sous-jacent ne puisse pas avoir de boucles de rétroaction positives. Par exemple, dans l'exemple de la Figure 3.3 d'une population de prédateurs en interaction avec sa population de proies dont la dynamique est décrite par un modèle de Lotka-Volterra, tous les *feedbacks* sont négatifs (voir (3.23)) au point d'équilibre, alors que dans le modèle sous-jacent il y a une boucle de rétroaction positive de la proie sur elle-même au travers de son taux de croissance positif. De même, l'absence de boucles de rétroaction positives dans le modèle sous-jacent ne signifie pas l'absence de boucles de rétroaction positives dans la matrice Jacobienne. Par exemple, comme cela a été montré dans ce chapitre, la présence de flux sortants peut générer des *self-effects* positifs dans la Jacobienne. La mise en évidence des boucles de rétroaction positives est donc particulièrement dépendante du cadre de référence à partir duquel le système est étudié (DeAngelis, Post & Travis 1986, Stone & Weisburd 1992).

Tous ces exemples développés ici montrent bien la difficulté d'évaluer directement le signe des éléments de la matrice Jacobienne et donc aussi la construction du graphe associé. Par conséquent, la réflexion en écologie et l'intervention des experts doivent porter avant tout sur la construction des modèles sous-jacents.

La présence de boucles de rétroaction positives dans le graphe associé à une matrice Jacobienne n'implique pas nécessairement que les parties réelles des valeurs propres ne soient pas toutes négatives. Sur ce point, l'analyse symbolique est intéressante puisque qu'elle permet de mieux comprendre les conditions requises afin de satisfaire le critère de Routh-Hurwitz. Cependant, l'analyse symbolique est limitée à des configurations très simples, et au-delà de 3 à 4 variables, l'interprétation devient très difficile. De plus, l'analyse des boucles se focalise principalement sur l'importance des boucles de rétroaction négatives pour la stabilité asymptotique d'un point d'équilibre. D'autres méthodes d'analyses qualitatives permettent de mieux prendre en compte les boucles de rétroaction positives, comme par exemple les approches développées dans le cadre des systèmes linéaires positifs (DeAngelis, Post & Travis 1986).

La prise en compte de boucles de rétroaction positives est fondamentale dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes estuariens. Par exemple, bien que très mal connue, la boucle microbienne doit jouer un rôle important dans le fonctionnement de nombreux réseaux trophiques estuariens, et notamment au sein des bouchons vaseux (p. ex. Baross, Crump & Simenstad 1994). Cette boucle impliquant des populations bactériennes, virales et de protozoaires permet en effet un recyclage rapide et intense des nutriments. Les boucles de rétroaction positives sont d'autant plus importantes dans les environnements caractérisés par de très fortes variabilités et stochasticités (Stone & Weisburd 1992). En écologie des estuaires, l'étude des boucles de rétroaction positives est donc au moins aussi importante que l'étude des boucles de rétroaction négatives.

L'analyse des boucles est une approche qualitative au sens de l'analyse symbolique dont l'intérêt est souligné dans ce chapitre. Cependant, sauf quelques rares exceptions, l'analyse symbolique est limitée à de petits réseaux de trois ou quatre variables. Pour ce type de systèmes simples, si le modèle présente un point d'équilibre, l'analyse des boucles n'est qu'une étape vers une étude plus globale de son comportement. Pour des réseaux un peu plus

complexes, au-delà de quatre ou cinq variables, lorsque l'analyse symbolique n'est plus possible en pratique, l'analyse des boucles redevient plutôt une analyse quantitative dans laquelle tous les éléments de la matrice Jacobienne ont la même magnitude, c.-à-d. 1.

Les résultats présentés dans ce chapitre sur la présence de nombreuses incertitudes dans la détermination du signe des éléments de l'inverse de la Jacobienne vont dans le même sens que les travaux de Yodzis (1988, 1998, 2000). Le calcul des *weighted-predictions* développé par Dambacher, Li & Rossignol (2002) et Dambacher, Li & Rossignol (2003) offre une possibilité d'approfondir la compréhension des mécanismes à la base de ce type d'incertitudes. Pour un modèle donné, seules des *weighted-predictions* égales à 1 permettent de conclure avec certitude sur le signe de l'élément considéré dans l'inverse de la matrice Jacobienne de ce modèle. L'utilisation du signe des éléments de la Jacobienne dont les *weighted-predictions* sont inférieures à 1 pour faire des prédictions fait l'hypothèse implicite que les *feedbacks cycles* de signe opposé sont négligeables. Par exemple, l'utilisation du signe des éléments de l'inverse qui ont des *weighted-predictions* égales à 0.5 fait l'hypothèse qu'un tiers des *feedbacks cycles* peut être négligé. Dans ce cas, en l'absence de données quantitatives, l'hypothèse est très forte et la prédiction a une portée très limitée en écologie appliquée.

De plus, le calcul des *weighted-predictions* reste limité à de petits réseaux, et demande des temps de calcul très longs pour des réseaux plus complexes. En effet, le calcul du permanent d'une matrice est beaucoup plus long que le calcul du déterminant et il n'y a pas d'algorithme efficace (Valiant 1979). Par conséquent, l'approche par tirages aléatoires développée dans ce chapitre à la suite des travaux de Yodzis (1988, 1998, 2000) est intéressante car elle constitue une première évaluation des incertitudes. Une amélioration de cette procédure consistera à vérifier que toutes les matrices issues des tirages aléatoires ont bien la partie réelle de chacune de leurs valeurs propres strictement négative. Ce travail est en cours de réalisation. A ce stade de l'avancée de l'étude, il est très vraisemblable que cela ne changera pas les résultats présentés ici.

L'analyse des boucles est donc limitée à l'étude de la dynamique au voisinage d'un point d'équilibre de petits systèmes avec un nombre très limité de variables. Ceci pose la question de la construction de tel réseaux et notamment des procédures permettant de comparer et de vérifier leur pertinence. Les deux solutions les plus rigoureuses sont l'assemblage de modules ou l'agrégation de variables à partir de réseaux très détaillés. Comme cela a été une nouvelle

fois mis en évidence dans ce chapitre, l'analyse des boucles nécessite d'aller très loin dans l'agrégation, ceci au risque de perdre la signification et la spécificité du réseau trophique étudié. Ces incertitudes quant au signe des éléments de l'inverse semblent être une propriété des réseaux d'interactions écologiques, au moins pour les réseaux trophiques connus actuellement. Par conséquent, la question se pose de la signification en écologie d'un réseau avec des interactions sans incertitudes. L'analyse des boucles est donc avant tout un outil théorique qui a toute sa place et son intérêt dans l'étude du comportement local d'un système théorique.

L'estimation de la magnitude des éléments des matrices Jacobiennes des modèles utilisés en écologie est très difficile en pratique. Les approches expérimentales sont difficiles voire même, dans beaucoup de situation, impossibles à réaliser compte-tenu des nombreuses contraintes étudiées au Chapitre 2 (mais voir p. ex. Schmitz 1997). Récemment, deux approches ont été utilisées pour estimer la magnitude des éléments de matrices Jacobiennes à partir d'informations sur les flux de matière et d'énergie. La première est l'utilisation d'informations sur les flux de matière et d'énergie (p. ex. deRuiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Neutel *et al.* 2007, Moore & de Ruiter 2012) et de relations d'allométrie (p. ex. Emmerson & Raffaelli 2004, Montoya *et al.* 2009, O'Gorman *et al.* 2010) pour estimer les éléments de matrices Jacobiennes calculées à des points d'équilibre de modèles de Lotka-Volterra. La seconde approche définit des matrices de communauté à partir des matrices des *Mixed Trophic Impacts* (Bondavalli, Favilla & Bodini 2009, Rochette *et al.* 2009). Les *Mixed Trophic Impacts*, développés par Ulanowicz & Puccia dans les années 1990, sont une des nombreuses analyses entrées-sorties utilisées en écologie, notamment depuis les travaux d'Hannon (1973). Ces approches suscitent d'autant plus d'intérêts que la majorité des données actuelles sur les réseaux trophiques concernent les flux de matière et d'énergie (Solomon *et al.* 2011). C'est aussi le cas pour les réseaux trophiques estuariens.

Les travaux de Rochette *et al.* (2009) et Bondavalli, Favilla & Bodini (2009) posent la question des similarités et des différences entre les analyses de la matrice de communauté développées au Chapitre 2 et dans ce Chapitre 3 et les analyses entrées-sorties. Cette question est traitée au Chapitre 4 suivant.

Chapitre 4 – Matrices de communauté et flux de matière et d'énergie

Ce chapitre offre une synthèse et des éléments de clarification de différentes approches utilisées pour estimer la valeur des éléments de "matrices de communauté" à partir d'informations sur les flux de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques.

Premièrement, des matrices Jacobiennes se référant à des modèles de Lotka-Volterra sont construites en utilisant les informations sur les flux de matière ou d'énergie disponibles pour les estuaires de la Seine, de la Loire, et de la Gironde, en suivant l'approche développée par de Ruiter, Neutel & Moore (1995). Les incertitudes sur le signe des éléments des inverses de ces matrices Jacobiennes sont évaluées avec la méthode par tirages aléatoires développée au chapitre précédent. A l'aide de cette même méthodologie dans le cas de l'estuaire de l'Ythan, une première évaluation des incertitudes associées à une matrice Jacobienne construite à partir de relations d'allométrie, sur la base des travaux d'Emmerson & Raffaelli (2004) et Montoya *et al.* (2009), est proposée.

Deuxièmement, l'analyse entrée-sortie est présentée ainsi que les différentes matrices utilisées. Les matrices des *Mixed Trophic Impacts* sont construites pour les modèles de réseaux trophiques de l'estuaire de la Seine, de la Loire, et de la Gironde. Une première évaluation des incertitudes du signe de ces matrices est réalisée.

Troisièmement, les similarités et les différences entre les analyses de la matrice de communauté et les analyses entrée-sortie sont mises en évidence. Sur la base des travaux présentés au Chapitre 2 et 3 précédents, les matrices de la *throughflow* et de la *storage analysis* sont reliées aux matrices Jacobiennes de modèles à compartiments de type donneur/receveur. Des éléments pour clarifier les interprétations des *Mixed Trophic Impacts* et de l'*Utility analysis* sont proposés.

Enfin, tous ces résultats sont discutés dans le cadre de l'utilisation de ces différentes approches en écologie des estuaires.

1. Modèles de Lotka-Volterra et flux de matière et d'énergie

Les éléments d'une matrice Jacobienne peuvent être reliés aux flux de matière ou d'énergie en fonction du système d'équations différentielles sous-jacent et de la signification des différents paramètres. Les formes des taux de prédation utilisées peuvent être très complexes. Cependant, en pratique la majorité des travaux se place explicitement ou implicitement dans le cadre des modèles de Lotka-Volterra. De Ruiter, Neutel & Moore (1995) ont estimé les éléments de matrices de communauté de grande taille, c.-à-d. plusieurs dizaines de groupes

fonctionnels, en reliant des modèles statiques de flux de matière et d'énergie à des modèles de Lotka-Volterra généralisé de la forme de l'équation (2.10) du Chapitre 2.

1.1 Estimation des éléments des matrices Jacobiennes

A l'équilibre, en posant les équivalences suivantes (de Ruiter, Neutel & Moore 1995) :

$$\begin{aligned} a_{ij} B_j^* B_i^* &= -F_{ji} \\ \text{et} \\ a_{ji} B_i^* B_j^* &= e_{j(i)} F_{ji} \quad , \end{aligned} \tag{4.1}$$

il est possible d'estimer les éléments hors-diagonaux d'une matrice Jacobienne de la forme (2.14) (voir Chapitre 2) par :

$$\begin{aligned} J_{ij} &= a_{ij} B_i^* = -\frac{F_{ji}}{B_j^*} \\ \text{et} \\ J_{ji} &= a_{ji} B_j^* = \frac{e_{j(i)} F_{ji}}{B_i^*} \end{aligned} \tag{4.2}$$

(de Ruiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Neutel *et al.* 2007, Moore & de Ruiter 2012). F_{ji} désigne le taux de consommation à l'équilibre du groupe fonctionnel i par le groupe fonctionnel j . Le taux de mortalité du groupe i dû à la prédation par le groupe j à l'équilibre est équivalent au taux de transfert moyen annuel du groupe i vers le groupe j . L'efficacité de conversion de la biomasse de i en biomasse du prédateur j , $e_{j(i)} = (a_e)_{j(i)} (p_e)_{j(i)}$ est le produit des efficacités d'assimilation $(a_e)_{j(i)}$ et de production $(p_e)_{j(i)}$ de i par j .

Dans ce travail de thèse, sur la base des travaux de de Ruiter, Neutel & Moore (1995), des matrices Jacobiennes sont construites pour les réseaux trophiques de l'estuaire de la Seine, de la Loire, et de la Gironde. En s'inspirant des travaux de Bascompte, Melian & Sala (2005), des estimations des taux de transferts moyens annuels sont calculées à partir des ratios

consommation/biomasse à l'équilibre, de modèles Ecopath (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004) développés respectivement par Rybarczyk & Elkaim (2003), Lobry (non publié), et Lobry *et al.* (2008). Comme de nombreux travaux (voir p. ex. Montoya *et al.* 2009), les éléments J_{ji} sont calculés en faisant l'hypothèse que les efficacités e_{ij} sont constantes et égalent à 0.1.

Les "détritus" sont des matières organiques mortes qui ne se reproduisent pas, n'ont pas de métabolisme intrinsèque, et n'influencent pas directement les flux entrants dans ce compartiment. Par conséquent, la dynamique des détritux est décrite par des équations différentielles modifiées sur la base de l'équation (2.10) du Chapitre 2 :

$$\frac{dB_D}{dt} = F_{DO} + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (1 - (a_e)_{j(i)}) a_{ij} B_i B_j + \sum_{i=1}^n m_i B_i - \sum_{j=1}^n a_{Dj} B_D B_j \quad (4.3)$$

dans laquelle B_D désigne la biomasse des détritux ; F_{DO} , le flux entrant de détritux dans le système en provenance de l'extérieur O ; m_i , le taux de mortalité de la population i qui n'est pas dû à la prédation (Moore, de Ruiter & Hunt 1993). Les éléments de la Jacobienne correspondant aux détritux sont donc calculés à partir de l'équation (4.3) :

$$J_{Dj} = \sum_{i=1}^n (1 - (a_e)_{j(i)}) a_{ij} B_i^* + \sum_{i=1}^{n-1} (1 - (a_e)_{i(j)}) a_{ji} B_i^* + m_j - a_{Dj} B_D^* \quad (4.4)$$

Ici dans le cas des Jacobiennes des trois estuaires considérés, dans un premier temps et pour tenir compte des données disponibles, l'équation (4.3) est simplifiée sous la forme suivante :

$$\frac{dB_D}{dt} = F_{DO} + \sum_{j=1}^n c_{Dj} B_j - \sum_{j=1}^n a_{Dj} B_D B_j \quad (4.5)$$

dans laquelle la constante c_{Dj} est estimée par F_{Dj}/B_j^* . Les éléments $(\partial f_D / \partial B_j)_{B^*}$ de la Jacobienne sont donc :

$$J_{Dj} = c_{Dj} - a_{Dj} B_D^* \quad (4.6)$$

Les éléments de la diagonale de la matrice Jacobienne sont très difficiles à estimer (de Ruiter, Neutel & Moore 1995, Moore & de Ruiter 2012). Ceci est un problème majeur puisque le signe des parties réelles des valeurs propres de la matrice Jacobienne est notamment influencé par la valeur des éléments diagonaux (Logofet 1993) ainsi que les éléments de l'inverse $-J^{-1}$ (voir Chapitre 3 précédent). En suivant de Ruiter, Neutel & Moore (1995), les éléments diagonaux sont définis par $a_{ii} = -c_i m_i$ avec c_i une constante comprise entre 0 et 1 représentant la part du taux de mortalité "naturelle" qui est densité-dépendante. Ici, l'hypothèse est faite que : $c_i = 1$. Pour les détritus, l'élément diagonal est estimé par

$$J_{DD} = -\sum_{j=1}^n a_{Dj} B_j^* .$$

Les matrices Jacobiennes pour les trois modèles de réseaux trophiques disponibles pour les estuaires de la Seine, de la Loire, et de la Gironde sont construites avec cette approche. Les répartitions du nombre d'interactions en fonction de leurs intensités, dans ces trois matrices Jacobiennes, sont présentées aux figures 4.1, 4.2, et 4.3 ci-dessous.

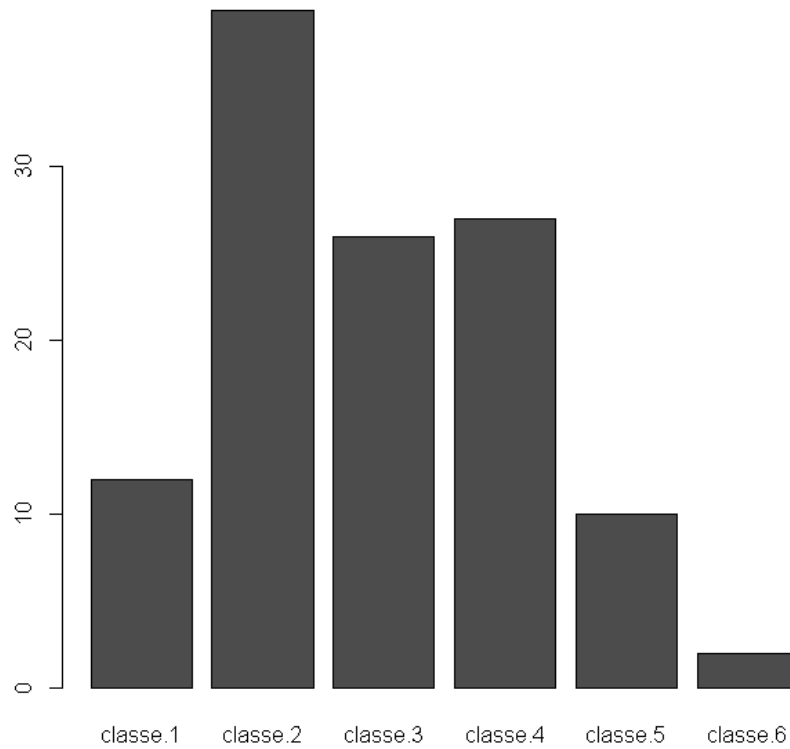


Fig. 4.1 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|J_{ij}|$ dans la matrice Jacobienne du modèle de Lotka-Volterra décrivant la dynamique des groupes fonctionnels du réseau trophique de l'estuaire de la Seine. La classe 1 correspond aux interactions dont la magnitude est inférieure ou égale à 10^{-3} en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| \leq 10^{-3}$. Les classes 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $10^{-3} < |J_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |J_{ij}| \leq 1$, $1 < |J_{ij}| \leq 10$, et $10 < |J_{ij}| \leq 50$. La classe 6 correspond aux interactions pour lesquelles l'intensité est supérieure à 50 en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| > 50$.

Sur les 116 éléments non-nuls de la matrice Jacobienne du modèle considéré ici du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, 44% ont une intensité inférieure à 0.1 en valeur absolue, 46 %, une valeur comprise entre 0.1 et 10, et seulement 10% des interactions directes ont une valeur supérieure à 50 (voir Fig. 4.1).

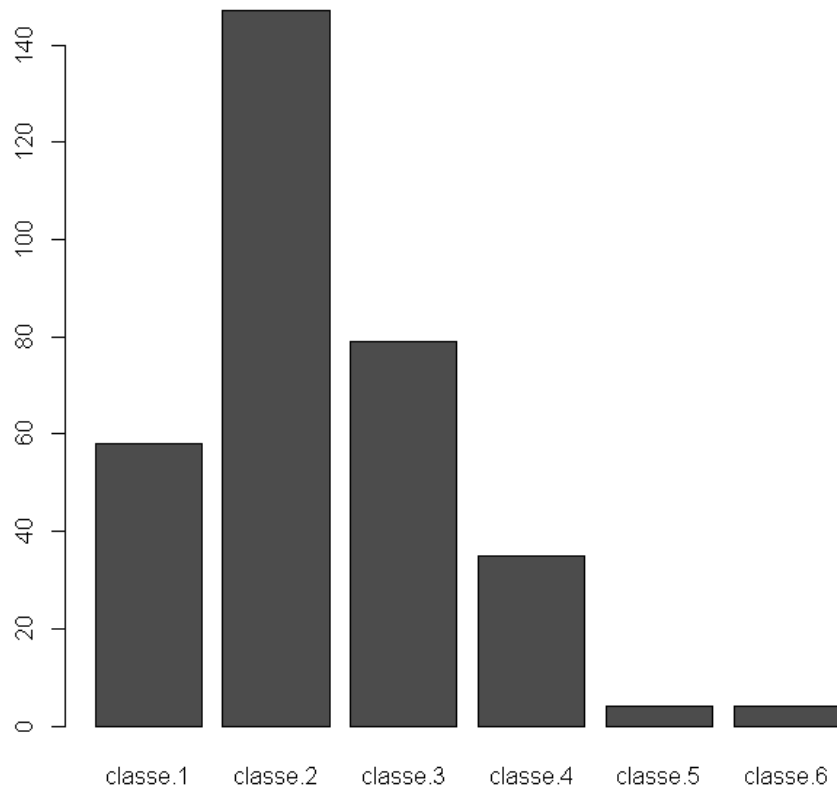


Fig. 4.2 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|J_{ij}|$ dans la matrice Jacobienne du modèle de Lotka-Volterra décrivant la dynamique des groupes fonctionnels du réseau trophique de l'estuaire de la Loire. La classe 1 correspond aux interactions dont la magnitude est inférieure ou égale à 10^{-3} en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| \leq 10^{-3}$. Les classes 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $10^{-3} < |J_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |J_{ij}| \leq 1$, $1 < |J_{ij}| \leq 10$, et $10 < |J_{ij}| \leq 50$. La classe 6 correspond aux interactions pour lesquelles l'intensité est supérieure à 50 en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| > 50$.

Dans le cas de la matrice Jacobienne du modèle considéré ici, 63% des interactions directes ont une magnitude inférieure à 0.1 en valeur absolue, 35%, une magnitude comprise entre 0.1 et 10, et 2%, une intensité supérieure à 50 (voir Fig. 4.2).

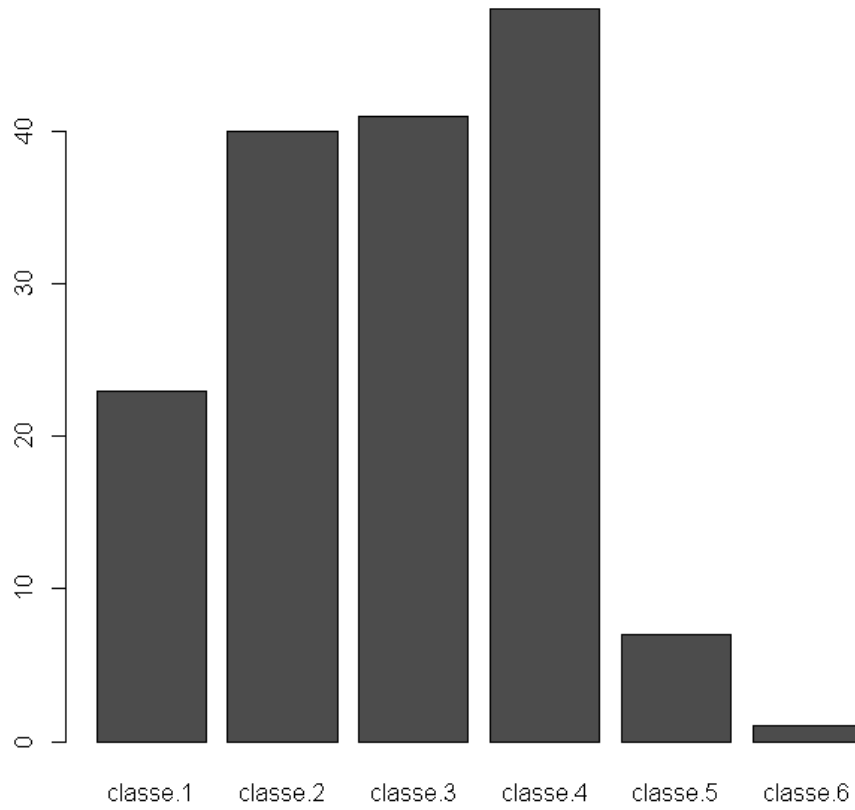


Fig. 4.3 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|J_{ij}|$ dans la matrice Jacobienne du modèle de Lotka-Volterra décrivant la dynamique des groupes fonctionnels du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. La classe 1 correspond aux interactions dont la magnitude est inférieure ou égale à 10^{-3} en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| \leq 10^{-3}$. Les classes 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $10^{-3} < |J_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |J_{ij}| \leq 1$, $1 < |J_{ij}| \leq 10$, et $10 < |J_{ij}| \leq 50$. La classe 6 correspond aux interactions pour lesquelles l'intensité est supérieure à 50 en valeur absolue, c.-à-d. $|J_{ij}| > 50$.

Sur les 160 éléments non-nuls de la matrice Jacobienne du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, 39% ont une intensité inférieure à 0.1 en valeur absolue, 56 %, une valeur comprise entre 0.1 et 10, et 5% des interactions directes ont une valeur supérieure à 50 (voir Fig. 4.3).

Comme ce qui est généralement observé pour les matrices Jacobiennes d'autres modèles de réseaux trophiques, les interactions directes de faible intensité sont donc majoritaires en nombre dans les trois matrices considérées ici.

1.2 Incertitudes sur le signe des éléments des matrices inversées

Pour les trois matrices construites, les parties réelles des valeurs propres sont toutes négatives. Pour chaque modèle, le point d'équilibre considéré est donc asymptotiquement stable. Les déterminants sont différents de zéro, et les trois matrices peuvent donc être inversées (voir Fig. 4.4, 4.5, et 4.6 ci-dessous).

Le chapitre précédent a montré que les *weighted-predictions* sont égales ou très proches de zéro pour tous les éléments des matrices inversées de ce type de Jacobiennes et ceci pour les trois modèles de l'estuaire de la Seine, de la Loire, et de la Gironde (voir Chapitre 3). Pour chaque interaction, il y a donc environ autant de *complementary feedback cycles* positifs que négatifs. Le signe de l'élément de l'inverse correspondant dépend de la magnitude de ces différents *feedback cycles*, et par conséquent, il est possible de dire avec certitude que des variations de la valeur des éléments de ces matrices Jacobiennes peuvent même changer le signe des éléments des matrices inversées. La question posée ici est d'évaluer comment se comporte le signe des éléments des matrices inversées $-J^{-1}$ pour de petites variations $\Delta(-J)$ autour des valeurs des matrices Jacobiennes estimées au paragraphe précédent.

En notant $\|J\|_2$ la norme-2 de J , pour des variations infinitésimales et indépendantes $\delta(-J)$ des valeurs des éléments de la matrice Jacobienne $-J$, le produit $cond_{jac} = \|-J\|_2 \|-J^{-1}\|_2$ grand, c.-à-d. éloigné de 1, indique que les variations des éléments de la matrice inversée $\|(-J + \delta(-J))^{-1} - (-J)^{-1}\|$ peuvent être grandes même lorsque $\|\delta(-J)\|$ est petit (voir p. ex. Demmel 1992).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0.0166	0.0061	-0.0636	0.1246	1.2839	-0.6687	0.0553	0.1479	0.1121	-0.0061	0.0852	-0.6309	-0.0357	1.6214	-0.0061
2	0	0.0271	3e-04	-6e-04	0.0063	0.0036	-0.0014	0.0295	-0.0402	-0.0039	0.0745	0.0103	0.0311	0.8216	0
3	0.0026	0.0011	0.0127	-0.0227	0.2341	0.1219	-0.0101	0.0192	-0.0179	-0.0011	0.0142	0.13	0.0064	0.3115	0.0011
4	0	-1e-04	6e-04	0.0655	-0.002	0.7827	1.9191	0.0057	6e-04	0.0169	0.0953	1.1221	0.0419	0.0469	-1e-04
5	0.0022	0.0012	0.0082	-0.0213	1.0062	0.0755	-1.764	0.026	-0.0189	-0.019	-1e-04	-1.0538	-3e-04	0.3573	0.0012
6	1e-04	1e-04	-3e-04	0.0171	0.0014	0.4491	-1.4993	0.0034	-0.0016	-0.0062	-0.075	-0.4107	-0.0384	0.0399	-1e-04
7	0	0	2e-04	0.0024	0.0015	-0.0075	0.9116	0.0023	3e-04	-0.0095	0.0177	-0.6297	-0.0086	0.0139	0
8	6e-04	0.0011	0.0103	-0.0175	0.1879	0.1216	-0.0551	12.9984	-3.6266	-0.8602	2.0297	1.6639	0.3717	-22.1455	-8e-04
9	-0.0013	0.0029	-0.0262	0.0489	0.4958	-0.2329	0.077	-11.5162	5.6698	-3.0229	6.1846	5.2801	-2.0411	-28.5342	0.002
10	-1e-04	2e-04	0.0024	5e-04	0.0324	0.0818	0.0508	0.7922	-0.3176	-3.3474	0.0996	-7.2309	-0.1128	2.2103	-1e-04
11	0	0	0	1e-04	2e-04	-2e-04	5e-04	0.0025	0.0025	-3e-04	0.5664	0.0016	-0.0016	0.0387	0
12	0	0	0	4e-04	0.0013	0.006	-0.0043	0.0022	-0.001	0.0115	0.0012	0.766	-0.0011	0.0053	0
13	0	0	0	2e-04	3e-04	-8e-04	0.0019	0.0017	0.0031	0	-0.006	6e-04	0.3531	0.0673	0
14	-8e-04	0.0023	0.0199	0.0347	0.3687	0.2048	0.0749	3.3459	1.3646	-0.1756	-4.4449	0.137	-2.0504	3.6568	0.0014
15	-0.1502	0.2646	-3.6183	6.6653	47.3262	-38.8097	16.6936	5.7774	-4.4726	-0.907	13.4978	-31.1867	5.7304	71.4027	0.2658

Fig. 4.4 Représentation de l'inverse de la matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre asymptotiquement stable d'un modèle de Lotka-Volterra pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine (voir section 1.1 précédente). Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les éléments dont la valeur est inférieure ou égale à 10^{-5} sont notés 0. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Phytoplancton, 2 : Phytobenthos, 3 : Zooplancton, 4 : *Neomysis integer*, 5 : *Palaemon longirostris*, 6 : *Crangon crangon*, 7 : *Pomatoschistus microps*, 8 : Suspensivores benthiques, 9 : Dépositivores benthiques, 10 : Prédateurs omnivores et benthiques, 11 : *Platichthys flesus*, 12 : *Dicentrarchus labrax*, 13 : Poissons (autres), 14 : Oiseaux, 15 : Détritux et POM.

Dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, le conditionnement n'est pas bon puisque $cond_{jac}^{Seine} = 41783$. Par conséquent, pour cette matrice, de petites variations indépendantes et infinitésimales des valeurs des éléments de la jacobienne peuvent induire des variations très importantes des valeurs de sa matrice inversée.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	0.01	-0.05	0.06	-0.01	0.18	-0.07	0	0.08	-0.34	2.3	-2.91	-0.37	0.67	0.52	0.2	0.67	4.01	-5.4	-3.97	0.41	-0.02	0.01	0.13	0
2	0	0.03	-0.04	0	-0.15	0.06	-0.01	-0.06	0.29	-1.76	1.85	0.26	0.02	-0.39	-0.3	-0.43	-2.66	4.55	2.43	-0.93	-0.07	0.01	-0.1	0
3	0	0	0.08	0	0.08	0.08	0.01	0.02	-0.2	0.88	-0.31	0.01	-0.37	0.35	0.39	0	0.79	-2.96	-0.45	1.43	0.08	0.02	0.19	0
4	0	0	0.01	0.76	0.17	-1.46	-0.01	0.16	-0.73	5.66	-4.68	-1.41	-0.93	-0.06	2.11	0.05	12.05	23.06	-8.35	7.12	-0.32	-0.62	-1.57	0
5	0	0	0	-0.01	0.84	-0.57	-0.03	-0.11	-0.74	2.39	0.42	-0.6	-3.64	-0.14	1.93	0.06	1.28	13.15	0.93	7.66	0.05	-0.2	0.22	0
6	0	0	0	0	0.04	0.61	0.01	0.02	-0.06	0.26	-0.11	-0.04	-0.22	0.03	0.11	0	0.22	-1.04	-0.39	0.52	0	-0.02	-0.02	0
7	0	0	0	-0.01	-0.6	-0.24	0.31	-0.46	1.32	-7.46	5.8	0.59	3.4	-2.28	-2.13	-0.03	-7.54	19.51	6.32	-7.02	-0.51	-0.13	-0.97	0
8	0	-0.01	0	0.02	3.06	0	0.27	2.28	-7.84	45.24	35.16	-4.34	19.83	11.14	13.19	0.19	48.54	117.17	-39.6	41.45	2.01	-0.4	3.46	0
9	0	0	0	-0.01	-1.12	-0.54	-0.09	-0.35	2.48	-14.62	11.14	1.3	6.88	-3.72	-4.33	-0.06	16.54	37.12	13.45	12.85	-0.84	-0.1	-1.91	0
10	0	-0.01	0.01	0	1.96	0.86	0.12	0.9	-4.64	37.42	-36.1	-5.95	13.28	5.12	11.36	0.15	46.8	87.02	-36.6	127.55	1.52	0.14	3.28	0
11	0	0	0	0	-0.21	0.07	-0.01	-0.1	0.42	-2.68	3.82	0.41	1.37	-0.39	-1.26	-0.02	-4.83	4.64	3.57	-0.85	-0.09	0.04	-0.15	0
12	0	0	0	0	0.22	-0.26	0.01	0.09	-0.33	2.5	-2.16	2.09	-1.37	-0.92	0.78	0.02	2.9	-7.71	-2.22	2.81	0	-0.11	-0.07	0
13	0	0	0	0	0.36	-0.2	0.02	0.13	-0.64	3.53	-5.05	-0.53	2.83	0.52	0.03	-0.03	7.22	-7.41	-7.47	-1.01	0.11	-0.09	0.19	0
14	0	0	0	0	0.12	-0.87	0.02	0	0.24	-2.04	2.46	-0.3	-0.42	1.91	-0.3	-0.01	-3.02	0.2	2.99	1.16	-0.35	-0.32	-0.92	0
15	0	0	0	0	0.05	0	0	0.02	-0.1	0.9	-1.07	-0.16	0.3	0.09	1.92	0.02	0.91	-1.28	-2.52	-0.94	0.03	-0.01	0.05	0
16	0	-0.01	0.01	0	-0.01	-0.02	0	-0.01	0.03	-0.25	0.09	0.02	0.22	-0.01	-0.74	4.35	0.1	0.28	-1.26	-0.63	-0.03	0.01	-0.03	0
17	0	-0.01	0.01	0	1.58	-0.46	0.08	0.77	-3.22	22.78	16.73	-3.84	-10.7	2.73	5.93	0.09	39.33	-44.7	-30.87	9.99	0.72	-0.29	1.27	0
18	0	0	0	0.01	-0.91	0.21	-0.05	-0.43	1.92	-13.73	10.37	2.26	5.32	-1.73	-5.28	-0.08	24.28	53.97	17.02	18.87	-0.44	0.16	-0.78	0
19	0	0	0	0	0.16	0.06	0.01	0.07	-0.35	2.51	-2.55	-0.37	-0.24	0.38	0.54	0.04	3.05	-4.63	17.08	0.88	0.09	-0.01	0.19	0
20	0	0	0	0	-0.01	0	0	-0.01	0.02	-0.13	0.05	0.02	0.12	-0.01	-0.08	0	-0.27	0.79	0.14	19.66	0	0	-0.01	0
21	0	0	0	0	0.03	-0.06	0.01	0.01	-0.03	0.11	-0.01	-0.04	-0.12	-0.02	0.08	0	0.05	-0.62	0.04	0.35	16.65	-0.03	-0.04	0
22	0	0	0	0	0.02	-0.02	0	0.01	-0.03	0.15	-0.08	-0.03	-0.11	0.02	0.07	0	0.14	0.54	-0.08	0.25	0	14.28	-0.01	0
23	0	0	0	0	0.03	-0.04	0.01	0.02	-0.06	0.29	-0.17	-0.05	-0.18	0.04	0.12	0	0.27	-1	-0.16	0.44	0	-0.02	12.48	0
24	3.65	32.52	39.01	-1.14	98.14	56.56	3.93	35.95	163.90	186.84	69.90	3623.71	46.08	238.63	37.33	227.12	312.3	679.22	238.8	367.81	5.04	12.16	50.35	3.67

Fig. 4.5 Représentation de l'inverse de la matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre asymptotiquement stable d'un modèle de Lotka-Volterra pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire (voir section 1.1 précédente). Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les éléments dont la valeur est inférieure ou égale à 10^{-3} sont notés 0. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Producteurs primaires, 2 : Copépodes, 3 : Mysidacés, 4 : Mollusques, 5 : Crustacés dépositivores et suspensivores, 6 : Crustacés prédateurs, 7 : Annélides dépositivores et suspensivores, 8 : Annélides prédateurs, 9 : Crevettes, 10 : Gobies, 11 : Eperlan, 12 : Sole, 13 : Petits pélagiques, 14 : Flets, 15 : Prédateurs marins, 16 : Mulets, 17 : Anguilles, 18 : Poissons d'eau douce, 19 : Laridés, 20 : Grands cormorans, 21 : Anatidés herbivores, 22 : Anatidés "benthivores", 23 : Limicoles, 24 : Détritux.

Dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire, $cond_{jac}^{Loire} = 786745$. Par conséquent, pour cette matrice également, de petites variations indépendantes et infinitésimales des valeurs des éléments de la Jacobienne peuvent induire des variations très importantes des valeurs de sa matrice inversée.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	0.0217	-0.0441	0.1993	0.1744	-0.0168	-0.0769	0.0097	0.0693	-2.0702	0.6982	0.0257	-0.388	-0.0432	0.9082	0.6782	0.7348	-0.263	0.0038
2	0.0121	0.0713	0.1066	-0.3569	0.009	0.0435	0.1892	1.8429	0.6039	0.5017	-0.0332	0.2928	0.2566	-1.3544	-1.3368	1.0669	-1.2106	0.0032
3	0.0109	-0.0309	0.9493	0.1329	-0.009	-0.0389	-0.4089	4.6325	5.2891	2.6817	0.0279	1.1702	2.2004	0.6213	0.3941	-2.076	20.117	1e-04
4	0.0049	0.006	-0.0437	0.0592	-0.0041	-0.0175	-0.0449	0.1484	-0.2976	0.0924	-6e-04	0.0693	-0.0094	0.0802	-0.4001	0.2575	0.568	2e-04
5	0.0011	0.0019	-0.0026	-0.0069	0.1424	-0.019	0.0232	0.5863	-0.335	0.0186	-0.0069	0.0077	0.1519	-1.0508	-0.0177	0.0737	0.6495	3e-04
6	0.0326	-0.0709	0.1946	0.2976	-0.0168	0.1299	-0.2687	6.8652	1.4911	0.8409	-0.0115	0.2964	-1.7544	1.4251	1.0884	1.7323	-7.392	3e-04
7	0.0013	0.0028	0.2033	-0.0111	0.0011	0.0051	0.4475	0.4074	-2.168	0.3594	-0.0031	0.1334	0.013	-0.0604	-1.8695	0.8238	-6.8701	-1e-04
8	1e-04	-2e-04	0.0014	0.0011	-1e-04	4e-04	0.0015	9.9732	-0.0076	0.0035	-1e-04	0.0021	-0.0074	0.0048	-0.0072	0.0047	0.0685	0
9	0	0	-0.0147	0	0	7e-04	0.0331	0.0102	3.5743	0.029	-4e-04	0.0302	-0.0045	-5e-04	-0.0369	0.0552	3.5325	0
10	2e-04	-2e-04	0.0216	-5e-04	-1e-04	-6e-04	-0.0035	0.1114	0.1296	0.52	-6e-04	0.0879	0.0451	0.0038	-0.021	-0.049	0.0121	0
11	1e-04	-2e-04	0.0011	0.001	0	-4e-04	-0.0026	0.0102	0.0143	0.0022	0.3278	0.0592	-0.0028	0.0046	0.0027	0.0123	0.0403	0
12	0	-1e-04	0.0044	-5e-04	0	0	0.028	0.062	-0.2883	0.0317	0.005	0.6005	0.0129	0.0016	0.0165	0.0715	-0.5388	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1111	0	0	0	0	0
14	-1e-04	5e-04	8e-04	-0.0027	0.0011	2e-04	0.0016	0.0181	0.002	0.0039	-3e-04	0.0021	0.0031	3.0573	-0.0101	0.0085	-0.0041	0
15	2e-04	-5e-04	0.0133	0.0021	-1e-04	-2e-04	-0.0212	0.0158	-2.5915	0.0552	-0.003	0.3877	0.0201	0.0101	2.3212	0.0126	-2.528	0
16	8e-04	-0.0011	0.0739	0.0048	-7e-04	-0.0028	0.0629	-0.76	-0.371	0.2789	5e-04	0.0523	-0.2241	0.0259	-0.5041	0.4176	-1.8066	1e-04
17	0	-1e-04	0.0133	4e-04	-1e-04	-4e-04	-0.0309	0.0196	-3.6089	0.0248	4e-04	0.0288	0.0014	0.0024	0.0264	0.0537	12.9627	0
18	4.0257	11.0254	7.5463	4.7062	-3.6519	14.1964	11.1433	0.4894	16.1247	75.8934	6.15	-92.227	148.1152	47.3882	29.3222	28.7994	25.6279	0.057

Fig. 4.6 Représentation de l'inverse de la matrice Jacobienne calculée au point d'équilibre asymptotiquement stable d'un modèle de Lotka-Volterra pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (voir section 1.1 précédente). Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les éléments dont la valeur est inférieure ou égale à 10^{-4} sont notés 0. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Producteurs primaires, 2 : Copépodes, 3 : Suprabenthos, 4 : Mysidacés, 5 : Méiobenthos, 6 : Macrobenthos, 7 : Crevettes, 8 : Esturgeons, 9 : Anguilles, 10 : Petits pélagiques, 11 : Mulets, 12 : Prédateurs marins, 13 : Grands pélagiques, 14 : Syngnathes, 15 : Poissons plats, 16 : Gobies, 17 : Poissons d'eau douce, 18 : Détritrus.

Dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, $cond_{jac}^{Gironde} = 47147$.

Par conséquent, pour cette matrice encore, de petites variations indépendantes et infinitésimales des valeurs des éléments de la Jacobienne peuvent induire des variations très importantes des valeurs de sa matrice inversée.

Une première évaluation des incertitudes sur le signe des éléments de la matrice inversée, pour de petites variations des valeurs des éléments de la matrice Jacobienne, peut être réalisée en utilisant la méthode par tirages aléatoires développée au Chapitre 3 précédent, suivant la procédure :

1. Définition d'intervalles pour les éléments négatifs et positifs de la matrice Jacobienne J ;
2. Réalisation de n tirages aléatoires dans les intervalles définis précédemment pour chaque élément non nul de J ;
3. Inversion des n matrices ;
4. Parmi les n matrices inversées et pour chaque interaction, calcul du pourcentage d'éléments de même signe que l'élément correspondant de $-J^{-1}$.

Cette approche permet d'avoir une première idée des conséquences de variations des valeurs de la matrice Jacobienne sur les patrons de signes de la matrice inversée. Pour une interaction donnée, dans le cas où 100 % des n éléments correspondants sont du même signe que celui de $-J^{-1}$, il n'est, en effet, pas possible de conclure avec certitude puisqu'il s'agit d'une exploration incomplète des plages de valeurs potentielles.

Les intervalles pour les tirages aléatoires sont définis à partir des valeurs des éléments de la matrice Jacobienne de référence, qui est la matrice dont les éléments ont été estimés précédemment, plus ou moins une constante. Deux façons différentes de définir ces intervalles sont explorées. La première (A) consiste à prendre une constante, par exemple ± 0.1 , qui est la même pour toutes les interactions. Dans ce cas, les intervalles sont de même taille pour toutes les interactions. La seconde (B) consiste à définir la constante par un pourcentage, par exemple $\pm 10\%$, de la valeur de chaque interaction. Dans ce cas, les intervalles sont de tailles différentes en fonction de la valeur de chaque interaction. Les patrons de signes de la matrice Jacobienne de référence sont impérativement respectés dans les deux cas.

Un exemple de résultats pour des jeux de tirages aléatoires de $n = 10\,000$ est présenté dans le tableau ci-dessous pour les trois Jacobiennes des modèles de la Seine (S), de la Loire (L), et de la Gironde (G) (voir Tab. 4.1).

Tab. 4.1 Exemple de résultats en termes de pourcentage d'interactions de la matrice Jacobienne inversée dont le signe d'au moins une matrice tirée change par rapport à la matrice de référence, pour des jeux de tirages aléatoires ($n = 10\,000$ tirages par jeu) dans les cas des modèles de réseaux trophiques de l'estuaire de la Seine (S), de la Loire (L), et de la Gironde (G). A : intervalles de même taille pour toutes les interactions, ici ± 0.01 , ± 0.1 , ± 0.2 , ± 0.3 , ± 0.4 . B : intervalles de taille différente, ici $\pm 1\%$, $\pm 10\%$, $\pm 20\%$, $\pm 30\%$, $\pm 40\%$ de la valeur de chaque interaction. Les résultats plus détaillés, qui sont présentés dans les figures 4.7, 4.8, et 4.9, sont signalés par le signe *.

		0.01	0.1	0.2	0.3	0.4
% d'interactions de la matrice inversée dont le signe d'au moins une matrice change par rapport à la matrice de référence	A	S : 74.7 *	S : 100	S : 100	S : 100	S : 100
		L : 100 *	L : 100	L : 100	L : 100	L : 100
		G : 100 *	G : 100	G : 100	G : 100	G : 100
	B	S : 2.2	S : 24	S : 44.9	S : 57.3	S : 65.8
		L : 5	L : 99.3	L : 99.8	L : 99.7	L : 99.8
		G : 2.2	G : 23.5	G : 39.8	G : 97.5	G : 98.1

Ces résultats montrent nettement une forte sensibilité du signe des éléments de l'inverse de la matrice Jacobienne même à de petites variations de la magnitude des éléments de la Jacobienne, et ceci pour les matrices considérées sur les trois estuaires de la Seine, de la Loire, et de la Gironde. Des exemples de résultats détaillés pour les différentes interactions, dans le cas de trois jeux de tirages aléatoires ($n = 10\,000$), sont présentés ci-dessous (Fig. 4.7, 4.8, 4.9, et Tab. 4.1).

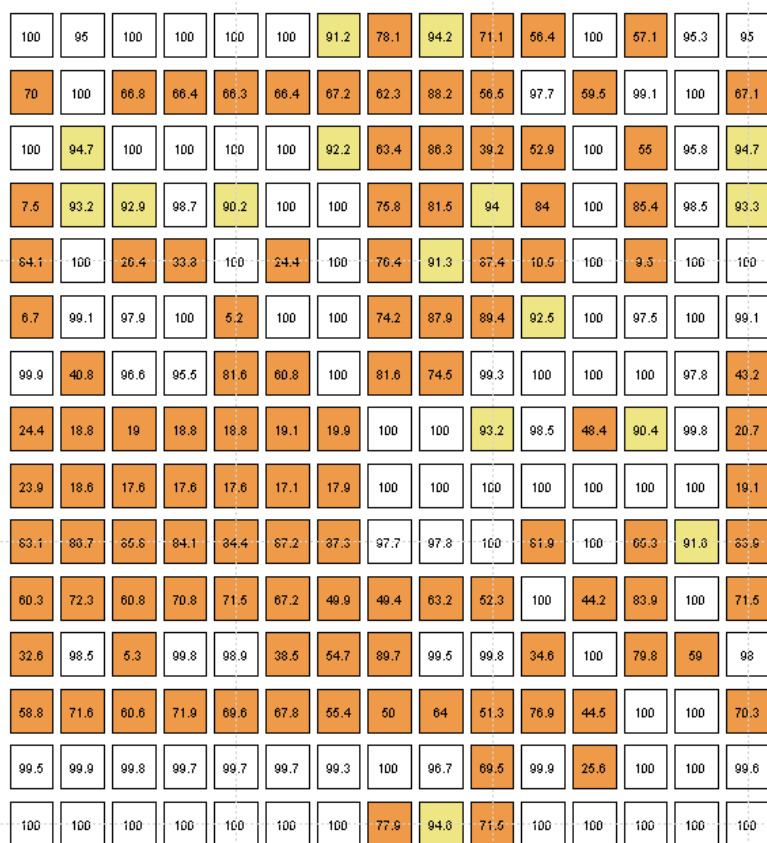


Fig. 4.7 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice inversée de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine (voir Fig. 4.4), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice inverse décrivant la dynamique, au voisinage de l'équilibre, du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, près de 75% des 225 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.1). Par exemple, dans 41% des 10 000 matrices inversées dans ce jeu de tirages aléatoires, le signe de l'interaction des populations d'oiseaux sur la population de bars commun *Dicentrarchus labrax* est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice inversée de référence (voir Fig. 4.4).

88.6	29.6	32	93.8	59.3	9.6	5.6	92.8	87.7	79.6	41.9	29.6	18.6	88.1	75.2	94.2	43.6	83.5	44.1	84.6	91.8	23.3	91.5	97.4
87.8	43.1	55.3	55	81.1	62.3	83.9	77.5	86.4	77.4	50.7	51.3	71	79.2	75.1	88.6	55.5	83.4	51.3	79.4	90.7	72.5	80	87.5
53.7	52.9	86.5	50.5	78.2	83.6	74.7	46.4	84.9	75.1	53.4	63.5	87.5	85.1	74.5	56.1	61.4	81.6	55.7	76.3	84.4	71.1	92.2	54.7
36.4	37	37	98.9	23.8	95.2	88.1	30.7	36	50.1	41.9	70.5	58.3	84.3	72.6	36.7	66	81.7	52.8	75.8	90.3	92.4	96.7	37.3
39.2	61.4	39.2	72.9	33	59.5	83.3	34.3	60.4	70.4	43	70.7	34.3	59.5	70.3	86.2	64.1	79.7	43	72.7	40.3	67.7	35.5	36.6
60.5	61.1	39.5	52.6	81.8	99.3	84.8	77.5	78.3	66.8	59.7	69.5	50	47.8	55.1	62.8	64.1	78.6	67.4	71.5	72.7	80.2	82.2	61.1
44.8	45.3	55.3	52.9	76.3	80	98	91.1	83.7	77.2	61.3	51.6	63	84.4	72.4	46.5	61.2	79.5	57.2	73.6	88	70.6	90.5	45.7
43.4	44	56.5	48.9	72.1	61.9	69.4	87.9	83.6	77.5	60.6	56.1	64.2	80.1	74.3	45.1	61.8	79.7	56.9	74.2	79.7	59.3	81.5	44.2
41.8	42.5	42	55.9	75.7	83.8	72.3	51.2	83.8	78.2	58.8	51.5	67.1	81.2	76.5	42.8	62	80.2	56.6	74.8	86.9	58.8	91.4	42.7
36.1	39.3	36.5	44.8	61.6	61.3	43.9	35.6	73.2	73.3	84	70.1	35.6	50.7	79.3	39.2	64.1	77.2	57	72.9	61.1	55.2	35.6	36.6
20.8	21.1	21.1	84.6	69.7	57.2	63.1	82	82	77.3	71.8	60.3	84.4	34.1	93.2	19.8	69.1	44.5	49.5	68.1	83.1	85.6	55.4	20.9
44.3	45.2	44.8	44.7	76.4	89.2	45.8	67.5	63.6	72.2	58.4	96.3	63.8	93.3	68.8	47.1	59.1	80.5	54	72.8	29.2	81.8	84.5	45.3
6.5	93.5	6.5	78.7	81.1	58.8	90.9	88	90.2	32.1	33.3	15.6	65.5	13	36.4	95.1	37.8	25.1	44.1	70.5	94.6	95.2	82	6.6
75.9	24.3	24.5	19.2	91.7	98.1	93.4	27.6	78	81.8	63.1	89.7	35.9	97.6	79	20.3	59.9	22.3	56.4	61.5	96.8	96.3	98.4	76.3
26.1	28	26.2	65.1	35.2	26	62.3	34.4	50	52.5	40.1	41.9	39.4	50.1	95.0	26.6	31.8	45.9	58.2	67.5	71.7	69.5	59	26.2
42.8	40.2	39.7	58.4	69.1	34.7	59	61.7	68.6	70.4	66.5	67.5	40.3	65.6	72.7	96.3	34	66.7	42.4	50	49.6	46	51.2	41.7
20	20.3	20.4	23.4	68.7	39.9	60.1	82.5	83	82.1	33.7	70.2	85.5	31.1	88.2	17.9	70.3	70.8	53.6	73	87	83.8	75.6	20.3
43	43.7	43.4	65.7	59.8	46.8	35.4	54.5	55.6	63.6	49.7	61.6	59.1	40.9	71	44.4	65.5	80.8	56.3	74.9	60.8	57	56.4	44
33.4	33.7	33.5	86.1	76.5	33.4	82.1	76.9	82.3	81.5	58.3	63.6	70.5	60.9	80.9	51.8	63	77.2	87.5	72.4	63.5	80.6	43.9	34
74.6	74.9	74.6	73.2	29.1	55.7	30.5	29.7	20	18.3	46.1	47.9	22.3	41.1	10.3	51.3	42.5	36.3	47.5	97.8	19.7	23.2	30.5	74.7
52.7	51.7	48.6	85.5	66.2	86.4	81.5	68.3	66.4	61.5	52.7	69	52.3	51.7	64.3	56.8	61.5	74.6	45.7	67.9	99.9	82.2	78	46.8
53.2	50	50.9	86.4	65.2	85	81.8	68.1	66.7	61.6	52.7	67.8	53.8	48.8	65.9	52.3	61.2	74.3	53.2	69.1	36.3	99.8	77.5	47.9
50.8	51.4	49.1	85.6	66.7	86	81.7	68.6	66.9	61.8	53.4	68.4	52.9	48.7	65.2	53.9	61.5	74.3	54.6	68.5	37	82.2	99.8	51.5
31.3	31.4	31.3	37.9	33.9	31.9	59.2	52.5	46.2	40.4	32.8	32.8	30.9	37.4	70.1	31.4	32.7	44.5	32.5	29.9	68.8	31.6	54.9	31.4

Fig. 4.8 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice inversée de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire (voir Fig. 4.5), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice inverse décrivant la dynamique, au voisinage de l'équilibre, du réseau trophique de l'estuaire de la Loire, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, 100% des 576 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.1). Par exemple, dans près de 47% des 10 000 matrices inversées dans le jeu de tirages aléatoires considéré, le signe de l'interaction de la population d'éperlans d'Europe *Osmerus eperlanus* sur les populations de Mysidacés est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice inversée de référence (voir Fig. 4.5).

96.9	92	96.9	47	96.9	96.9	90.8	12.2	96.9	90.6	96.7	96.9	14.7	67.8	41.7	47.4	25.5	91.6
96.9	97	96.9	97	96.9	96.9	98.3	97.2	95.1	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	97.1	77.7
89.6	89	97	88.8	89.3	86.9	97.1	97	96.9	96.9	89.7	95.2	98	88.8	86.4	61.3	99.5	84.6
97.5	96.9	97	97.2	97.3	97.3	99.2	96.2	95.3	49	94.4	96	16.7	96	98.2	97.3	99.5	8
85.3	87.9	16.4	80.7	100	95.8	98.2	96.7	84.5	86.4	96.2	19.3	98.9	99.2	37.1	90.2	99.4	16.7
97	96.9	96.9	96.9	96.9	84.8	98.3	98.5	39.9	96.9	10	96.9	98.6	96.9	96.9	96.9	99.2	95.8
92.2	91.7	87.3	91.6	91.9	90.2	99.6	96.1	91.5	19.6	91.4	15.7	94.5	91.6	98	96.3	99.7	90.3
80.6	71.8	85.8	76.7	75.6	91.2	68.5	100	89.5	74.6	72.8	81.5	95.1	71.3	63.5	73.9	99.6	47.8
3.1	3.1	96.9	96.9	3.1	3.2	6.5	3	62	96.9	3.1	96.9	97	3.1	3.1	3.1	98.3	3.1
96.9	96.9	14.5	96.9	96.8	96.9	96.9	15.7	8	96.9	3.2	96.9	96.9	96.9	3.1	3.6	16.9	96.9
96.9	96.9	96.9	96.9	5.5	96.9	97	96.9	4	96.9	99.8	97	96.9	96.9	96.9	96.9	34.7	96.9
7	7.2	9.4	7.2	7	8	99.4	97.5	88.8	11.9	85.6	99.9	97.3	7.1	9.3	97	99.7	92.7
82.8	81.4	87.8	79.7	73	85.1	68.5	92.7	91.5	89.5	56	89.4	100	80.4	62	75.5	99.4	63.5
96.4	96.7	95.5	96.7	99.1	83	98.5	98	75.2	96.2	97	95.9	97.5	100	96.6	96.7	72.5	65.9
3.1	3.1	96.9	3.1	3.1	3.1	7.1	96.9	80.3	96.9	96.9	18.1	97	3.1	93.1	3.1	98.2	3.1
5.8	5.5	96.9	5.4	7.3	10.6	97.8	91.7	39	96.9	6.6	16.4	94.4	5.7	96.9	74.5	98.7	5.8
3.6	3.4	96.8	3.4	3.4	2.9	5.8	5.5	66.5	96.6	3	96.9	93.9	3.4	3	3.7	99.9	3
96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	96.9	91.3	96.9

Fig. 4.9 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice inversée de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (voir Fig. 4.6), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice inverse décrivant la dynamique, au voisinage de l'équilibre, du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, 100% des 324 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.01 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.1). Par exemple, dans plus de 85% des 10 000 matrices inversées dans le jeu de tirages aléatoires considéré, le signe de l'interaction des populations de grands pélagiques sur les producteurs primaires est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice inversée de référence (voir Fig. 4.6).

Compte-tenu de la méthode utilisée ici et notamment du nombre de tirages aléatoires, il est important de rappeler qu'un élément dont le pourcentage est égal à 100, ou proche de 100, ne prouve aucunement que l'interaction ne soit pas, ou peu, sensible même à de petites variations des éléments de la matrice Jacobienne correspondante. Par contre, pour les éléments dont le pourcentage est inférieur à 100, il est possible de dire avec certitude qu'au minimum une configuration, dans les intervalles considérés, change le signe de l'interaction considérée. Les résultats des tirages aléatoires ci-dessus sont donc uniquement présentés à titre d'exemple. Pour un autre jeu de tirages aléatoires, les pourcentages sont différents. Cette approche est utilisée ici en première exploration des incertitudes du signe des éléments de ce type de matrices.

1.3 Cas des estimations à l'aide de relations d'allométrie

En fonction du modèle sous-jacent et de la forme de sa matrice Jacobienne, des relations d'allométrie peuvent aider à donner une estimation de ses éléments. En combinant l'approche de de Ruiter, Neutel & Moore (1995), et l'utilisation de relations d'allométrie empiriques (p. ex. Peters 1983) et théoriques (p. ex. West, Brown & Enquist 1997) entre le métabolisme d'un individu, les taux de consommation per capita, les abondances, les biomasses, et le poids moyen individuel M , il est possible d'écrire :

$$a_{ij} = -\frac{F_{ji}}{B_i^* B_j^*} \propto -\left(\frac{M_j}{M_i}\right)^\varphi \quad (4.7)$$

dans lequel φ est un exposant sans dimension (Emmerson & Raffaelli 2004).

L'estuaire de l'Ythan est l'un des rares réseaux trophiques pour lequel il existe des informations sur les abondances et les poids moyens individuels. En suivant Montoya *et al.* (2009), avec une valeur empirique pour l'estuaire de l'Ythan de $\varphi = 0.66$ (Emmerson & Raffaelli 2004), et les données de Cohen *et al.* (2009), une matrice Jacobienne d'un système d'équations différentielles de Lotka-Volterra décrivant la dynamique du réseau trophique de

l'Ythan, comprenant 91 populations sans le compartiment des détritus (voir Fig. 3.9 du chapitre précédent), est construite.

Le chapitre précédent a montré que les *weighted-predictions*, pour la matrice Jacobienne décrivant la dynamique de ce réseau trophique au voisinage d'un point d'équilibre, sont inférieures à 1, et très vraisemblablement proches de 0. En fonction des valeurs des éléments de la matrice Jacobienne, le signe de la matrice inversée peut donc changer. L'approche par tirages aléatoires, développée au paragraphe précédent, permet d'avoir une première idée des incertitudes potentielles sur le signe pour de petites variations de l'intensité des éléments de la matrice Jacobienne construite à l'aide de relations d'allométrie. Un exemple de résultats sur un jeu de $n = 5000$ tirages aléatoires est présenté dans le tableau 4.2.

Tab. 4.2 Exemple de résultats en termes de pourcentage d'interactions de la matrice Jacobienne inversée dont le signe d'au moins une matrice tirée change par rapport à la matrice de référence, pour des jeux de tirages aléatoires ($n = 5000$ tirages) dans le cas du modèle de réseau trophique de l'estuaire de l'Ythan. Les intervalles sont de taille différente, ici $\pm 1\%$, $\pm 10\%$, $\pm 20\%$, $\pm 30\%$ de la valeur de chaque interaction.

	0.01	0.1	0.2	0.3
% d'interactions de la matrice inversée dont le signe d'au moins une matrice change par rapport à la matrice de référence	9	67	98	98

La valeur mais aussi le signe des 8281 éléments de la matrice inversée semblent très sensibles même à de petites variations de la magnitude des éléments de la matrice Jacobienne de référence. Des travaux complémentaires visant à explorer plus finement les incertitudes en prenant en compte différentes relations d'allométrie théoriques et empiriques sont en cours de réalisation dans la continuité de ce qui est déjà présenté ici. A ce stade des travaux, ces explorations ne changent pas les tendances mises en évidence par les jeux de tirages aléatoires des exemples précédents.

2. Les analyses entrée-sortie

Les analyses entrée-sortie étudient les propriétés de réseaux décrits par des bilans de stocks et de flux. Initiées en économie par Leontief (1936, 1951, 1966), ces approches ont été introduites en écologie des écosystèmes dans les années 1970 (Hannon 1973) et ont été à la base de nombreux développements depuis p. ex. Finn (1976) jusqu'à p. ex. Fann & Borrett (2012). La synthèse de l'ensemble des analyses entrée-sortie développées en écologie n'est pas l'objet de ce travail, étant donné notamment l'étendue des approches. L'objectif ici est de comparer six matrices différentes, parmi les plus utilisées dans ce domaine, avec les analyses de la matrice de communauté qui sont au cœur de ce travail de thèse. Ces six matrices de l'analyse entrée-sortie sont les deux matrices de la *throughflow analysis* (Hannon 1973, Ulanowicz 1986, Fath & Patten 1999, Ulanowicz 2004), les deux matrices de la *storage analysis*, la matrice des *mixed trophic impacts* (Ulanowicz & Puccia 1990), et la matrice de l'*utility analysis* (Fath & Patten 1999). Des rapprochements sont notés dans la littérature (Nakajima 1992, Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995), mais ils sont dispersés dans les nombreuses publications, et souvent faits de manière plus ou moins implicite. L'objectif du travail présenté ici est de réunir et fournir des éléments de synthèse et de clarification sur les similarités et les différences entre ces deux approches de l'analyse de réseaux d'interactions.

2.1 Modèles à compartiments

Les analyses entrée-sortie prennent leurs racines dans l'étude de modèles à compartiments. Ces modèles ont été particulièrement utilisés dans l'étude des mouvements de substances et molécules traceurs dans les systèmes biologiques (Patten & Witkamp 1967, Atkins 1969). Les modèles à compartiments décrivent la dynamique de stocks reliés par des flux de matière ou d'énergie (p. ex. Patten & Witkamp 1967, Atkins 1969, McGinnis *et al.* 1969, O'Neill & Styron 1970, Mulholland & Keener 1974). Ces modèles, avec leurs multiples développements, ont été, et sont toujours, un outil important en écologie des écosystèmes (Loreau 2010a). La dynamique de chaque stock B_i s'exprime en respectant le principe de conservation de la masse selon :

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^n F_{ij} + z_i \right) - \left(\sum_{j=1}^n F_{ji} + e_i + r_i \right) \quad (4.8)$$

$$= T_i^e - T_i^s$$

dans laquelle F_{ij} désigne le flux de matière ou d'énergie du compartiment j vers le compartiment i , z_i le flux d'entrée de matière ou d'énergie de l'extérieur du système vers le compartiment i , e_i (exportation de matière ou d'énergie) et r_i (dissipation par respiration), les flux de sorties du compartiment i vers l'extérieur du système. L'exemple de la boucle microbienne simplifiée (voir Fig. 3.6 du Chapitre 3 précédent) illustre ces différents flux. La figure 4.10 ci-dessous présente un schéma plus détaillé avec notamment les flux de dissipation par respiration.

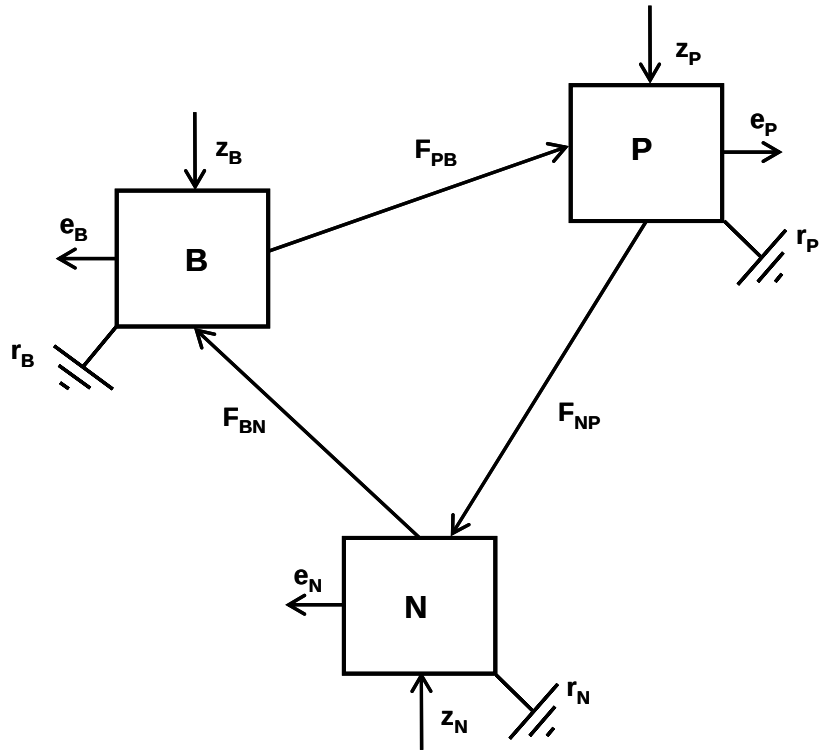


Fig. 4.10 Illustration des flux de matière et d'énergie dans une boucle microbienne simplifiée. F_{ij} désigne le flux du compartiment j vers le compartiment i ; z_i , le flux en provenance de l'extérieur du système vers le compartiment i ; e_i , le flux du compartiment i vers l'extérieur du système ; et r_i le flux de dissipation par respiration du compartiment i . Le stock de matière organique (N) est dégradé par les populations bactériennes (B), qui sont elles-mêmes consommées par des populations de protozoaires (P). Ces populations de protozoaires relarguent des matières organiques vers le stock N.

La dynamique de chaque stock B_i est décrite par la différence entre la somme des flux entrants T_i^e et la somme des flux sortants T_i^s , appelées *throughflows* dans la littérature, qui peuvent s'écrire :

$$T_i^e = \sum_{j=1}^n F_{ij} + z_i$$

et

$$T_i^s = \sum_{j=1}^n F_{ji} + y_i$$

(4.9)

avec $y_i = e_i + r_i$, la somme des flux du compartiment i sortant vers l'extérieur du système.

2.2 Throughflow analysis

La *throughflow analysis* est historiquement à la base des analyses entrée-sortie. A l'équilibre, la somme des flux entrants est égale à la somme des flux sortants, c.-à-d. $T_i^e = T_i^s = T_i^*$, et donc :

$$(T_i^e)^* = \sum_{j=1}^n F_{ji} + y_i$$

et

(4.10)

$$(T_i^s)^* = \sum_{j=1}^n F_{ij} + z_i$$

Dans cette approche, les éléments de deux matrices G et G' sont définis à partir de la matrice des flux F_{ij} du compartiment j vers le compartiment i , tels que à l'équilibre :

$$g_{ij} = \frac{F_{ji}}{T_j^e} = \frac{F_{ji}}{T_j^*}$$

et

(4.11)

$$g'_{ij} = \frac{F_{ij}}{T_j^s} = \frac{F_{ij}}{T_j^*}$$

Les éléments de la matrice G représentent la part de la production totale de la proie j qui est consommée par le prédateur i . Les éléments de la matrice G' représentent la quantité de la proie j dans le régime alimentaire du prédateur i . Dans le cas du système à trois compartiments illustré à la figure 4.10, en ne considérant pas l'identité des compartiments mais seulement la configuration des flux, la matrice G s'écrit :

$$G = \begin{bmatrix} 0 & \frac{F_{BN}}{T_B^*} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{F_{PB}}{T_P^*} \\ \frac{F_{NP}}{T_N^*} & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (4.12)$$

Pour ce même exemple, la matrice G' s'écrit :

$$G' = \begin{bmatrix} 0 & 0 & \frac{F_{NP}}{T_P^*} \\ \frac{F_{BN}}{T_N^*} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{F_{PB}}{T_B^*} & 0 \end{bmatrix} \quad (4.13)$$

Il est important de noter que l'orientation et les notations de ces différentes matrices varient entre les auteurs et peuvent être source de confusion. Ici, la notation est choisie pour essayer d'être le plus cohérent possible dans l'ensemble des chapitres. La matrice G est équivalente à la matrice G d'Ulanowicz (2004), et correspond à la transposée de la matrice G' de Fath & Patten (1999). La matrice G' est équivalente à la transposée de la matrice F d'Ulanowicz (2004) et correspond à la matrice G de Borrett, Whipple & Patten (2010).

Les équations (4.10) peuvent s'écrire sous la forme matricielle suivante, à l'équilibre :

$$T^* = GT^* + y \quad (4.14a)$$

et

$$T^* = G'T^* + z \quad (4.14b)$$

dans lesquelles T^* , y , et z sont des vecteurs colonnes. L'équation (4.14a) est le type d'équation utilisée par Wassily Leontief à l'origine des analyses entrée-sortie (Leontief 1936, Leontief 1951, Leontief 1966). A partir de ces équations, les expressions bien connues de l'analyse entrée-sortie peuvent s'obtenir :

$$T^* = (I - G)^{-1} y \quad (4.15a)$$

et

$$T^* = (I - G')^{-1} z \quad (4.15b)$$

dans lesquelles I désigne une matrice identité de même dimension que les matrices G et G' . Ces matrices inversées sont utilisées pour suivre la distribution d'une unité de flux sortant y (eqn 4.15a) ou de flux entrant z (eqn 4.15b) au travers du réseau de compartiments, à l'équilibre (Borrett, Whipple & Patten 2010).

De la même façon qu'en (2.41) (voir Chapitre 2), les inverses des matrices $(I - G)$ et $(I - G')$ peuvent être décomposés en des sommes infinies de puissances entières des matrices G et G' , c'est-à-dire :

$$G^0 + G^1 + G^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} G^m \rightarrow (I - G)^{-1} \quad (4.16a)$$

et

$$(G')^0 + (G')^1 + (G')^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} (G')^m \rightarrow (I - G')^{-1} \quad (4.16b)$$

Ces séries convergent s'il existe au moins une norme $\|G\| < 1$ et $\|G'\| < 1$. Beaucoup de travaux en analyse entrée-sortie utilisent l'interprétation graphique de ces séries convergentes afin de distinguer les effets directs et indirects d'une unité de flux sortant y (eqn 4.16a) ou de flux entrant z (eqn 4.16b) (Fath & Patten 1999, Ulanowicz 2004, Borrett, Whipple & Patten 2010). A la différence de l'interprétation graphique de l'inverse de la matrice de communauté (voir Chapitre 3 précédent), un nœud peut être traversé plusieurs fois au cours d'un même trajet de longueur m (Higashi & Patten 1989). Traditionnellement, les éléments à partir des puissances 2 dans les séries (4.16) sont interprétés comme des "effets indirects" (Borrett, Whipple & Patten 2010) mais la façon de compter et de distinguer les "effets directs" des "effets indirects" font débat (Wiegert & Kozłowski 1984, Higashi & Patten 1989, Pilette 1989).

2.3 Storage analysis

La *storage analysis* a été développée par Bernard Patten et son équipe (Fath & Patten 1999). Le raisonnement se fait aussi à l'équilibre $T_i^e = T_i^s = T_i^*$, mais en utilisant deux matrices S et S' dont les éléments hors-diagonaux et diagonaux sont définis respectivement selon :

$$s_{ij} = -\frac{F_{ji}}{B_j^*}$$

et

$$s'_{ij} = \frac{F_{ij}}{B_j^*} \quad (4.17)$$

$$s_{ii} = \frac{T_i^e}{B_i^*} = \frac{T_i^*}{B_i^*}$$

et

$$s'_{ii} = -\frac{T_i^s}{B_i^*} = -\frac{T_i^*}{B_i^*}$$

Dans le cas du système à trois compartiments illustré à la figure 4.10 précédente, en ne considérant pas l'identité des compartiments mais seulement la configuration des flux, la matrice S s'écrit donc :

$$S = \begin{bmatrix} \frac{T_N^*}{B_N^*} & -\frac{F_{BN}}{B_B^*} & 0 \\ 0 & \frac{T_B^*}{B_B^*} & -\frac{F_{PB}}{B_P^*} \\ -\frac{F_{NP}}{B_N^*} & 0 & \frac{T_P^*}{B_P^*} \end{bmatrix} \quad (4.18)$$

Pour ce même exemple, la matrice S' s'écrit :

$$S' = \begin{bmatrix} -\frac{T_N^*}{B_N^*} & 0 & \frac{F_{NP}}{B_P^*} \\ \frac{F_{BN}}{B_N^*} & -\frac{T_B^*}{B_B^*} & 0 \\ 0 & \frac{F_{PB}}{B_B^*} & -\frac{T_P^*}{B_P^*} \end{bmatrix} \quad (4.19)$$

A partir des équations (4.10), il est donc possible d'écrire sous forme matricielle :

$$(-S)B^* = y \quad (4.20a)$$

et

$$(-S')B^* = z \quad (4.20b)$$

dans lesquelles B^* , y , et z sont des vecteurs colonnes. Les éléments des matrices S et S' ont comme unité l'inverse d'un temps, c.-à-d. t^{-1} . La *storage analysis* travaille avec des matrices sans unité définies suivant :

$$S_{\text{adim}} = I + \Delta t S \quad (4.21a)$$

et

$$S'_{\text{adim}} = I + \Delta t S' \quad (4.21b)$$

En utilisant les matrices S_{adim} et S'_{adim} définies en (4.21), les équations (4.20) deviennent :

$$B^* = (I - S_{\text{adim}})^{-1} \Delta t y \quad (4.22a)$$

et

$$B^* = (I - S'_{\text{adim}})^{-1} \Delta t z \quad (4.22b)$$

Ces matrices inversées sont utilisées pour suivre la distribution, en termes de stocks, d'une unité de flux sortant y (eqn 4.22a) ou de flux entrant (eqn 4.22b) au travers du réseau de compartiments, à l'équilibre (Fath & Patten 1999).

De la même façon qu'en (4.16), les inverses des matrices $(I - S_{\text{adim}})$ et $(I - S'_{\text{adim}})$ peuvent être décomposés en des sommes infinies de puissances entières des matrices S_{adim} et S'_{adim} , c'est-à-dire :

$$(S_{\text{adim}})^0 + (S_{\text{adim}})^1 + (S_{\text{adim}})^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} (S_{\text{adim}})^m \rightarrow (I - S_{\text{adim}})^{-1} = (-\Delta t S)^{-1} \quad (4.23a)$$

et

$$(S'_{\text{adim}})^0 + (S'_{\text{adim}})^1 + (S'_{\text{adim}})^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} (S'_{\text{adim}})^m \rightarrow (I - S'_{\text{adim}})^{-1} = (-\Delta t S')^{-1} \quad (4.23b)$$

Ces séries convergent s'il existe au moins une norme $\|S_{\text{adim}}\| < 1$ et $\|S'_{\text{adim}}\| < 1$. Comme dans le cas de la *throughflow analysis*, ces séries convergentes sont traditionnellement interprétées en termes d'effets "directs" et d'effets "indirects" (Fath & Patten 1999). Ici, les matrices S , S_{adim} , S' , et S'_{adim} sont respectivement équivalentes à la transposée des matrices C' et P' et aux matrices C et P de Fath & Patten (1999).

2.4 Mixed Trophic Impacts et Utility Analysis

2.4.1 Définition d'effets positifs et négatifs

Les matrices des *mixed trophic impacts* (MTI) (Ulanowicz & Puccia 1990) et de l'*utility analysis* (Fath & Patten 1999) visent à prendre en compte les effets positifs et négatifs entre les compartiments sur la base des coefficients de la *throughflow analysis*. Les effets positifs directs d_{ij} du compartiment j sur le compartiment i dans le cas des *mixed trophic impacts* et d'_{ij} dans le cas de l'*utility analysis* sont définis par :

$$d_{ij} = \frac{F_{ij}}{\sum_k F_{ik}} \quad (4.24a)$$

et

$$d'_{ij} = \frac{F_{ij}}{T_i^e} = \frac{F_{ij}}{T_i^*} = g_{ji} \quad (4.24b)$$

dans lequel k représente les différentes proies du compartiment "prédateur" i . Les effets négatifs h_{ij} et h'_{ij} du compartiment j sur le compartiment i dans le cas respectivement des *mixed trophic impacts* et de l'*utility analysis* sont définis par :

$$h_{ij} = \frac{F_{ji}}{\sum_l F_{li}} \quad (4.25a)$$

et

$$h'_{ij} = \frac{F_{ji}}{T_i^s} = \frac{F_{ji}}{T_i^*} = g'_{ji} \quad (4.25b)$$

dans lequel l représente les différents prédateurs du compartiment i , en ne prenant pas en compte les détritus (Ulanowicz & Puccia 1990). A la différence des *mixed trophic impacts*, l'*utility analysis* prend donc en compte tous les flux, y compris les flux de respirations (Scharler & Fath 2009). A partir de ces effets positifs et négatifs, les éléments q_{ij} et q'_{ij} , du compartiment j sur le compartiment i , des matrices d'effets directs "nets" Q et Q' peuvent être calculés dans les deux approches suivant :

$$\begin{aligned} q_{ij} &= d_{ij} - h_{ij} \\ &= \frac{F_{ij}}{\sum_k F_{ik}} - \frac{F_{ji}}{\sum_l F_{li}} \end{aligned} \quad (4.26a)$$

et

$$\begin{aligned} q'_{ij} &= d'_{ij} - h'_{ij} \\ &= \frac{F_{ij}}{T_i^e} - \frac{F_{ji}}{T_i^s} = \frac{F_{ij} - F_{ji}}{T_i^*} \end{aligned} \quad (4.26b)$$

Par conséquent, les plages de valeurs potentielles pour les éléments des matrices Q et Q' sont respectivement : $-1 \leq q_{ij} \leq 1$, et $-1 < q'_{ij} \leq 1$, du fait de la prise en compte des flux respiratoires dans le cas de l'*utility analysis* (Scharler & Fath 2009). La matrice Q est ici équivalente à la transposée de la matrice Q d'Ulanowicz & Puccia (1990), et la matrice Q' correspond à la matrice D de Fath & Patten (1999). De la même façon que pour les séries convergentes décrites en (4.16) et (4.23), les matrices M et M' , respectivement pour les *mixed trophic*

impacts et l'*utility analysis*, prenant en compte les effets "directs" et "indirects" sont calculées par :

$$M = Q^1 + Q^2 + Q^3 + \dots = \sum_{r=1}^{\infty} Q^r \rightarrow (I - Q)^{-1} - I \quad (4.27a)$$

et

$$M' = (Q')^0 + (Q')^1 + (Q')^2 + \dots = \sum_{r=0}^{\infty} (Q')^r \rightarrow (I - (Q'))^{-1} \quad (4.27b)$$

Ces séries convergent s'il existe au moins une norme $\|Q\| < 1$ et $\|Q'\| < 1$. A la différence de l'*utility analysis*, les *mixed trophic impacts* ne prennent pas en compte l'unité initiale de flux entrant $Q^0 = I$ (Ulanowicz & Puccia 1990, Scharler & Fath 2009). Dans ce travail, la matrice M est équivalente à la transposée de la matrice M d'Ulanowicz & Puccia (1990) et la matrice M' correspond à la matrice U de Fath & Patten (1999).

Les matrices Q des *mixed trophic impacts* sont construites en suivant (4.26a) à partir des modèles Ecopath (Christensen & Pauly 1992, Christensen & Walters 2004) des trois estuaires français de la Seine (Rybarczyk & Elkaim 2003), de la Loire (Lobry, non publié) et de la Gironde (Lobry *et al.* 2008). Les répartitions du nombre d'interactions en fonction de leurs intensités, dans ces trois matrices Q, sont présentées aux figures 4.11, 4.12, et 4.13 ci-dessous.

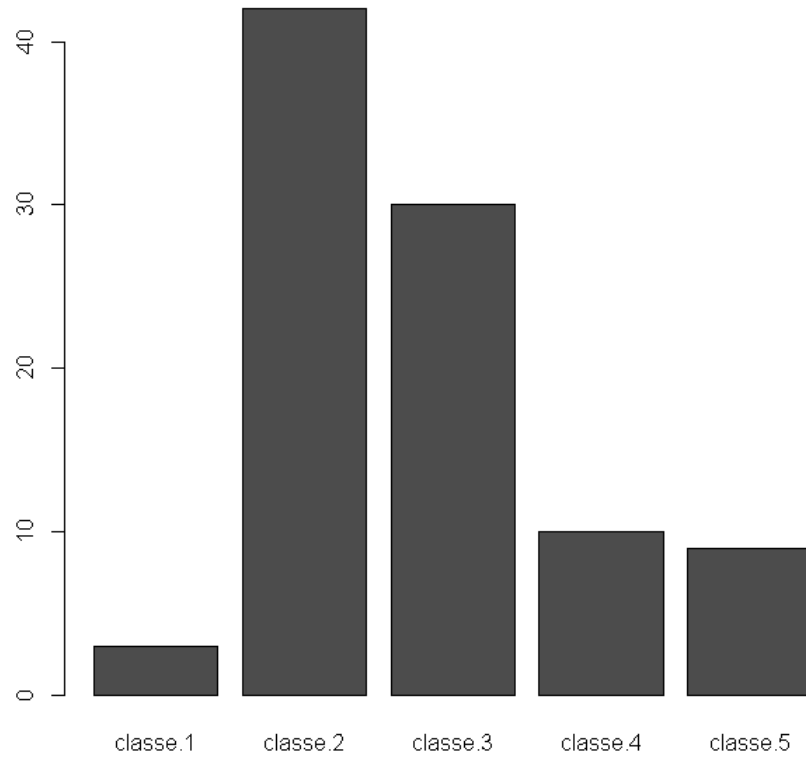


Fig. 4.11 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|q_{ij}|$ dans la matrice Q du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine. Les classes 1, 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $0 < |q_{ij}| \leq 10^{-3}$, $10^{-3} < |q_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |q_{ij}| \leq 0.5$, $0.5 < |q_{ij}| \leq 0.75$, et $0.75 < |q_{ij}| \leq 1$.

Sur les 94 éléments non-nuls de la matrice Q du modèle considéré ici du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, 48% ont une intensité inférieure à 0.1 en valeur absolue, 42 %, une valeur comprise entre 0.1 et 0.75, et 10% des interactions directes ont une valeur supérieure à 0.75 (voir Fig. 4.11).

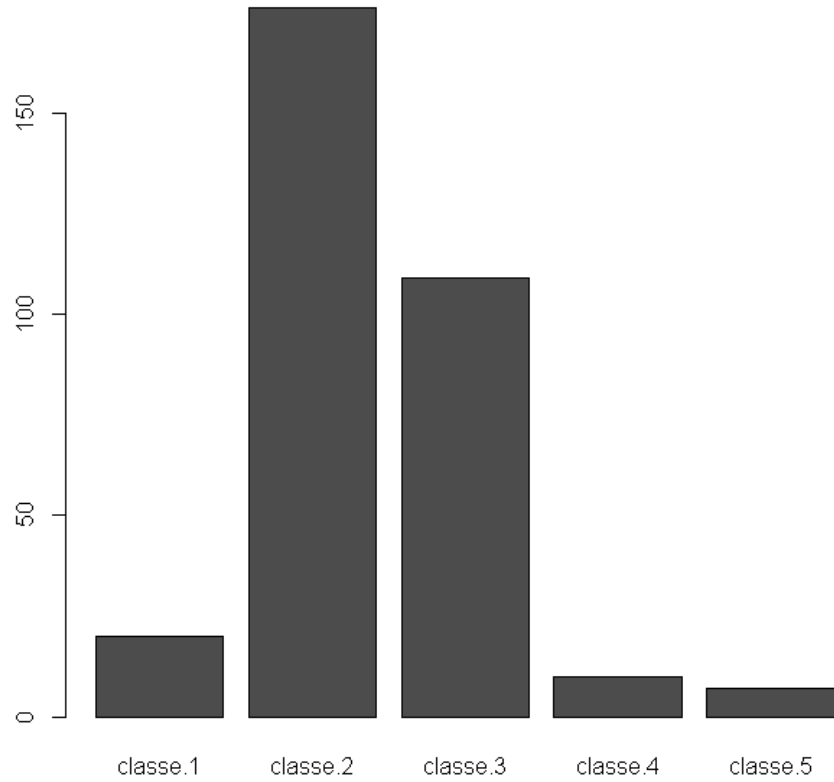


Fig. 4.12 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|q_{ij}|$ dans la matrice Q du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire. Les classes 1, 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $0 < |q_{ij}| \leq 10^{-3}$, $10^{-3} < |q_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |q_{ij}| \leq 0.5$, $0.5 < |q_{ij}| \leq 0.75$, et $0.75 < |q_{ij}| \leq 1$.

Dans le cas de la matrice Q du modèle considéré ici, 61% des 322 interactions directes ont une magnitude inférieure à 0.1 en valeur absolue, 37%, une magnitude comprise entre 0.1 et 0.75, et 2%, une intensité supérieure à 0.75 (voir Fig. 4.12).

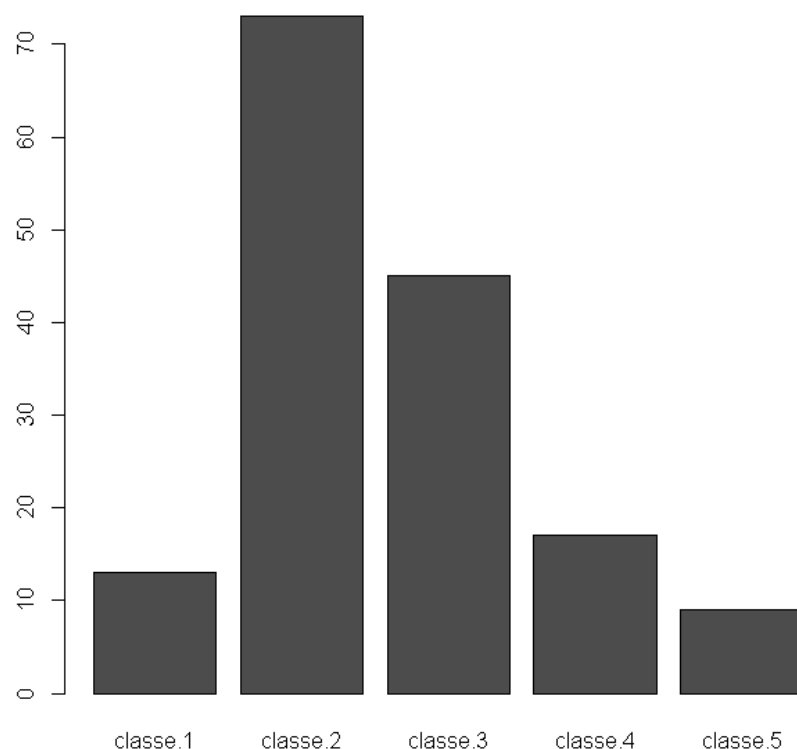


Fig. 4.13 Répartition du nombre d'interactions en fonction de leur intensité en valeur absolue $|q_{ij}|$ dans la matrice Q du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Les classes 1, 2, 3, 4, et 5 désignent les interactions dont les intensités sont respectivement comprises entre $0 < |q_{ij}| \leq 10^{-3}$, $10^{-3} < |q_{ij}| \leq 0.1$, $0.1 < |q_{ij}| \leq 0.5$, $0.5 < |q_{ij}| \leq 0.75$, et $0.75 < |q_{ij}| \leq 1$.

Sur les 157 éléments non-nuls de la matrice Q du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, 55% ont une intensité inférieure à 0.1 en valeur absolue, 39 %, une valeur comprise entre 0.1 et 0.75, et 6% des interactions directes ont une valeur supérieure à 0.75 (voir Fig. 4.13).

Comme ce qui est généralement observé pour les matrices Jacobiennes de modèles de réseaux trophiques, les interactions directes de faible intensité sont majoritaires en nombre dans ces autres types de matrices considérées ici.

2.4.2 Exploration des incertitudes sur le signe des éléments des matrices MTI

Pour les trois matrices Q construites, les déterminants des matrices $(I - Q)$ sont différents de zéro, et les matrices M des *mixed trophic impacts* peuvent donc être calculées selon (4.27a) (voir Fig. 4.14, 4.15, et 4.16 ci-dessous).

Le chapitre précédent a montré que les *weighted-predictions* sont égales ou très proches de zéro pour tous les éléments de matrice inverses dans ce type de configurations et ceci pour les trois modèles de l'estuaire de la Seine, de la Loire, et de la Gironde (voir Chapitre 3). Pour chaque interaction, il y a donc environ autant de *complementary feedback cycles* positifs que négatifs. Le signe de l'élément de l'inverse $(I - Q)$ correspondant dépend de la magnitude de ces différents *feedback cycles*, et par conséquent, il est possible de dire avec certitude que des variations de la valeur des éléments de ces matrices Q peuvent même changer le signe des éléments des matrices inversées $(I - Q)^{-1}$. La question posée ici est d'évaluer comment se comporte le signe des éléments de ces matrices sur la plage de valeurs potentielles des éléments de la matrice Q , c.-à-d. $-1 \leq q_{ij} \leq 1$, et plus particulièrement pour de petites variations ΔQ autour des valeurs des matrices Q estimées au paragraphe précédent.

Comme précédemment dans le cas de la matrice de communauté, pour de petites variations infinitésimales et indépendantes δQ des valeurs des éléments de la matrice des *mixed trophic impacts* Q , le produit $cond_{mti} = \|I - Q\|_2 \|(I - Q)^{-1}\|_2$ grand, c.-à-d. éloigné de 1, indique que les variations des éléments de la matrice inversée $\|(I - (Q + \delta Q))^{-1} - (I - Q)^{-1}\|$ peuvent être grandes même lorsque $\|\delta Q\|$ est petit.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	-0.1302	0.0607	0.1303	0.0672	0.022	-0.0291	0.0875	-0.0387	-0.0663	-0.0568	0.0056	-0.0021	0.0114	0.0592	-0.1249
2	-9e-04	-0.043	-9e-04	-0.0019	0.0029	0.0017	-0.0118	0.053	0.0407	0.042	0.0241	0.0087	0.0226	0.0437	-1e-04
3	-0.4478	0.2167	-0.5519	0.2328	0.0732	-0.1024	0.3095	-0.1967	-0.2175	-0.2401	0.0167	-0.0169	0.0351	0.2152	-0.4294
4	0.1069	0.0356	-0.107	-0.2092	0.1432	0.1798	0.0501	0.0383	0.0371	0.0231	0.0846	0.1344	0.1058	0.0358	0.0986
5	0.2549	0.1186	-0.255	-0.1456	0.0284	0.0798	-0.304	0.1118	0.1238	0.0989	0.0012	0.2343	-0.0126	0.1182	0.2399
6	-0.0619	0.0235	0.062	0.7494	0.1313	-0.1342	0.2471	0.0195	-0.018	-0.0608	0.0386	0.2263	0.0605	0.0232	-0.0579
7	-0.1231	0.0605	0.1232	0.5004	0.6784	-0.5957	0.2753	-0.0576	-0.0657	-0.0347	0.0225	-0.2217	0.0413	0.0603	-0.1159
8	-1e-04	0.0732	-1e-04	0.0035	0.0023	-0.0058	0.01	0.1124	0.1001	-0.0348	0.0341	-0.0208	0.0429	0.1297	-0.001
9	0.003	0.3908	-0.0029	0.0097	0.0057	-0.0195	0.0125	-0.3382	-0.3088	-0.2833	0.2517	-0.0639	0.2083	0.3423	-0.0062
10	0.0079	-0.044	-0.008	-0.0371	0.0458	0.0434	-0.1749	0.0638	-0.088	-0.0543	0.0015	0.2024	0.0141	0.0344	0.0065
11	0.0029	0.0297	-0.0029	0.0011	0.0104	-0.0026	-0.0391	0.0134	-0.0365	-0.0138	0.0184	-0.0043	-0.0166	0.0286	0.0034
12	0.0383	0.0129	-0.0383	-0.1871	0.2301	0.2523	-0.8732	0.0286	0.0351	-0.1358	-0.009	0.0263	0.0185	0.0143	0.0361
13	0.0082	0.0796	-0.0082	0.0025	0.0295	-0.0101	-0.1095	0.0526	-0.0867	-0.0777	0.0484	-0.0211	-0.0448	0.0778	0.0096
14	-0.0071	0.356	0.0072	0.0146	0.0234	-0.0141	0.0967	0.4124	-0.3444	-0.3418	0.1998	-0.0708	-0.1867	0.3593	8e-04
15	-0.2405	0.3363	0.2405	0.1321	0.2794	0.3016	-0.0415	0.3047	0.3447	0.338	0.2863	0.2563	0.2789	0.3347	-0.2423

Fig. 4.14 Représentation de la matrice M des *mixed trophic impacts* pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine. Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Phytoplancton, 2 : Phytobenthos, 3 : Zooplancton, 4 : *Neomysis integer*, 5 : *Palaemon longirostris*, 6 : *Crangon crangon*, 7 : *Pomatoschistus microps*, 8 : Suspensivores benthiques, 9 : Dépositivores benthiques, 10 : Prédateurs omnivores et benthiques, 11 : *Platichthys flesus*, 12 : *Dicentrarchus labrax*, 13 : Poissons (autres), 14 : Oiseaux, 15 : Détritus et POM.

En ce qui concerne le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, $cond_{mti}^{Seine} = 6,5$. Par conséquent, pour cette matrice, de petites variations indépendantes et infinitésimales des valeurs des éléments de la matrice Q peuvent induire des variations non négligeables des valeurs de sa matrice inversée.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1	0.14	0.14	0.13	0.17	0.24	0.08	0.17	0.14	0.04	0.05	0.03	0.06	0.11	0.08	0.02	0.06	0.05	0.27	0.09	0.09	0.62	0.2	0.15	-0.14	0.05	0.05
2	-0.6	-0.36	-0.27	-0.44	-0.48	-0.18	-0.39	-0.39	-0.06	0.17	0.04	-0.17	0.39	-0.11	-0.01	-0.27	-0.16	-0.26	-0.11	0	-0.52	-0.22	-0.36	-0.59	-0.14	0.07
3	0.43	-0.49	0.09	0.31	0.32	0.13	0.28	0.24	0.16	-0.03	0.1	0.12	-0.28	0.06	0.06	0.14	0.14	0.23	0.1	0.03	0.37	0.15	0.26	0.41	0.15	0.06
4	0	-0.01	0.02	-0.06	-0.03	0.09	-0.02	-0.01	-0.04	-0.02	-0.02	0.06	-0.01	0.05	0	0	0.01	0.2	0.05	0.04	0.06	0.14	0.2	0	0	-0.02
5	-0.01	0.01	-0.02	0.11	0.09	0.08	-0.06	-0.05	-0.01	0.01	0.01	0.11	0.06	0.12	0.01	-0.05	0.12	0.09	0.07	0.05	0.04	0.11	0.11	-0.01	0.05	0.01
6	0.01	-0.01	0.02	-0.1	0.03	-0.48	0.03	-0.02	-0.02	0	0	-0.02	0	-0.02	0	0.01	-0.01	-0.02	0.01	-0.01	-0.01	-0.03	-0.04	0.01	-0.01	0.01
7	-0.01	0.01	-0.02	0.07	0.06	0.07	-0.06	0.05	0.01	-0.02	-0.01	0.05	0.01	0.07	0.01	-0.02	0.03	0.01	0.06	0.02	0.05	0.15	0.15	-0.01	0.02	0
8	-0.04	0.05	-0.1	-0.07	0.09	0.05	-0.31	-0.19	0.13	-0.02	-0.03	0.03	0	0.03	0.02	-0.09	0.08	-0.07	0.07	0	0	0.08	0.13	-0.04	0.06	0.03
9	-0.21	0.24	-0.56	0.19	0.31	-0.05	-0.17	-0.39	-0.23	0.04	0.15	-0.05	0.03	0.04	0	-0.25	-0.18	-0.05	-0.05	-0.02	-0.16	-0.06	-0.09	-0.21	0.13	0.31
10	-0.02	0.02	-0.06	0.02	0.03	-0.01	-0.01	-0.01	-0.03	-0.03	0.06	0.01	-0.05	-0.05	0.04	-0.02	0.04	-0.09	0.1	0.09	-0.02	-0.01	-0.02	-0.02	0	0.13
11	0	0	0	0.01	0	0	0	0	-0.02	-0.12	-0.13	-0.01	-0.21	-0.02	0.02	-0.01	0.03	-0.03	0.01	-0.01	0	0	0	0	0	0.35
12	0.05	-0.06	0.14	0.18	0.12	-0.05	-0.05	-0.01	-0.18	-0.24	-0.03	-0.07	-0.02	-0.07	-0.01	0.05	-0.06	-0.03	-0.01	0.05	0	-0.09	-0.11	0.05	-0.01	-0.1
13	-0.02	0.02	-0.08	0	-0.02	-0.01	-0.01	-0.01	0	-0.01	0	0	-0.04	-0.06	0.05	-0.01	-0.01	-0.03	0.09	0.19	-0.02	0	-0.01	-0.02	-0.01	0.12
14	0.04	-0.05	0.07	0.17	0.12	-0.06	-0.1	-0.01	-0.18	-0.06	-0.05	-0.35	-0.03	-0.09	0.01	0.09	0	-0.07	-0.01	0.04	-0.01	-0.09	-0.11	0.04	-0.07	-0.09
15	-0.03	0.03	-0.03	0.14	0.11	0.02	0.08	0	0.13	0	-0.2	0.1	-0.41	-0.56	-0.24	-0.13	0	-0.22	0.01	-0.07	0.01	0.07	0.09	-0.03	0.04	-0.1
16	0.04	-0.05	0.01	0.04	0.05	0.02	0.03	0.03	0.01	0.01	0.04	-0.04	-0.03	0.02	-0.02	-0.08	-0.09	0.08	0.05	0.04	0.04	0.02	0.03	0.04	0.12	0.02
17	0	0	0.01	0	-0.04	-0.01	0	-0.02	-0.06	-0.06	-0.26	-0.15	0.15	0.08	-0.14	-0.2	-0.28	-0.38	0.02	-0.01	-0.01	-0.02	-0.02	0	0.24	-0.13
18	0	0	-0.01	-0.03	-0.01	0	0	0	0	-0.01	-0.01	0	0	-0.01	0.01	0	0.01	-0.02	0.02	0.15	0	-0.01	-0.01	0	0	-0.01
19	0	0	0	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	0	-0.01	0	0.04	-0.01	0.04	0.05	-0.2	0.01	-0.01	0.03	-0.01	-0.01	0	-0.01	-0.01	0	-0.01	0.02
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0.01	0	0	-0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	-0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	-0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	-0.17	0.17	0.26	0.29	0.23	0.11	0.25	0.24	0.16	0.13	0.13	0.12	0.11	0.18	0.08	0.36	0.12	0.06	0.17	0.12	-0.04	0.21	0.24	-0.18	0.17	0.14
25	-0.02	0.02	-0.01	0.01	0.04	0.02	-0.01	0.04	0	0.16	0.32	-0.31	0.09	0.17	-0.22	-0.55	-0.58	0.43	-0.06	-0.02	-0.01	0.02	0.02	-0.02	-0.36	0.18
26	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.01	-0.19	0	-0.04	0.01	-0.01	0.01	0	0.01	-0.01	-0.02	0	0	0	0	0	-0.09

Fig. 4.15 Représentation de la matrice M des *mixed trophic impacts* pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire. Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les éléments dont la valeur est inférieure à 0.01 en valeur absolue sont notés 0. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Producteurs primaires, 2 : Copépodes, 3 : Mysidacés, 4 : Mollusques, 5 : Crustacés déposivores et suspensivores, 6 : Crustacés prédateurs, 7 : Annélides déposivores et suspensivores, 8 : Annélides prédateurs, 9 : Crevettes, 10 : Gobies, 11 : Eperlan, 12 : Sole, 13 : Petits pélagiques, 14 : Flets, 15 : Prédateurs marins, 16 : Mulets, 17 : Anguilles, 18 : Poissons d'eau douce, 19 : Laridés, 20 : Grands cormorans, 21 : Anatidés herbivores, 22 : Anatidés "benthivores", 23 : Limicoles, 24 : Détritux, 25 : pêcheries, 26 : centrale électrique de Cordemais.

Dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire avec les compartiments pêcheries et la centrale électrique de Cordemais (voir Lobry, non publié), $cond_{mti}^{Loire} = 7$. Par conséquent, pour cette matrice également, de petites variations indépendantes et infinitésimales des valeurs des éléments de la matrice Q peuvent induire des variations conséquentes des valeurs de sa matrice inversée.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	-0.129	0.077	0.215	0.169	0.017	0.181	0.12	0.171	0.065	0.065	0.031	0.052	0.166	-0.009	0.109	0.076	0.098	-0.103	0.066	0.069
2	-0.231	-0.488	-0.298	0.231	-0.122	-0.14	-0.003	-0.075	-0.012	0.111	-0.103	-0.007	-0.108	0.253	-0.107	0.042	-0.088	-0.28	-0.031	0.081
3	-0.019	0.062	-0.182	-0.1	-0.023	-0.006	-0.128	-0.017	-0.052	0.17	-0.054	0.074	-0.004	-0.072	0.048	0.15	0.026	-0.045	-0.015	0.11
4	0.047	-0.502	0.193	-0.318	0.095	0.071	0.081	0.146	0.034	-0.09	0.022	0.036	0.062	-0.277	0.061	-0.02	0.04	0.23	0.044	-0.058
5	-0.008	-0.014	-0.009	-0.007	-0.277	-0.001	-0.005	-0.003	-0.003	-0.006	0.005	-0.003	-0.003	0.184	-0.001	-0.012	0	-0.028	-0.002	0.008
6	-0.111	-0.034	-0.077	-0.081	-0.257	-0.488	0.027	0.382	0.148	-0.02	-0.035	-0.004	0.415	-0.073	0.199	-0.027	0.244	-0.084	0.015	-0.024
7	-0.006	0.254	-0.152	-0.338	-0.008	-0.11	-0.184	-0.074	0.217	-0.046	-0.23	0.178	-0.001	0.061	0.056	0.112	-0.141	-0.102	0.237	0.12
8	0	0.002	0.004	-0.003	0.001	-0.003	0.002	-0.003	0	0.002	-0.001	0.001	-0.002	0.004	0	-0.007	-0.001	-0.001	0.001	-0.002
9	0	-0.003	0.011	0.004	0.001	-0.001	-0.012	-0.001	-0.068	0.019	0.01	-0.058	-0.002	-0.001	-0.046	-0.013	-0.826	0.001	0.051	0
10	0.001	0.019	-0.067	-0.025	0	-0.007	0.041	-0.013	0.002	-0.187	-0.033	0.043	0.005	-0.201	-0.037	-0.138	0.003	-0.006	0.019	0.214
11	0.004	0	-0.019	0.001	0.002	-0.013	0	-0.009	-0.167	0.026	-0.022	-0.095	-0.008	-0.02	0.071	0.028	0.139	0.002	0.17	0.02
12	-0.005	-0.004	0.137	0.004	-0.006	0.014	-0.014	0.002	-0.208	-0.206	-0.487	-0.26	-0.006	0.138	-0.578	-0.176	0.185	-0.003	0.165	-0.143
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0.004	0.021	-0.006	-0.003	-0.002	0.013	-0.003	0.002	-0.022	-0.004	0.002	-0.002	-0.064	0.006	-0.025	-0.002	-0.002	0.004	0.066
15	0.003	-0.015	-0.008	0.023	0.006	-0.003	-0.042	-0.003	0	-0.011	-0.017	0.019	-0.008	0.006	-0.037	-0.018	-0.01	0.009	0.021	-0.016
16	0.01	-0.103	0.402	0.148	0.008	0.052	-0.338	0.073	-0.054	-0.209	0.115	-0.034	0.052	-0.257	-0.095	-0.314	0.05	0.053	-0.101	0.18
17	0	0	0.001	0	0	-0.001	0	-0.001	0.009	0	0	-0.001	-0.001	0.001	-0.001	-0.001	-0.061	0	0	0
18	-0.214	0.339	0.211	0.053	0.275	0.137	0.162	0.127	0.011	0.17	0.386	0.033	0.139	0.17	0.121	0.13	0.122	-0.263	0.145	0.151
19	0.003	0.003	-0.135	-0.003	0.004	-0.005	0.011	0.005	-0.654	0.177	0.051	-0.645	0.013	-0.13	0.513	0.176	0.584	0.002	-0.299	0.133
20	-0.005	0.045	0.23	-0.06	-0.001	-0.022	0.144	-0.03	0.024	-0.245	-0.041	0.027	-0.028	-0.703	0.063	-0.283	-0.025	-0.023	0.04	-0.265

Fig. 4.16 Représentation de la matrice M des *mixed trophic impacts* pour le modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde. Les interactions positives sont en vert, et les interactions négatives en rouge. Les éléments dont la valeur est inférieure à 0.001 en valeur absolue sont notés 0. Les lignes et les colonnes correspondent aux taxons suivants, 1 : Producteurs primaires, 2 : Copépodes, 3 : Suprabenthos, 4 : Mysidacés, 5 : Méiobenthos, 6 : Macrobenthos, 7 : Crevettes, 8 : Esturgeons, 9 : Anguilles, 10 : Petits pélagiques, 11 : Mulets, 12 : Prédateurs marins, 13 : Grands pélagiques, 14 : Syngnathes, 15 : Poissons plats, 16 : Gobies, 17 : Poissons d'eau douce, 18 : Détritrus, 19 : Pêcheries, 20 : CNPE du Blayais.

Dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde avec les compartiments pêcheries et la centrale nucléaire du Blayais (voir Lobry *et al.* 2008), $cond_{mti}^{Gironde} = 5$. Par conséquent, pour cette matrice encore, de petites variations indépendantes et infinitésimales

des valeurs des éléments de la matrice Q peuvent induire des variations non négligeables des valeurs de sa matrice inversée.

Une première exploration des incertitudes sur le signe des éléments de la matrice M des *mixed trophic impacts*, pour de petites variations des valeurs des éléments de la matrice Q , peut être réalisée en utilisant la méthode par tirages aléatoires développée précédemment. Cette approche permet d'avoir une première idée des conséquences de variations des valeurs de la matrice Q sur les patrons de signes de la matrice M . Comme dans le cas de la matrice Jacobienne, pour une interaction donnée, dans le cas où 100 % des n éléments correspondants sont du même signe que celui de $M = (I - Q)^{-1} - I$, il n'est pas possible de conclure avec certitude puisqu'il s'agit d'une exploration incomplète des plages de valeurs potentielles.

Un exemple de résultats pour des jeux de tirages aléatoires de $n = 10\,000$ est présenté dans le tableau ci-dessous pour les trois matrices Q des modèles de la Seine (S), de la Loire (L), et de la Gironde (G) (voir Tab. 4.3).

Tab. 4.3 Exemple de résultats en termes de pourcentage d'interactions de la matrice M dont le signe d'au moins une matrice tirée change par rapport à la matrice de référence, pour des jeux de tirages aléatoires ($n=10\,000$ tirages par jeu) dans les cas des modèles de réseaux trophiques de l'estuaire de la Seine (S), de la Loire (L), et de la Gironde (G). A : intervalles de même taille pour toutes les interactions, ici ± 0.01 , ± 0.1 , ± 0.2 , ± 0.3 , ± 0.4 . B : intervalles de taille différente, ici $\pm 1\%$, $\pm 10\%$, $\pm 20\%$, $\pm 30\%$, $\pm 40\%$ de la valeur de chaque interaction. Les résultats plus détaillés, qui sont présentés dans les figures 4.17, 4.18, et 4.19, sont signalés par le signe *.

		0.01	0.1	0.2	0.3	0.4
% d'interactions de la matrice M dont le signe d'au moins une matrice change par rapport à la matrice de référence	A	S : 13.3	S : 65.8 *	S : 81.3	S : 92.0	S : 99.6
		L : 30.8	L : 80.3 *	L : 94.1	L : 98.4	L : 98.8
		G : 30.5	G : 68.5 *	G : 86.3	G : 93.5	G : 97.0
	B	S : 0.9	S : 13.8	S : 35.1	S : 54.7	S : 61.3
		L : 1.3	L : 14.6	L : 29.3	L : 45.4	L : 58.3
		G : 1.5	G : 15.5	G : 28.0	G : 42.3	G : 56.3

Ces résultats montrent nettement une sensibilité du signe des éléments de la matrice M même à de petites variations de la magnitude des éléments de la matrice Q, et ceci pour les matrices considérées sur les trois estuaires de la Seine, de la Loire, et de la Gironde. Des exemples de résultats détaillés pour les différentes interactions, dans le cas de trois jeux de tirages aléatoires ($n=10\,000$), sont présentés ci-dessous (Fig. 4.17, 4.18, 4.19, et Tab. 4.3).

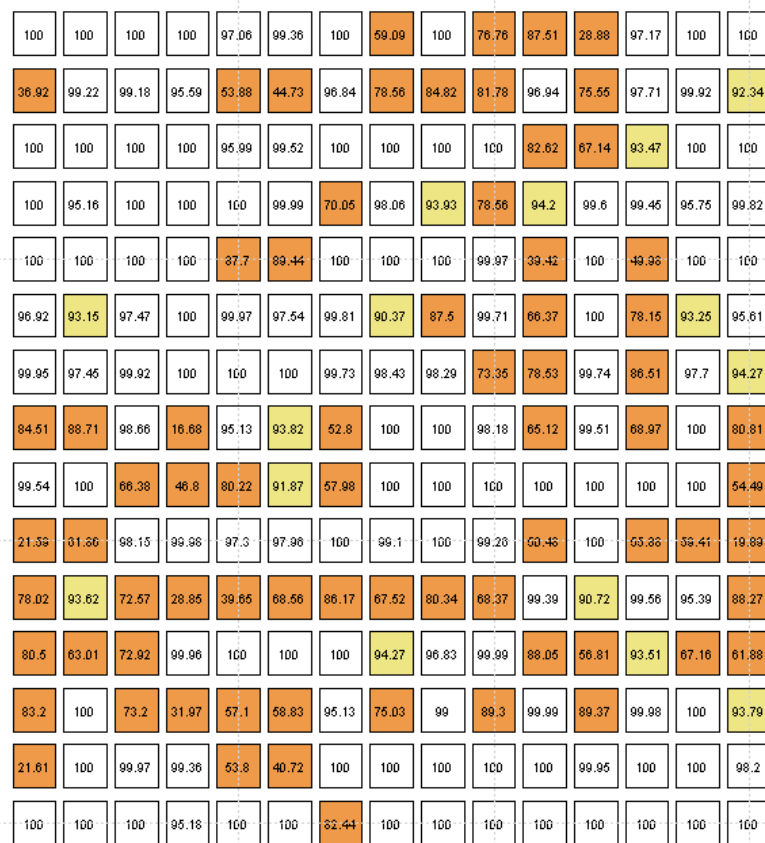


Fig. 4.17 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice M de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine (voir Fig. 4.14), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice M du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, près de 66% des 225 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.3). Par exemple, dans plus de 71% des 10 000 matrices calculées dans ce jeu de tirages aléatoires, le signe de l'interaction de la population de bars communs *Dicentrarchus labrax* sur les populations de phytoplancton est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice M de référence (voir Fig. 4.17).

100	98.27	99.9	99.72	100	100	99.23	98.61	16.35	81.70	77.94	94.6	98.47	94.5	96.15	81.79	98.71	100	100	100	100	100	100	100	100	97.94	75.25
100	100	100	100	100	100	100	100	50.81	99.69	96.45	97.45	100	79.07	70.33	100	100	99.89	99.74	94.84	100	99.8	100	100	100	100	99.38
100	100	96.44	100	100	100	100	100	90.69	74.73	76.7	97.4	100	72.83	91.01	98.02	100	99.19	99.91	85.24	100	98.49	100	100	100	100	57.11
19.41	99.97	73.82	100	99.97	100	99.8	99.59	100	51.01	100	73.26	99.05	63.6	71.96	11.35	95.58	100	96.5	93.64	77.76	99.94	100	90.61	80.3	100	
76.72	1.59	86.84	100	100	99.99	100	99.99	74.71	14.34	50.25	97.25	73.98	97.75	62.12	99.92	99.98	57.43	97.53	97.90	74.23	98.28	97.52	86.13	98.03	41.65	
99.7	77.02	99.81	100	70.8	100	88.17	73.57	89.89	46.56	77.35	88.36	88.35	99.51	25.56	99.79	96.66	99.65	78.89	99.08	79.91	99.99	100	99.82	99.46	91.81	
90.6	24.77	94.21	100	100	98.94	100	85.07	53.8	48.82	99.12	71.2	61.45	72.41	73.74	99.78	78.52	48.65	97.89	83.88	77.99	99.97	99.98	90.73	80.14	36.06	
92.78	98.53	99.99	100	100	96.59	100	100	99.92	4.69	90.15	156.7	31.36	136.4	3780.66	100	96.69	96.71	87.09	46.66	58.37	89.66	99.64	97.19	100	91	
100	100	100	100	100	80.61	99.41	100	100	95.79	99.2	75.7	67.5	80.44	37.8	100	100	47.27	78.27	76.52	96.54	66.41	76.47	100	100	100	
17.07	37.05	72.15	85.55	84.34	99.8	81.3	76.81	99.95	99.99	72.79	61.55	97.72	71.12	70.26	75.31	55.10	50.07	91.13	90.72	64.91	99.33	99.3	75.53	27.66	90.09	
24.49	31.88	48.61	93.02	49.64	66.61	41.31	48.76	98.49	100	100	96.37	100	82.83	63.89	89.16	57.66	79.22	67.11	48.97	36.12	34.43	37.34	59.83	37.55	100	
99.67	93.89	77.79	100	98.41	99.97	77.02	46.98	100	100	99.63	99.75	74.81	76.42	56.74	84.2	99.14	76.45	63.55	76.51	49.74	99.98	99.99	87.5	55.84	100	
33.45	1.57	93.94	93.05	84.45	95.61	79.13	92.54	21.5	96.06	46.6	14.94	97.22	22.99	23.74	3383.57	99.13	93.05	90.58	100	51.12	90.57	88.28	92.09	98.57	99.91	
96.48	81.65	33.14	99.93	97.57	99.99	94.12	47.96	100	81.22	94.36	100	77.22	99.74	51.76	98.65	89.2	92.62	56.47	72.01	59.4	99.98	100	82.03	93.63	99.98	
67.76	1.12	738.44	99.24	98.85	97.41	95.3	55.17	99.96	93.77	100	97.28	100	100	99.87	52.72	100	48.03	67.5	69.12	100	99.99	76.5	90	99.91		
58.04	99.94	58.37	90.09	90.88	82.92	81.05	84.96	47.52	51.84	85.4	98.99	98.72	29.61	57.27	100	100	98.89	94.55	89.06	66.96	62.39	87.93	77.69	100	59.31	
53.76	93.51	47.77	95.52	74.41	72.5	84.93	71.36	78.97	72.49	100	100	100	99.98	100	100	100	51.04	59.6	72.37	79.85	91.48	77.37	100	100		
70.7	23.58	4.59	84.82	77.79	98.48	75.71	81.36	83.49	99.95	99.98	97.16	85.39	99.06	56.41	75.55	77.66	99.91	73.63	100	83.84	99.19	97.83	155	19.35	100	
82.35	72.09	66.25	88.88	71.14	97.11	68.44	31.88	82.87	28.07	52.82	81.02	72.8	74.02	100	55.04	99.26	50.38	96.48	87.21	84.79	93.43	92.81	96.37	99.93	48.86	
7.41	9.25	51.62	8.31	7.53	99.61	11.22	80.79	1.19	29.18	51	74.34	54.8	40.27	94.83	10	90.23	97.19	97.02	98.99	99.04	2.37	2.89	90.90	98.25	35.33	
14.73	98.52	96.74	94.58	84.15	99.93	76.57	79.83	97.51	104.87	77.04	93.11	87.54	98.56	82.82	99.74	75.25	96.86	99.76	98.2	97.78	99.94	99.94	100	99.97	96.02	
46.72	99.99	99.42	94.59	60.44	85.46	58.86	59.73	96.88	8.17	86.68	68.38	99.45	92.48	72.4	99.99	97.98	73.75	90.77	27.84	63.96	1887.48	100	86.4	99.24		
99.91	93.17	99.98	78.45	73.85	99.73	70.45	74.3	97.77	45.5	73.15	90.59	68.8	97.97	74.84	100	67.8	80.49	98.9	89.08	66.33	99.74	99.76	99.99	99.99	94.65	
100	98.84	100	100	100	100	100	99.49	98.21	97.92	96.23	95.29	98.74	99.34	100	99.82	95.44	100	100	86.7	100	100	100	100	100	99.99	
80.95	57.72	36.56	27.71	83.56	98.14	45.72	81.61	70.3	99.96	100	100	99.73	100	100	100	100	82.77	64.71	45.21	80.65	88.03	34	100	100		
54.13	80.79	98.42	40.07	96.88	98.23	93.63	98.59	80.34	22.72	100	96.39	76.16	91.51	69.73	99.7	29.22	85.87	90.42	94.96	72.54	94.39	95.83	95.63	94.84	100	

Fig. 4.18 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice M de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire (voir Fig. 4.15), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice M du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Loire, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, plus de 80% des 676 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.3). Par exemple, dans près de 50% des 10 000 matrices calculées dans le jeu de tirages aléatoires considéré, le signe de l'interaction des populations de crevettes sur les populations de copépodes est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice M de référence (voir Fig. 4.18).

100	95.74	100	100	61.88	100	99.18	100	99.91	99.95	64.72	99.85	100	48.29	100	99.98	100	100	100	100
100	100	100	100	100	100	48.74	99.97	67.79	99.94	99.8	44.27	100	100	100	98.71	99.97	100	98.34	100
85.35	97.99	100	100	99.96	93.96	100	94.97	99.93	100	99.29	97.64	61.12	99.89	77.59	100	88.88	99.88	92.26	100
73.9	100	100	100	100	100	91.08	100	98.97	96.88	48.84	99.28	100	100	91.92	76.1	84.6	100	99.7	99.86
83.22	99.99	98.55	99.97	100	35.56	95.4	49.36	53.41	29.46	73.5	97.23	41.22	100	41.89	100	15.95	95.89	55.15	53.11
100	89.32	99.97	100	100	100	47.26	100	100	89.47	80.46	89.05	100	99.62	100	100	100	100	77.77	100
62.81	100	100	100	58.69	100	100	87.09	100	88.33	100	100	50.44	89.74	80.12	98.9	98.47	100	100	99.97
74.6	88.95	93.66	82.31	75.73	97.8	18.48	99.7	99.36	100	24.09	19.25	99.76	99.63	88.73	98.54	86.98	72	12.17	92.16
92.72	72.97	45.02	47.75	18.38	65.81	64.53	69.54	99.85	57.37	29.48	97.92	69.97	70.29	80.2	57.3	100	5.71	88.43	58.95
99.01	47.3	92.33	35.46	62.27	96.89	50.73	99.77	70.3	100	94.21	84.26	87.61	100	99.02	100	46.77	67.04	69.97	100
34.13	99.8	83.27	19.21	17.15	98.61	7.02	99.03	100	66.37	92.46	95.15	98.14	99.92	85.12	85.63	100	47.89	100	64
77.71	2.15	100	33.41	43.51	99.58	44.54	85.31	100	100	100	100	35.28	100	100	100	100	49.02	99.98	100
79.22	26.39	100	11.15	96.79	92.22	20.39	95.76	98.86	82.73	15.5	21.88	99.38	99.25	27.24	92.06	80.9	7.49	17.14	99.95
5.75	10.64	100	99.58	91.49	14.72	97.91	45.39	65.79	99.97	46.28	76.12	43.27	100	99.96	99.71	44.16	4.46	99.8	97.82
97.25	97.43	62.32	100	99.78	31.26	95.02	83.35	44.77	74.0	86.20	51.36	95.28	75.5	38.76	60.93	33.61	99.81	95.27	93.37
87.5	99.94	100	100	98.93	100	100	99.89	81.93	100	100	98.68	94.12	100	98.64	100	91.73	99.99	100	100
70.47	87.51	96.36	20.28	77.74	97.34	85.44	99.55	82.69	21.35	83.52	95.23	99.91	99.9	88.18	92.16	99.99	26.54	18.44	99.27
100	100	100	79.31	100	100	100	90.35	100	100	86.7	100	100	100	100	100	99.7	100	100	100
80.59	18.55	99.88	13.35	94.11	63.4	28.48	73.13	100	100	80.74	100	84.34	100	100	100	100	98.59	100	100
99.93	99.88	100	95.89	9.39	99.56	100	99.06	51.27	100	99.21	80.41	98.33	100	99.9	100	91.64	99.77	99.99	100

Fig. 4.19 Représentation de la matrice des pourcentages d'interactions de même signe que celui des éléments correspondants de la matrice M de référence dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde (voir Fig. 4.16), parmi un jeu de 10 000 tirages aléatoires dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions. Les interactions en marron sont celles pour lesquelles le pourcentage est inférieur à 90%. Celles dont le pourcentage se situe entre 90 et 95 sont en beige. Les interactions dont le pourcentage est compris entre 95 et 100 sont en blanc.

Dans le cas de la matrice M du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde, et pour ce jeu donné de 10 000 tirages aléatoires, près de 69% des 400 interactions montrent une sensibilité de leur signe à de petites variations dans un intervalle de ± 0.1 pour toutes les interactions (voir Tab. 4.3). Par exemple, dans près de 52% des 10 000 matrices calculées dans le jeu de tirages aléatoires considéré, le signe de l'interaction des populations de

syngnathes sur le compartiment des producteurs primaires est de signe contraire, ici positif, de celui de la matrice M de référence (voir Fig. 4.19).

Compte-tenu de la méthode utilisée ici et notamment du nombre de tirages aléatoires, il est important de souligner à nouveau qu'un élément dont le pourcentage est égal à 100, ou proche de 100, ne prouve aucunement que l'interaction ne soit pas, ou peu, sensible même à de petites variations des éléments de la matrice Q correspondante. Par contre, pour les éléments dont le pourcentage est inférieur à 100, il est possible de dire avec certitude qu'au minimum une configuration, dans les intervalles considérés, change le signe de l'interaction considérée. Les résultats des tirages aléatoires ci-dessus sont donc uniquement présentés à titre d'exemple. Pour un autre jeu de tirages aléatoires, les pourcentages sont différents. Cette approche est utilisée ici en première exploration des incertitudes du signe des éléments de ce type de matrices.

3. Comparaison des analyses de la matrice de communauté et des analyses entrée-sortie

Des liens peuvent être établis entre la matrice jacobienne et les matrices de l'analyse entrée-sortie présentées précédemment.

3.1 Jacobienne et Storage Analysis

En faisant l'hypothèse que les flux de matière et d'énergie dans le système considéré dépendent linéairement de la biomasse du compartiment receveur, c.-à-d. $F_{ij} = c_{ij}B_i$ dans lequel c_{ij} est une constante, les équations (4.8) peuvent s'écrire sous la forme :

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^n c_{ij}B_j + c_{iO}B_i \right) - \left(\sum_{j=1}^n c_{ji}B_j + y_i \right) \quad (4.28)$$

dans lesquelles le flux y_i sortant vers l'extérieur du système est constant et les constantes c peuvent être estimées par $c_{ij} = F_{ij}/B_i$ et $c_{iO} = z_i/B_i$. A partir de la définition (2.4) du Chapitre 2, à un équilibre pour lequel $T_i^e = T_i^s = T_i^*$, les éléments d'une matrice Jacobienne d'un système d'équations différentielles linéaires de la forme (4.28) sont :

$$J_{ij} = \left. \frac{\partial \frac{dB_i}{dt}}{\partial B_j} \right|_{B^*} = -c_{ji} = -\frac{F_{ij}}{B_i^*} = s_{ji} \quad (4.29a)$$

et

$$J_{ii} = \left. \frac{\partial \frac{dB_i}{dt}}{\partial B_i} \right|_{B^*} = c_{ij} + c_{iO} = \frac{F_{ij} + z_i}{B_i^*} = \frac{T_i^e}{B_i^*} = s_{ii} \quad (4.29b)$$

Par conséquent, la matrice S de la *storage analysis* (Fath & Patten 1999) peut être considérée comme une matrice Jacobienne d'un modèle à compartiment avec des équations de la forme (4.28) dans lesquelles les flux dépendent linéairement et totalement des compartiments receveurs.

En faisant l'hypothèse que les flux de matière et d'énergie dans le système considéré dépendent linéairement de la biomasse du compartiment donneur, c.-à-d. $F_{ij} = c'_{ij} B_j$ dans lequel c'_{ij} est une constante, les équations (4.8) peuvent s'écrire sous la forme :

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^n c'_{ij} B_j + z_i \right) - \left(\sum_{j=1}^n c'_{ji} B_i + c'_{Oi} B_i \right) \quad (4.30)$$

dans lesquelles le flux z_i en provenance de l'extérieur du système est constant et les constantes c' peuvent être estimées par $c'_{ij} = F_{ij}/B_j$ et $c'_{Oi} = y_i/B_i$. A partir de la définition (2.4) du Chapitre 2, à un équilibre pour lequel $T_i^e = T_i^s = T_i^*$, les éléments d'une matrice Jacobienne d'un système d'équations différentielles linéaires de la forme (4.30) sont :

$$J_{ij} = \left. \frac{\partial \frac{dB_i}{dt}}{\partial B_j} \right|_{B^*} = c'_{ij} = \frac{F_{ij}}{B_j^*} = s'_{ij} \quad (4.31a)$$

et

$$J_{ii} = \left. \frac{\partial \frac{dB_i}{dt}}{\partial B_i} \right|_{B^*} = -c'_{ji} - c'_{Oi} = -\frac{F_{ji} + y_i}{B_i^*} = -\frac{T_i^s}{B_i^*} = s'_{ii} \quad (4.31b)$$

Par conséquent, la matrice S' de la *storage analysis* (Fath & Patten 1999) peut être considérée comme une matrice Jacobienne d'un modèle à compartiment avec des équations de la forme (4.30) dans lesquelles les flux dépendent linéairement et totalement des compartiments donneurs.

3.2 Jacobienne et Throughflow Analysis

En s'inspirant de (2.43) au Chapitre 2, deux matrices Jacobiennes $\Delta t S$ et $\Delta t S'$ peuvent être construites en divisant chaque colonne de S et S' par l'élément diagonal, c.-à-d. Δt est ici le temps de renouvellement T_i^*/B_i^* de chaque compartiment, à l'équilibre $T_i^e = T_i^s = T_i^*$. Ces matrices peuvent s'interpréter comme les effets directs du flux entrant z_j dans j sur le flux entrant z_i dans i (Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995). Les éléments de la matrice Jacobienne sans unité $\Delta t S$ peuvent donc s'écrire :

$$(\Delta t S)_{ij} = \frac{s_{ij}}{s_{jj}} = -\frac{F_{ji}}{T_j^*} = -g_{ij} \quad (4.32a)$$

et

$$(\Delta t S)_{ii} = \frac{s_{ii}}{s_{ii}} = 1 \quad (4.32b)$$

Les éléments de la matrice Jacobienne sans unité $\Delta t S'$ peuvent s'écrire de la même façon :

$$(\Delta t S')_{ji} = \frac{s'_{ji}}{s'_{ii}} = -\frac{F_{ji}}{T_j^*} = -g'_{ji} \quad (4.33a)$$

et

$$(\Delta t S')_{ii} = \frac{s'_{ii}}{s'_{ii}} = 1 \quad (4.33b)$$

Les matrices de la *storage analysis* et de la *throughflow analysis* peuvent donc être reliées par :

$$\Delta t S = I - G \quad (4.34a)$$

et

$$\Delta t S' = I - G' \quad (4.34b)$$

Dans l'exemple du modèle de boucle microbienne illustrée à la figure 4.10 et en suivant (4.32), la matrice $\Delta t S$ est :

$$\Delta t S = \begin{bmatrix} 1 & -\frac{F_{BN}}{T_B^*} & 0 \\ 0 & 1 & -\frac{F_{PB}}{T_P^*} \\ -\frac{F_{NP}}{T_N^*} & 0 & 1 \end{bmatrix} = I - G \quad (4.35)$$

et en suivant (4.33), la matrice $\Delta t S'$ est :

$$\Delta t S' = \begin{bmatrix} 1 & 0 & -\frac{F_{NP}}{T_P^*} \\ -\frac{F_{BN}}{T_N^*} & 1 & 0 \\ 0 & -\frac{F_{PB}}{T_B^*} & 1 \end{bmatrix} = I - G' \quad (4.36)$$

Les matrices $G = I + (-\Delta t S)$ et $G' = I + (-\Delta t S')$ de la *throughflow analysis* peuvent s'interpréter comme les "matrices de transition" développées au Chapitre 2.

Par conséquent, si $\|G\| < 1$ et $\|G'\| < 1$, les séries de sommes des puissances entières de G et G' en (4.16) reviennent à inverser les matrices Jacobiennes $\Delta t S$ et $\Delta t S'$:

$$G^0 + G^1 + G^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} G^m \rightarrow (I - G)^{-1} = (\Delta t S)^{-1} \quad (4.37a)$$

et

$$(G')^0 + (G')^1 + (G')^2 + \dots = \sum_{m=0}^{\infty} (G')^m \rightarrow (I - G')^{-1} = (\Delta t S')^{-1} \quad (4.37b)$$

Le Chapitre 2 a montré comment l'inverse de la matrice Jacobienne peut représenter les effets totaux, c.-à-d. directs et indirects, de *press perturbations* théoriques. Le Chapitre 3 a montré comment cette matrice peut être graphiquement interprétée en termes de *complementary feedback cycles* dans un graphe orienté. Ici, ce Chapitre 4 fournit une autre interprétation graphique complémentaire à partir des séries de puissances entières des matrices de transition présentées ci-dessus (voir Fig. 4.20). Les effets totaux peuvent être décomposés en somme de trajets "temporels" décrivant la propagation de *press perturbations* au sein du réseau étudié (voir l'étude de la dynamique transitoire développée au Chapitre 2), dans le type de graphe présenté à la figure 4.20 ci-dessous (d'après Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995).

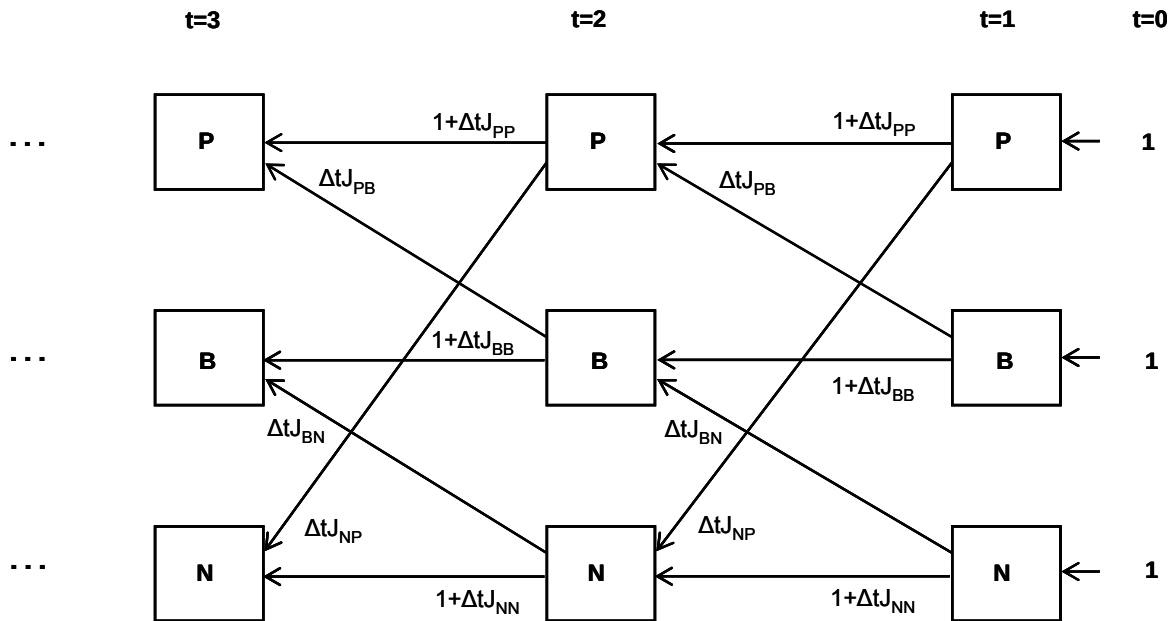


Fig. 4.20 Représentation graphique du terme P^2 dans la série de sommes de puissances entières d'une matrice de transition P , ici dans le cas du modèle à compartiment décrivant la dynamique des flux de matière et d'énergie au sein du réseau représenté à la figure 4.10. Ce graphe décrit tous les trajets temporels de longueur deux participant à la propagation de *press perturbations* $\Delta z_i = 1$ à chaque pas de temps.

Dans la série de sommes de puissances (4.37), la matrice de transition élevée au carré comptabilise tous les trajets "temporels" de longueur deux (voir Fig. 4.20). Les séries de sommes des puissances entières de la matrice de transition prennent donc en compte tous les trajets "temporels" possibles qui propagent les effets de *press perturbations*.

3.3 La question des Mixed Trophic Impacts

Techniquement, les *mixed trophic impacts* et l'*utility analysis* sont très similaires. Ces deux approches sont donc implicitement étudiées ici conjointement.

Les *mixed trophic impacts* sont très souvent considérés et interprétés comme une analyse de "matrice de communauté". Dans la publication à l'origine de cette approche, Ulanowicz & Puccia (1990) se placent d'ailleurs clairement dans le cadre d'une "*quantitative form of loop-analysis*". Libralato, Christensen & Pauly (2006) interprètent les éléments de la matrice M des *mixed trophic impacts* (voir 4.27a) : "*positive/negative values of m_{ij} indicate the increase/decrease of biomass of the group j due to a slight increase of biomass of the impacting group i* ". De la même façon, Morissette, Kaschner & Gerber (2010a) décrivent les *mixed trophic impacts* comme une méthode qui : "*synthesizes both the direct and indirect effects that a small change in the biomass of a group will have on the biomass of all other groups in a system*". Metcalf (2010) établit une analogie directe entre les *mixed trophic impacts* et la *loop analysis* : "*mixed trophic impacts are related to qualitative models through the use of the negative community matrix $(-A)$* ". Rochette *et al.* (2009) et Bondavalli, Favilla & Bodini (2009) proposent de construire des matrices de communauté quantitatives sur la base des *mixed trophic impacts* afin de lever les incertitudes de l'analyses des boucles.

Ce travail de thèse s'est beaucoup interrogé sur la signification des *mixed trophic impacts*, étant donné qu'Ulanowicz & Puccia (1990) ne définissent malheureusement pas explicitement leur(s) modèle(s) sous-jacent(s) dans la publication d'origine. De nombreux essais ont été réalisés durant ce travail de thèse afin de trouver un modèle sous-jacent pour lequel les matrices Q et Q' puissent être considérées comme des "matrices de transition". A ce jour, aucun modèle n'est trouvé. La définition des matrices Q et Q' est d'ailleurs particulière puisque les éléments positifs sont définis à partir de la matrice G dans laquelle la dynamique

des flux est considérée comme totalement contrôlée par les compartiments receveurs, et les éléments négatifs sont définis à partir de la matrice G' , dans laquelle la dynamique des flux est considérée comme totalement contrôlée par les compartiments donneur, c.-à-d. $M' = G - G'$ dans le cas de l'*utility analysis*. Ceci semble contradictoire et pose problème pour définir un modèle sous-jacent. Les modèles de Lotka-Volterra prennent en compte les effets positifs et négatifs des interactions de prédation, mais aucune matrice de transition construite à partir de ce type de Jacobiennes (voir Chapitre 2), et correspondant à la matrice Q des *mixed trophic impacts*, n'a été trouvée.

Une comparaison du signe de chaque élément des matrices $-J^{-1}$, avec J définie en suivant (4.2) dans le cadre d'un modèle de Lotka-Volterra, et $M = (I - Q)^{-1} - I$, dans le cas du modèle du réseau trophique de l'estuaire de la Seine construit d'après Rybarczyk & Elkaim (2003), est présentée à la figure 4.21 ci-dessous.

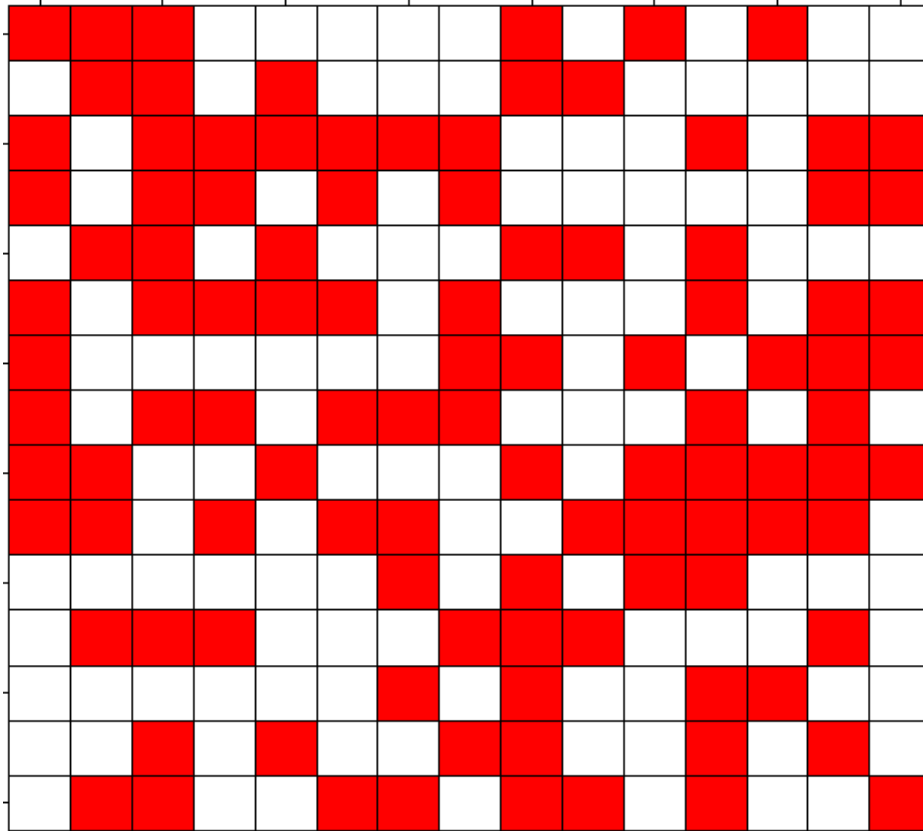


Fig. 4.21 Illustration de la comparaison de l'inverse de la matrice Jacobienne d'un modèle de Lotka-Volterra (voir Fig. 4.4) et de la matrice M des *mixed trophic impacts* (voir Fig. 4.14) dans le cas du modèle de réseau trophique de l'estuaire de la Seine présenté précédemment. Les interactions, pour lesquelles les éléments correspondants des deux matrices ont le même signe, sont notées en blanc. Les interactions, pour lesquelles les éléments correspondants des deux matrices ont des signes contraires, sont notées en rouge.

Pour ce modèle considéré ici, plus de 47% des 225 interactions de ces matrices sont même de signe contraire (voir Fig. 4.21).

En s'inspirant de plusieurs travaux (Wootton 1997; Loengarov, com. pers.), ce travail de thèse propose une autre interprétation des *mixed trophic impacts* d'Ulanowicz & Puccia (1990).

Avec un modèle à compartiment très simple, de la forme :

$$\frac{dB_i}{dt} = B_i \left(\sum_{r=1}^r c_{ir} B_r - \sum_{p=1}^p c_{ip} B_p - x_i \right) \quad (4.38)$$

dans lequel x_i est une constante prenant en compte les flux entrant z_i et sortant y_i , r désigne les compartiments consommés par le compartiment i , et p les compartiments consommant i , en raisonnant en temps discret, il est possible d'écrire :

$$B_i(t) = B_i(0) e^{\left[\left(\sum_{r=1}^{r-1} c_{ir} B_r + c_{il} B_l - \sum_{p=1}^p c_{ip} B_p - c_{ik} B_k - x_i \right) t \right]} \quad (4.39)$$

En suivant Wootton (1997), l'impact du compartiment prédateur k sur le compartiment i peut être estimé par le ratio des biomasses B_i du compartiment i , au temps t , en présence ($B_k > 0$) et en absence ($B_k = 0$) du prédateur k :

$$\frac{B_i(t)_{(B_k > 0)}}{B_i(t)_{(B_k = 0)}} = e^{-c_{ik} B_k(t)} \quad (4.40)$$

ou en travaillant en logarithme (Wootton 1997) :

$$\ln \left[\frac{B_i(t)_{(B_k > 0)}}{B_i(t)_{(B_k = 0)}} \right] = -c_{ik} B_k(t) \quad (4.41)$$

De la même façon, l'impact du compartiment consommé l sur le compartiment prédateur i peut être estimé par le ratio des biomasses B_i du compartiment i , au temps t , en présence ($B_k > 0$) et en absence ($B_k = 0$) de la proie l :

$$\frac{B_i(t)_{(B_l > 0)}}{B_i(t)_{(B_l = 0)}} = e^{c_{il} B_l(t)} \quad (4.42)$$

ou en travaillant en logarithme :

$$\ln \left[\frac{B_i(t)_{(B_l > 0)}}{B_i(t)_{(B_l = 0)}} \right] = c_{il} B_l(t) \quad (4.43)$$

A l'équilibre, en estimant les c_{ik} par $F_{ki}/(B_i^* B_k^*)$ et les c_{il} par $F_{il}/(B_i^* B_l^*)$, il est possible d'écrire :

$$\ln \left[\frac{B_{i(B_k > 0)}^*}{B_{i(B_k = 0)}^*} \right] = -c_{ik} B_k^* = -\frac{F_{ki}}{B_i^*} \quad (4.44a)$$

et

$$\ln \left[\frac{B_{i(B_l > 0)}^*}{B_{i(B_l = 0)}^*} \right] = c_{il} B_l^* = \frac{F_{il}}{B_i^*} \quad (4.44b)$$

Ces effets positifs et négatifs peuvent être mis à l'échelle en divisant par le taux de renouvellement T_i^*/B_i^* de chaque compartiment, à l'équilibre :

$$\Delta t \left(\ln \left[\frac{B_{i(B_k > 0)}^*}{B_{i(B_k = 0)}^*} \right] \right) = -\frac{F_{ki}}{T_i^*} = -g'_{ik} \quad (4.45a)$$

et

$$\Delta t \left(\ln \left[\frac{B_{i(B_l > 0)}^*}{B_{i(B_l = 0)}^*} \right] \right) = \frac{F_{il}}{T_i^*} = g_{il} \quad (4.45b)$$

En fonction de la forme de l'équation (4.38) et de la prise en compte, ou non, des flux de dissipation et d'échanges avec l'extérieur du système, les éléments de (4.45) forment la matrice Q des *mixed trophic impacts* ou la matrice Q' de l'*utility analysis*.

La prise en compte des temps de renouvellement dans la construction des matrices Q et Q' permet de mettre à l'échelle les vitesses de propagation des perturbations. Ulanowicz & Puccia (1990) construisent leur matrice M à l'aide de la série de sommes de puissances entières de la matrice Q (voir 4.27) afin de prendre en compte la propagation de ces impacts positifs et négatifs par tous les trajets possibles dans le graphe orienté associé à la matrice Q. En effet, les éléments de la $m^{\text{ième}}$ puissance entière d'une matrice d'adjacence peuvent s'interpréter comme la somme de tous les trajets de longueur m reliant chaque paire de nœuds dans le graphe associé à cette matrice.

Selon cette interprétation, les matrices des *mixed trophic impacts* et de l'*utility analysis* sont donc différentes des "matrices de communautés" étudiées au Chapitre 2.

4. Discussion

Le chapitre précédent a montré que le signe des éléments des inverses des matrices Jacobiennes des modèles étudiés dépend des intensités relatives des *feedback cycles*, et donc de la magnitude des éléments de la matrice Jacobienne. Ce chapitre présente différentes approches proposant des estimations quantitatives des éléments de ces matrices Jacobiennes, à partir d'informations sur les flux de matière ou d'énergie. Ces méthodes ont apporté un regain d'intérêt pour la construction et l'étude de matrices Jacobiennes de modèles paramétrés en utilisant notamment des données de terrain (p. ex. de Ruiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Emmerson & Raffaelli 2004, Neutel *et al.* 2007, Montoya *et al.* 2009, O'Gorman *et al.* 2010, Moore & de Ruiter 2012).

Les premières explorations des incertitudes sur les éléments des inverses des matrices construites montrent nettement les possibilités de sensibilité très forte des valeurs mais aussi du signe des éléments de ces matrices, même à de petites variations de la magnitude des éléments des matrices Jacobiennes. Ces résultats vont dans le même sens que les travaux de Peter Yodzis (Yodzis 1988, Yodzis 1998, Yodzis 2000). Sur les plages de variation limitées entre -1 et 1 des éléments de la matrice Q des *mixed trophic impacts*, la matrice M semble elle aussi très sensible même à de petites variations de la magnitude des éléments de la matrice Q. Ce point est d'autant plus important qu'aucune analyse de sensibilité de la matrice des *mixed trophic impact* n'a été trouvée dans la littérature. L'utilisation de ces approches matricielles, pour ces configurations de réseaux, nécessite donc des estimations très précises des éléments de la Jacobienne ou de la matrice Q du modèle étudié, et l'évaluation du comportement des éléments de ces matrices pour des variations autour de ces estimations.

Le recul manque encore sur ces méthodes pour juger de la précision des estimations des éléments des matrices Jacobiennes, par exemple en ce qui concerne l'utilisation des relations d'allométrie proposées. Il semble cependant que ces matrices ont des propriétés particulières,

notamment en termes de stabilité asymptotique (de Ruiter, Neutel & Moore 1995, Neutel, Heesterbeek & de Ruiter 2002, Emmerson & Raffaelli 2004, Neutel *et al.* 2007). De très nombreuses mesures de l'intensité de l'interaction entre une population de proies et sa population de prédateurs ont été proposées dans la littérature (Laska & Wootton 1998, Berlow *et al.* 1999, Berlow *et al.* 2004, Wootton & Emmerson 2005). Ces multiples mesures proposées sont une richesse puisqu'elles reflètent différents phénomènes, mais c'est aussi une source de confusions et de problèmes d'interprétations (Abrams 2001, Berlow *et al.* 2004).

Les problèmes d'interprétation de la matrice des *mixed trophic impacts*, étudiés dans ce travail de thèse, en sont un exemple parmi beaucoup d'autres. Avec l'interprétation proposée dans ce chapitre, la matrice M des *mixed trophic impact* n'est pas une matrice Jacobienne inversée. Elle fournit des informations sur les effets de la présence ou de l'absence d'un compartiment sur les autres compartiments en terme de dynamique des flux de matière ou d'énergie en fonction du modèle considéré (Loengarov, com. pers.). En ce sens, la matrice des *mixed trophic impact* n'est donc pas une "matrice de communauté", et les analyses sont différentes. Ces analyses sont complémentaires, et le type de perturbations étudiées en terme de présence/absence est plus intuitif et souvent plus facile à relier à des observations de terrain. La façon de prendre en compte les impacts indirects reste controversée, et les *mixed trophic impacts* bénéficieraient d'une plus grande base théorique et de développements méthodologiques sur ce point.

Des liens entre les approches avec la matrice Jacobienne et les matrices de l'analyse entrée-sortie ont déjà été notés dans la littérature (Nakajima 1992, Higashi & Nakajima 1995, Nakajima & Higashi 1995) mais ces points de comparaison sont dispersés et souvent difficiles à relier, notamment du fait de la séparation en différentes "écoles de pensée" isolées. La définition d'une matrice Jacobienne est très générale, et elle peut aussi s'appliquer aux modèles à compartiments utilisés dans les analyses entrée-sortie. Le choix de la forme des modèles d'interactions trophiques et notamment de la réponse fonctionnelle est difficile et très débattu. Pour les travaux portant sur les interactions entre populations, la dynamique des flux est très complexe et elle n'est pas gouvernée uniquement par la biomasse des populations de proies ou la biomasse des populations de prédateurs uniquement. Les modèles en écologie des communautés prennent mieux en compte la complexité des interactions entre populations. Mais les modèles à compartiments permettent notamment de tenir compte du principe de conservation de la masse (Loreau 2010a). Compte-tenu des outils utilisés et des données

disponibles, ce travail de thèse ne peut pas apporter des éléments nouveaux pour éclairer ces débats. En revanche, il souligne très clairement l'importance du modèle sous-jacent pour la définition des éléments des matrices Jacobiennes utilisées, et l'intérêt de prendre en compte et de comparer différents types d'équations.

Les relations entre l'intensité des flux de matière et d'énergie et les effets sur la dynamique des populations sont très complexes et variables en fonction des éléments chimiques pris en compte. La question des possibilités d'estimation de l'intensité des interactions entre populations, à partir de données sur les flux de matière ou d'énergie, est très débattue et controversée (Solomon *et al.* 2011). Un taux de consommation élevé d'une population de prédateurs sur une population de proies, c.-à-d. un flux de matière et d'énergie important, signifie potentiellement des effets intenses sur la dynamique de ces populations (Brose, Berlow & Martinez 2005). Cependant, des études expérimentales ont montré que des flux de matière ou d'énergie faibles ne signifient pas forcément des effets peu importants sur la dynamique de populations (Paine 1980, Paine 1988, Solomon *et al.* 2011). Cela a été montré, par exemple, pour l'interaction trophique entre une population d'étoiles de mer *Pisaster ochraceus* et une population de moules *Mytilus californianus* (Paine 1966, Paine 1974). Certains travaux établissent un lien direct entre l'intensité des interactions et les flux de matière ou d'énergie, et d'autres font un lien indirect au travers par exemple des réponses fonctionnelles. L'approche de de Ruiter, Neutel & Moore (1995), utilisée ici dans ce chapitre, tient compte du taux de consommation mais aussi des biomasses des populations de prédateurs et de proies.

Peu d'études ont pu comparer ces différentes mesures d'intensité d'interaction avec les dynamiques observées sur le terrain. Par exemple, beaucoup de sorties des modèles et des méthodes développés dans le domaine des analyses entrée-sortie, pourtant de plus en plus évoqués dans des problématiques de gestion, n'ont pas été confrontées au fonctionnement observé des systèmes écologiques (Dame & Christian 2006, Dame & Christian 2008). Après une revue approfondie de la littérature dans ce domaine, seulement une unique publication visant à évaluer les *mixed trophic impact* a été trouvée. Gloeckner & Luczkovich (2008) ont cherché à tester les "prédictions" des *mixed trophic impacts* en modifiant la densité de juvéniles d'une espèce de flet *Paralichthys albigutta* et du Scianidae *Leiostomus xanthurus* à l'aide de cages d'exclusion et en observant les effets sur les communautés de polychètes benthiques dans un estuaire de Caroline du Nord aux Etats-Unis. Il est intéressant de noter

que les modifications de densité se font, dans cette étude, en termes de présence/absence, ce qui correspond à l'interprétation des *mixed trophic impacts* développée dans ce travail de thèse. Dans cette expérimentation, le signe d'une seule interaction, c.-à-d. la réponse du compartiment de polychètes *Terebellidae*, suit les "prédictions" des *mixed trophic impacts* (Gloeckner & Luczkovich 2008). Par ailleurs, l'intrusion inattendue d'individus de Sars salèmes *Lagodon rhomboides* illustre la difficulté de la mise en œuvre de telles expérimentations de terrain, en plus des problèmes d'échelles de temps et d'espace.

Même en faisant l'hypothèse que les estimations des éléments hors-diagonaux sont précises, les incertitudes restent importantes sur le signe et la valeur des éléments diagonaux des matrices Jacobiennes construites. L'estimation des éléments diagonaux reste en effet difficile (Moore & de Ruiter 2012). Dans de très nombreux travaux, ces éléments sont choisis pour avoir les propriétés matricielles souhaitées, mais sans informations de terrain. C'est un problème pour ces méthodes matricielles étant donné leur importance pour les propriétés de stabilité asymptotique (Logofet 1993), mais aussi pour les valeurs et le signe des éléments de l'inverse. L'utilisation de relations d'allométrie ne résoud pas ces problèmes, ni ceux de l'estimation des éléments correspondant au compartiment des détritus. Ces points sont particulièrement délicats en écologie des estuaires du fait de l'importance du compartiment des détritus, mais aussi des flux d'échanges avec l'extérieur du système, qui peuvent influencer notamment la magnitude mais aussi le signe des éléments diagonaux (voir Chapitre 3). Le développement d'analyses de sensibilité est donc fondamental dans l'utilisation de ces approches matricielles.

Les analyses de sensibilité développées dans ce travail de thèse explorent un nombre très limité de configurations possibles mais permettent déjà d'avoir une première idée des incertitudes sur les "prédictions" de ces approches matricielles. L'étude des normes des matrices inversées montrent que des variations infinitésimales, et indépendantes, de la magnitude des éléments des matrices d'interactions directes peuvent provoquer d'importantes variations de l'intensité des éléments des matrices inversées. Les approches par tirages aléatoires montrent que les signes peuvent même changer pour de petites variations. Il est important de rappeler que ces pourcentages ne peuvent pas être considérés comme des pourcentages de confiance sur le signe des interactions. Compte-tenu de la méthode utilisée ici et notamment du nombre de tirages aléatoires, un élément dont le pourcentage est égal à 100, ou proche de 100, ne prouve aucunement que l'interaction ne soit pas, ou peu, sensible

même à de petites variations des éléments de la matrice correspondante. Par contre, pour les éléments dont le pourcentage est inférieur à 100, il est possible de dire avec certitude qu'au minimum une configuration, dans les intervalles considérés, change le signe de l'interaction considérée. Ces niveaux de sensibilité sont à mettre en regard des difficultés pour estimer les valeurs de ces matrices et des incertitudes associées.

Même si dans les deux cas les sensibilités semblent importantes, les méthodes utilisées pour définir les intervalles des tirages aléatoires influencent les pourcentages de changements de signe. La définition d'intervalles de mêmes tailles pour toutes les interactions est moins favorable à la conservation du signe que la définition d'intervalles de tailles différentes à partir de pourcentages de la valeur de référence. Ceci s'explique par la présence d'un nombre important d'interactions de très faible intensité dont les valeurs changent beaucoup avec la première façon de définir les intervalles. La définition d'un intervalle de ± 0.1 sur des interactions dont la valeur est de l'ordre de 10^{-6} ou 10^{-8} n'a pas les mêmes conséquences que sur des interactions dont la valeur est de 5 ou 10. Il est intéressant de se poser la question de la signification et les possibilités de mesurer des interactions avec des intensités aussi faibles. Les interactions pour lesquelles les estimations sont les plus précises sont très vraisemblablement celles dont les intensités sont les plus fortes. Les incertitudes sur la précision des valeurs d'interactions sont sans doute beaucoup plus fortes pour les interactions de très faibles intensités.

En plus des incertitudes sur les estimations des éléments des matrices d'interactions directes, les intensités elles-mêmes ne sont pas constantes et elles connaissent des variations à différentes échelles de temps et d'espace. Ce point est particulièrement important dans le cas des modèles de réseaux trophiques estuariens étant donné la variabilité des interactions et de leurs intensités dans de tels systèmes.

Chapitre 5 – Discussion et conclusion générales

1. Discussion générale

Les approches matricielles au cœur de ce travail de thèse font l'hypothèse de l'existence de points d'équilibre stables, dont la dynamique au voisinage de ces points peut être bien décrite par des approximations linéaires, et concentrent en premier lieu l'attention sur les comportements asymptotiques. Il est important de reconnaître que ces hypothèses sont posées, plus ou moins explicitement selon les publications, pour des raisons avant tout pratiques et de facilité d'analyse mathématique. Cependant, d'un point de vue mathématique, même des modèles relativement simples avec moins de quatre populations en interaction peuvent présenter des attracteurs plus compliqués que des points d'équilibre et même des comportements chaotiques (May 1974, Hastings & Powell 1991, Klebanoff & Hastings 1994, McCann & Yodzis 1994a, Tanabe & Namba 2005), et du point de vue de l'écologie, les preuves de l'existence de points d'équilibre stables sont difficiles à trouver (Hastings *et al.* 1993). Même des modèles de Lotka-Volterra avec un prédateur et deux proies en compétition peuvent présenter des dynamiques chaotiques (Gilpin 1979). L'étude uniquement de points d'équilibre stables est donc très restrictive comparée à la richesse des comportements des modèles en écologie.

Même en faisant l'hypothèse de l'existence de points d'équilibre stables, les dynamiques transitoires peuvent être complexes, ne sont pas instantanées et peuvent se dérouler sur des échelles de temps longues. L'évaluation de l'échelle de temps entre le début de la *press perturbation* et l'approche du nouvel équilibre est une question très difficile. Afin d'avoir déjà une première idée, Yodzis (1988) prend en compte les temps de génération des différentes populations. Dans le cas des réseaux trophiques des grands estuaires français, l'inverse de la jacobienne permet de faire des projections au minimum plusieurs années à plusieurs dizaines d'année après le début de la *press perturbation*, et en faisant l'hypothèse qu'aucune autre nouvelle perturbation entre-temps ne vienne modifier la trajectoire du système. Par conséquent, l'étude uniquement des dynamiques asymptotiques limite beaucoup le champ d'investigation. Ce point est à prendre en compte notamment dans le cas de problématiques de gestion pour lesquelles les scénarios de conservation sont souvent sur des échelles de temps différentes de celles des dynamiques asymptotiques. Pour les travaux qui choisissent ces approches matricielles, en conservant l'hypothèse de l'existence d'équilibres stables et l'étude

de petites perturbations en leur voisinage, c'est sans doute la possibilité d'appréhender aussi les dynamiques transitoires, telle qu'approfondie dans le deuxième chapitre de ce travail de thèse, qui peut ouvrir le plus de perspectives, notamment pour les tentatives de confrontation des "prédictions" aux dynamiques observées sur le terrain.

Pour toutes les utilisations de ces approches matricielles, il est très important d'évaluer les incertitudes sur les éléments de la matrice Jacobienne et de son inverse. Les explorations effectuées au cours de ce travail de thèse permettent de souligner à nouveau, après Yodzis (1988, 1998, 2000, 2001), l'étendue des incertitudes et la nécessité d'approfondissement des analyses de sensibilité. Ces incertitudes sont aussi à mettre en regard des nombreuses difficultés de construction des réseaux telles que le choix des frontières du système, l'identification des nœuds et la définition des interactions, en tenant compte de la variabilité spatio-temporelle et des données disponibles. Les réseaux étudiés ici illustrent ces difficultés avec entre autres les problèmes de niveaux d'agrégation différents au sein d'un même réseau et entre les réseaux, ainsi que les problèmes de prise en compte des bactéries, virus et des détritus. Néanmoins, dans le cadre de ce travail de thèse, ces réseaux sont issus de la littérature et le questionnement portait avant tout sur les méthodes d'analyse.

Les intérêts et les limites de ces approches matricielles ont été abordés dans les discussions des chapitres précédents. Ici, cette discussion plus générale met en avant trois points soulevés notamment par l'étude des matrices de communauté et des matrices de l'analyse entrée-sortie : la question de la prise en compte des interactions n'impliquant pas directement un transfert de matière et d'énergie, celle de l'importance des interactions indirectes, et enfin la question fondamentale, difficile et débattue de la prédictibilité des dynamiques écologiques.

1.1 La nécessité de tenir compte des interactions non-trophiques

Les travaux qui se focalisent uniquement sur les interactions trophiques font l'hypothèse, souvent de façon implicite, que les phénomènes de prédation sont les plus importants pour expliquer la structure et la dynamique des communautés et des écosystèmes (Berlow *et al.* 2004). L'étude des réseaux trophiques est d'ailleurs un domaine fondamental en écologie (Elton 1927, Lindeman 1942, Odum 1953, MacArthur 1955) et le nombre de publications sur cette thématique connaît une augmentation exponentielle (Ings *et al.* 2009). Les interactions

trophiques font, en effet, partie des interactions les plus fondamentales dans les systèmes vivants. Comme rappelé dans le chapitre d'introduction, sans matière, ni énergie, aucun organisme ne peut vivre, croître, ni se reproduire. Les autres types d'interactions peuvent même être perçus comme l'effet d'un troisième agent sur l'interaction fondamentale entre une population et sa ressource limitante (Arditi & Ginzburg 2012). De plus, ces réseaux d'interactions permettent de coupler les approches de dynamique des populations et de fonctionnement des écosystèmes en termes de production, distribution et recyclage des flux de matière et d'énergie (Thompson *et al.* 2012).

Cependant, il est important de rappeler que les réseaux trophiques ne tiennent compte que d'une partie seulement, certes fondamentale mais non exhaustive, de l'ensemble des interactions dans les écosystèmes. Les interactions entre un consommateur et sa ressource sont déjà plus vastes que les interactions proie-prédateur classiques. Les interactions entre les populations de parasites et leurs hôtes, qui sont les interactions les plus communes entre un "consommateur" et sa ressource, sont difficilement incluses dans les modèles de réseaux trophiques (Lafferty *et al.* 2008). Actuellement, il semble qu'aucun des réseaux trophiques disponibles sur les estuaires français ne prenne en compte les populations de parasites. Bien que mal connues, les interactions de parasitisme jouent très vraisemblablement un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes estuariens (Lafferty, Dobson & Kuris 2006, Kuris *et al.* 2008, Lafferty & Kuris 2009). Par exemple, dans le cas d'un réseau trophique d'un habitat estuarien en Californie, Lafferty, Dobson & Kuris (2006) montrent que les populations de parasites sont impliquées dans 78% des interactions. Pour trois estuaires de la côte Pacifique en Californie, Kuris *et al.* (2008) estiment que la biomasse des populations de parasites est plus grande que celle des prédateurs supérieurs. Dans ces systèmes estuariens, la biomasse des populations de trématodes est même comparable à celles d'espèces d'oiseaux, de poissons, de crevettes, ou de polychètes (Kuris *et al.* 2008). Les interactions entre un consommateur et sa ressource n'impliquent pas forcément la consommation et la mort de l'organisme. Les populations bactériennes et fongiques, par exemple dans les bouchons vaseux estuariens, excrètent différentes molécules qui servent à d'autres organismes. Au sein des communautés de détritivores, certaines espèces fractionnent les détritiques et les rendent disponibles à d'autres.

Le fonctionnement d'un écosystème résulte d'une multitude d'interactions de nature très différentes. Olf *et al.* (2009) distinguent six grands types principaux d'interactions qui

forment des réseaux très complexes : les interactions entre un consommateur et sa ressource évoquées ci-dessus, les interactions directes non-trophiques, les interactions avec les conditions environnementales, les interactions spatiales, les interactions physico-chimiques, et les interactions avec les variables environnementales externes. Tous ces réseaux d'interactions se retrouvent dans les écosystèmes estuariens. La présence de prédateurs comme le bar *Dicentrarchus labrax* ou le maigre *Argyrosomus regius* dans l'estuaire de la Gironde modifient très vraisemblablement le comportement et la physiologie de leurs proies et donc aussi les comportements trophiques de ces dernières. Dans les écosystèmes estuariens, les interactions entre les variables hydrodynamiques, les variables physico-chimiques et les variables biotiques jouent un rôle majeur dans la structuration des peuplements dans le temps et l'espace (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Elliott & Hemingway 2008, Day *et al.* 2013). La salinité, elle-même influencée par des variables environnementales externes comme les coefficients de marée ou la pluviométrie du bassin versant, a un effet direct sur l'abondance et la répartition spatio-temporelle des espèces en estuaire (McLusky 1989, McLusky & Elliott 2004, Wolanski 2007, Day *et al.* 2013). Certains organismes modifient aussi les conditions abiotiques et les interactions physico-chimiques. L'activité bactérienne dans le bouchon vaseux et les phénomènes de bioturbations par les communautés benthiques influencent de multiples variables telles que la concentration en oxygène dissous, la turbidité, la granulométrie du substrat, les conditions acido-basiques et d'oxydo-réduction, etc. Les écosystèmes estuariens sont des systèmes fondamentalement ouverts qui résultent aussi de multiples interactions spatiales (voir Chapitre 2 et 3). Par exemple, les flux très intenses de détritus (Wolanski 2007, Day *et al.* 2013) et d'organismes (McLusky & Elliott 2004, Elliott & Hemingway 2008), entrant et sortant des estuaires, créent des couplages fonctionnels entre les écosystèmes estuariens, océaniques, fluviaux, et terrestres (voir Chapitre 2 et 3).

Les interactions n'impliquant pas directement un transfert de matière ou d'énergie sont difficilement prises en compte par les analyses entrée-sortie (voir Chapitre 4). Du moment où les dérivés partielles peuvent être calculées, les analyses de la matrice Jacobienne sont beaucoup plus générales. Elles ne sont pas limitées aux modèles de Lotka-Volterra (p. ex. Yodzis 1998, Yodzis 2000), ni à l'implication de flux de matière ou d'énergie, ni aux interactions proie-prédateur (p. ex. Thébault & Fontaine 2010).

1.2 L'importance des interactions indirectes

La prise en compte d'interactions indirectes est une raison majeure de travailler à l'échelle des communautés et des écosystèmes. Le concept d'interaction indirecte, souvent appelé *indirect effects* dans la littérature, recouvre une diversité de mécanismes et de termes différents (Strauss 1991). Wootton (1994, 2002) distingue deux grands types de mécanismes généraux : les successions d'interactions (*interaction chain*), et les modifications d'interactions (*interaction modification*). Le premier mécanisme fait référence à des séquences d'interactions directes, alors que le second mécanisme désigne le cas de figure où une troisième entité, p. ex. une population, modifie l'interaction entre deux autres entités. Les variables abiotiques peuvent elles-aussi modifier ou induire des interactions indirectes dans les communautés et écosystèmes (Moon & Stiling 2000, Moon & Stiling 2002, Moon & Stiling 2004). L'importance des interactions indirectes dans le fonctionnement des communautés et des écosystèmes a ainsi été mise en évidence dans un nombre important de travaux (Strauss 1991, Wootton 1994, Wootton 2002).

Les approches étudiées dans ce travail de thèse, aussi bien les analyses de la matrice de communauté que les analyses entrée-sortie, sont souvent utilisées avec l'objectif de prendre en compte et d'évaluer l'importance des effets indirects (p. ex. Montoya *et al.* 2009, Borrett, Whipple & Patten 2010). Les publications dans ces deux domaines utilisent d'ailleurs souvent la même terminologie. L'interprétation et la signification des "effets indirects" dans les analyses entrée-sortie ont été très débattues (Wiegert & Kozłowski 1984, Higashi & Patten 1989, Pilette 1989, Loehle 1990, Patten 1990). C'est un concept qui est utilisé pour désigner de nombreux processus différents, depuis les effets sur la dynamique des populations jusqu'au recyclage des nutriments, et de ce fait peut être une source d'incompréhensions et de confusions en l'absence de précision des modèles sous-jacents, d'autant plus que les liens entre l'intensité des flux de matière ou d'énergie et la dynamique des populations sont très complexes (voir Chapitre 4).

Dans la très grande majorité des publications, ces approches sont utilisées dans le cadre de modèles qui ne tiennent pas compte des effets indirects par modifications d'interaction (mais voir Dambacher & Ramos-Jiliberto 2007), qui peuvent être souvent, autant, voire plus intenses que les effets indirects par succession d'interactions (Werner & Peacor 2003). Pour des raisons pratiques d'estimation et d'interprétation des éléments de la matrice Jacobienne, la

très grande majorité des travaux choisissent le cadre des modèles de Lotka-Volterra. Les équations du modèle de Lotka-Volterra généralisé peuvent d'ailleurs être vues comme des approximations de premier ordre de modèles plus complexes, au voisinage d'un point d'équilibre (May 1973a). L'étude des "effets indirects" à partir de ce type d'équations fait l'hypothèse que le modèle de Lotka-Volterra utilisé décrit les mécanismes des interactions entre les populations. Cependant initialement, avec ce type d'équations, Lotka (1920, 1925) entendait décrire les changements des biomasses des différentes populations en interaction et non les mécanismes à l'origine de ces changements (Maurer 1987).

Les facteurs déterminant l'intensité et la vitesse de propagation des effets indirects sont nombreux et complexes. Les fortes variabilités et stochasticités des biomasses et des interactions observées en milieu estuarien, ainsi que les flux importants d'organismes entrant et sortant du système, posent la question de l'intensité des effets indirects impliquant de longues successions d'interactions. Ces phénomènes pourraient potentiellement atténuer la propagation de tels effets indirects dans les réseaux d'interactions au sein de l'estuaire. Menge (1997) montre cependant que des effets indirects peuvent se propager aussi rapidement que les effets directs dans des communautés intertidales. De plus, les effets indirects peuvent se propager au-delà des "frontières" du système étudié au travers des couplages fonctionnels entre communautés et écosystèmes (McCoy, Barfield & Holt 2009). Par exemples, Knight *et al.* (2005) montrent que des cascades trophiques peuvent avoir lieu entre écosystèmes. Ces effets indirects se propageant dans l'espace sont fondamentaux dans la compréhension du fonctionnement et de la vulnérabilité des écosystèmes estuariens, étant donné l'intensité des flux d'échanges avec les écosystèmes océaniques, fluviaux et terrestres. Les cortèges d'espèces fréquentant les estuaires à une étape de leur cycle de vie, les flux intenses de matière et d'énergie en provenance de tout le bassin versant créent de multiples couplages fonctionnels. Les conséquences de perturbations au sein d'un système estuarien peuvent ne pas être visibles à l'échelle de l'estuaire mais se propager vers les écosystèmes océaniques, terrestres ou fluviaux, et ceci sur de grandes distances compte tenu par exemple des distances de migrations et de dispersions des poissons ou des oiseaux. De même, des modifications du fonctionnement des écosystèmes estuariens peuvent résulter de perturbations d'origine externe à l'estuaire comme par exemple les destructions des habitats de reproduction des poissons migrateurs, la surexploitation de stocks halieutiques océaniques, ou les effets indirects des pratiques agricoles dans le bassin versant. La prise en compte des interactions spatiales est fondamentale en écologie des estuaires, et notamment dans les modèles d'interactions entre

populations et groupes fonctionnels. En pensant à ces modèles de réseaux écologiques, et notamment aux modèles de Lotka-Volterra, Ramón Margalef notait avec humour : "*we are left with the disquieting image of millions of animals dancing on the head of a pin*".

L'étude des interactions indirectes dans le temps et l'espace est d'autant plus importante qu'elles jouent un rôle dans les processus évolutifs (Miller & Travis 1996). Il est, en plus, maintenant reconnu que ces phénomènes peuvent même se dérouler sur des échelles de temps courtes. La prise en compte de processus évolutifs ouvre de nouvelles perspectives pour mieux comprendre la formation, la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques et plus largement des écosystèmes (p. ex. Caldarelli, Higgs & McKane 1998, Drossel, Higgs & McKane 2001, Loeuille & Loreau 2004, McKane 2004, Loeuille & Loreau 2005, Loeuille & Loreau 2006, Loeuille 2010, Loreau 2010a).

1.3 La question de la prédictibilité des dynamiques écologiques

Les approches étudiées dans ce travail de thèse posent la question très difficile de la prédictibilité des dynamiques écologiques et des conséquences des modifications profondes des systèmes vivants par les activités humaines (voir Chapitre 1). Même avec les simplifications fortes des analyses des matrices de communauté ou des analyses entrée-sortie, la prédiction du signe d'une interaction entre deux populations ou groupes fonctionnels requière l'évaluation des intensités relatives de plusieurs dizaines de millions de *feedback cycles*. De plus, les incertitudes présentées au chapitre précédent ne sont mises en évidence que pour des réseaux simplifiés de moins d'une trentaine de composantes, alors qu'en réalité il y a dans ces systèmes plusieurs centaines de populations, avec des milliards d'interactions de nature différente entre des milliards d'organismes, qui en plus varient dans le temps et l'espace.

En tenant compte de cette complexité, les possibilités de faire des projections pertinentes sur les dynamiques futures des systèmes écologiques dépendent notamment de la configuration des réseaux et de l'intensité des liens dynamiques entre leurs différentes composantes. Ces possibilités sont plus grandes si l'intensité des effets indirects s'atténue avec la distance, c.-à-d. si la sphère d'influence d'une composante d'un réseau est principalement locale. Différents mécanismes peuvent être avancés pour soutenir cette hypothèse. Premièrement, au cours des

successions d'interactions, l'efficacité du transfert et de la conversion de la matière et de l'énergie réduit l'intensité de ce type d'interactions indirectes avec la distance. Deuxièmement, plus les effets indirects impliquent une succession d'interactions longue, plus la probabilité qu'ils contiennent une interaction directe faible, ou une composante avec un *self-effect* négatif fort, ou une composante avec un flux d'échange intense avec l'extérieur, est grande. Par conséquent, plus les effets indirects impliquent une succession d'interactions longue, plus la probabilité que leurs effets soient faibles est importante. Troisièmement, s'il y a globalement autant d'effets indirects longs positifs que d'effets indirects longs négatifs, plus le réseau est complexe plus la probabilité que ces effets indirects longs s'annulent est grande. Ces questions sont notamment mises en avant par les travaux de modélisation de Berlow *et al.* (2009) et de Brose, Berlow & Martinez (2005). Beaucoup de travaux font l'hypothèse que les modèles arrivent à prendre en compte le(s) mécanisme(s) important(s) de la question posée, et donc que les projections peuvent au moins être considérées de manière qualitative.

Cependant, il est intéressant de noter que les "surprises" en écologie sont souvent plus la norme que l'exception (Doak *et al.* 2008). Dans une synthèse sur cette question, Doak *et al.* (2008) concluent que : *"thus, while we should proceed with humility with prediction and management of ecological systems, we should also recognize the challenge that surprises represent to our understanding and respond with renewed efforts to creatively disentangle the complexity of our study system"*. Ces questions sont d'autant plus importantes que les activités humaines modifient profondément la structure des interactions dans les communautés et les écosystèmes (Estes *et al.* 2011). La question peut donc aussi se poser en termes de diminution de la predictibilité de la dynamique de tels systèmes.

Au vu des objectifs (Chapitre 1) et des informations disponibles, ce travail de thèse permet d'apporter des éléments de clarification des différentes matrices de communauté et des liens avec les analyses entrée-sortie. Ce travail ne vise pas à décider de la pertinence ou non de l'utilisation de ces approches en écologie des estuaires. Il permet d'aider au choix d'outils adaptés en fonction de la question de recherche posée. Les analyses d'incertitude développées ici permettent de prendre conscience de la sensibilité des matrices étudiées, mais elles restent seulement exploratoires. Une réflexion est en cours afin de mieux évaluer ces incertitudes.

2. Conclusion générale

The purpose of models is not to fit the data but to sharpen the questions.

Samuel Karlin

Si le choix est fait de travailler avec le formalisme de la matrice de communauté, l'étude des dynamiques transitoires entre deux états d'équilibre stables développée au Chapitre 2 est, sans doute, l'un des points de ce travail de thèse qui ouvre le plus de perspectives. La matrice de transition, utilisée ici pour comparer la matrice de communauté et les matrices des analyses entrée-sortie, permet d'ailleurs de mieux prendre en compte la trajectoire du système entre les deux points d'équilibre stables, à la suite d'une *press perturbation*. En faisant l'hypothèse de l'existence de tels points pour le système considéré, c'est très certainement cette dynamique transitoire qui peut réellement être observée.

De nombreuses publications dans le domaine soulignent la nécessité de valider les "prédictions" de ces approches en les confrontant à des résultats d'expérimentations. Les rares tentatives pour confronter ces approches matricielles à des expérimentations de terrain ont surtout montré les difficultés pratiques de tels essais. Quand bien même une telle expérimentation arriverait à être réalisée à une échelle spatio-temporelle adéquate, comment serait-il possible en pratique de distinguer les effets du choix du modèle sous-jacent (voir le Chapitre 3) des effets des hypothèses des analyses (voir le Chapitre 2), mais aussi des erreurs des estimations des valeurs des interactions (voir le Chapitre 4) et même des effets de la stochasticité ?

Ces réflexions ne visent en aucun cas à supprimer tout intérêt à ces approches matricielles, mais plutôt à soutenir l'idée que l'intérêt de ces approches en écologie appliquée ne réside pas tant dans les prédictions que dans les questions qu'elles posent. Ces méthodes ont en effet joué un rôle majeur dans l'approfondissement des questionnements sur la définition des entités à différents niveaux d'organisation, des interactions entre elles et leurs mesures, et plus généralement sur les mécanismes influençant la dynamique et la persistance des systèmes

écologiques. En ce sens, ces méthodes devraient principalement s'appliquer pour préciser ces questionnements dans le cadre de systèmes particuliers, comme par exemple ici les estuaires. Ces questions sont plus que jamais posées à l'Ecologie en ce début de XXI^{ème} siècle. Aux écologues de prendre la liberté d'inventer encore d'autres façons d'y répondre...

Références bibliographiques

- Abarca-Arenas, L.G., Franco-Lopez, J., Peterson, M.S., Brown-Peterson, N.J. & Valero-Pacheco, E. (2007) Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico based on by-catch. *Fisheries Research*, 87, 46-57.
- Able, K.W. (2005) A re-examination of fish estuarine dependence: evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64, 5-17.
- Abrams, P.A. (1987) On classifying interactions between populations. *Oecologia*, 73, 272-281.
- Abrams, P.A. (2001) Describing and quantifying interspecific interactions: a commentary on recent approaches. *Oikos*, 94, 209-218.
- Abrams, P.A. & Roth, J.D. (1994) The effects of enrichment of three-species food chains with nonlinear functional responses. *Ecology*, 75, 1118-1130.
- Allen, L.J.S. (1983) Persistence and extinction in Lotka-Volterra reaction-diffusion equations. *Mathematical Biosciences*, 65, 1-12.
- Allesina, S. & Bodini, A. (2004) Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions. *Journal of Theoretical Biology*, 230, 351-358.
- Allesina, S. & Bondavalli, C. (2004) WAND: an ecological network analysis user-friendly tool. *Environmental Modelling & Software*, 19, 337-340.
- Allesina, S., Bondavalli, C. & Scharler, U.M. (2005) The consequences of the aggregation of detritus pools in ecological networks. *Ecological Modelling*, 189, 221-232.
- Allesina, S. & Pascual, M. (2008) Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1, 55-64.
- Allesina, S. & Tang, S. (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483, 205-208.
- Anderson, A. (1971) Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom*, 51, 137-157.
- Arditi, R. & Ginzburg, L.R. (2012) *How Species Interact: Altering the Standard View on Trophic Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Arim, M. & Marquet, P.A. (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, 7, 557-564.
- Arkoosh, M.R., Johnson, L., Rossignol, P.A. & Collier, T.K. (2004) Predicting the impact of perturbations on salmon (*Oncorhynchus* spp.) communities: implications for monitoring. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1166-1175.

- Atkins, G.L. (1969) *Multicompartment models for biological systems*. London : Methuen.
- Attrill, M.J. & Rundle, S.D. (2002) Ecotone or ecocline: Ecological boundaries in estuaries. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 55, 929-936.
- Baigent, S. & Hou, Z. (2012) Global Stability of Interior and Boundary Fixed Points for Lotka–Volterra Systems. *Differential Equations and Dynamical Systems*, 20, 53-66.
- Baird, D. & Milne, H. (1981) Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 13, 455-472.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C. & Silliman, B.R. (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81, 169-193.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., Martinez, N.D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J.W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Mindell, D.P., Revilla, E. & Smith, A.B. (2012) Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486, 52-58.
- Baross, J.A., Crump, B. & Simenstad, C.A. (1994) Elevated 'microbial loop' activities in the Columbia River estuarine turbidity maximum. *Changes in fluxes in estuaries: implications from science to management* (eds K.R. Dyer & R.J. Orth). ECSA22/ERF symposium, Plymouth, Septembre 1992, Olsen & Olsen, Fredenborg, Danmark.
- Bascompte, J. (2009) Disentangling the web of life. *Science*, 325, 416-419.
- Bascompte, J. & Melián, C.J. (2005) Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86, 2868-2873.
- Bascompte, J., Melián, C.J. & Sala, E. (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5443-5447.
- Béguer, M., Girardin, M. & Boët, P. (2007) First record of the invasive oriental shrimp *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in France (Gironde Estuary). *Aquatic Invasions*, 2, 132-136.
- Bender, E.A., Case, T.J. & Gilpin, M.E. (1984) Perturbation Experiments in Community Ecology - Theory and Practice. *Ecology*, 65, 1-13.
- Berg, S., Christianou, M., Jonsson, T. & Ebenman, B. (2011) Using sensitivity analysis to identify keystone species and keystone links in size-based food webs. *Oikos*, 120, 510-519.
- Bergstrom, D.M., Lucieer, A., Kiefer, K., Wasley, J., Belbin, L., Pedersen, T.K. & Chown, S.L. (2009) Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology*, 46, 73-81.
- Berlow, E.L. (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, 398, 330-334.

- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J. & Brose, U. (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 187-191.
- Berlow, E.L., Navarrete, S.A., Briggs, C.J., Power, M.E. & Menge, B.A. (1999) Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology*, 80, 2206-2224.
- Berlow, E.L., Neutel, A.M., Cohen, J.E., de Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J.W., Jansen, V.A.A., Jones, J.I., Kokkoris, G.D., Logofet, D.O., McKane, A.J., Montoya, J.M. & Petchey, O. (2004) Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73, 585-598.
- Bersier, L.-F., Banaśek-Richter, C. & Cattin, M.-F. (2002) Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Bodin, N., Tapie, N., Le Ménach, K., Chassot, E., Elie, P., Rochard, E. & Budzinski, H. (2014) PCB contamination in fish community from the Gironde Estuary (France): Blast from the past. *Chemosphere*, 98, 66-72.
- Bodini, A., Giavelli, G. & Rossi, O. (1994) The Qualitative-Analysis of Community Food Webs - Implications for Wildlife Management and Conservation. *Journal of Environmental Management*, 41, 49-65.
- Bondavalli, C., Favilla, S. & Bodini, A. (2009) Quantitative versus qualitative modeling: A complementary approach in ecosystem study. *Computational Biology and Chemistry*, 33, 22-28.
- Borja, A., Dauer, D.M., Elliott, M. & Simenstad, C.A. (2010) Medium- and long-term recovery of estuarine and coastal ecosystems: patterns, rates and restoration effectiveness. *Estuaries and Coasts*, 33, 1249-1260.
- Borrett, S.R., Fath, B.D. & Patten, B.C. (2007) Functional integration of ecological networks through pathway proliferation. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 98-111.
- Borrett, S.R. & Freeze, M.A. (2011) Reconnecting environs to their environment. *Ecological Modelling*, 222, 2393-2403.
- Borrett, S.R., Freeze, M.A. & Salas, A.K. (2011) Equivalence of the realized input and output oriented indirect effects metrics in Ecological Network Analysis. *Ecological Modelling*, 222, 2142-2148.
- Borrett, S.R. & Salas, A.K. (2010) Evidence for resource homogenization in 50 trophic ecosystem networks. *Ecological Modelling*, 221, 1710-1716.
- Borrett, S.R., Whipple, S.J. & Patten, B.C. (2010) Rapid development of indirect effects in ecological networks. *Oikos*, 119, 1136-1148.
- Bronstein, J.L. (1994) Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 9.
- Brose, U., Berlow, E.L. & Martinez, N.D. (2005) Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters*, 8, 1317-1325.

- Caldarelli, G., Higgs, P.G. & McKane, A.J. (1998) Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of Theoretical Biology*, 193, 345-358.
- Carey, M.P., Levin, P.S., Townsend, H., Minello, T.J., Sutton, G.R., Francis, T.B., Harvey, C.J., Toft, J.E., Arkema, K.K., Burke, J.L., Kim, C.-K., Guerry, A.D., Plummer, M., Spiridonov, G. & Ruckelshaus, M. (2013) Characterizing coastal foodwebs with qualitative links to bridge the gap between the theory and the practice of ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science*, in press.
- Case, T.J. & Casten, R.G. (1979) Global Stability and Multiple Domains of Attraction in Ecological Systems. *The American Naturalist*, 113, 705-714.
- Castelnaud, G. (1994) La pêche commerciale. *Livre blanc de l'estuaire de la Gironde* (eds J.L. Mauvais & J.F. Guillaud), pp. 58-67. IFREMER, Agence de l'eau Adour-Garonne.
- Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R. & Gabriel, J.-P. (2004) Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427, 835-839.
- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A. & Sautour, B. (2013) Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: a warming and marinisation consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 134, 150-161.
- Chambers, M.R. & Milne, H. (1975) The production of *Macoma Balthica* (L.) in the Ythan estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 3, 443-455.
- Christensen, V. & Pauly, D. (1992) Ecopath 2 - a Software for Balancing Steady-State Ecosystem Models and Calculating Network Characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169-185.
- Christensen, V. & Walters, C.J. (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172, 109-139.
- Christianou, M. & Kokkoris, G.D. (2008) Complexity does not affect stability in feasible model communities. *Journal of Theoretical Biology*, 253, 162-169.
- Cohen, J.E. (1977) Ratio of prey to predators in community food webs. *Nature*, 270, 165-167.
- Cohen, J.E. (1978) *Food webs and niche space*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Cohen, J.E., Briand, F. & Newman, C.M. (1990) *Community food webs: data and theory*. Springer, Berlin.
- Cohen, J.E., Schittler, D.N., Raffaelli, D.G. & Reuman, D.C. (2009) Food webs are more than the sum of their tritrophic parts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 22335-22340.

- Cole, J.J., Caraco, N.F. & Peierls, B.L. (1992) Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary? *Limnology and Oceanography*, 37, 1608-1617.
- Crowder, L.B., Reagan, D.P. & Freckman, D.W. (1996) Food Web dynamics and applied problems. *Food Webs. Integration of patterns & dynamics* (eds G.A. Polis & K.O. Winemiller), pp. 327-336. Chapman & Hall.
- Dambacher, J.M., Brewer, D.T., Dennis, D.M., Macintyre, M. & Foale, S. (2007) Qualitative modelling of gold mine impacts on Lihir Island's socioeconomic system and reef-edge fish community. *Environmental Science & Technology*, 41, 555-562.
- Dambacher, J.M., Gaughan, D.J., Rochet, M.-J., Rossignol, P.A. & Trenkel, V.M. (2009) Qualitative modelling and indicators of exploited ecosystems. *Fish and Fisheries*, 10, 305-322.
- Dambacher, J.M., Levins, R. & Rossignol, P.A. (2005) Life expectancy change in perturbed communities: Derivation and qualitative analysis. *Mathematical Biosciences*, 197, 1-14.
- Dambacher, J.M., Li, H.W. & Rossignol, P.A. (2002) Relevance of community structure in assessing indeterminacy of ecological predictions. *Ecology*, 83, 1372-1385.
- Dambacher, J.M., Li, H.W. & Rossignol, P.A. (2003) Qualitative predictions in model ecosystems. *Ecological Modelling*, 161, 79-93.
- Dambacher, J.M., Li, H.W., Wolff, J.O. & Rossignol, P.A. (1999) Parsimonious interpretation of the impact of vegetation, food, and predation on snowshoe hare. *Oikos*, 84, 530-532.
- Dambacher, J.M., Luh, H.K., Li, H.W. & Rossignol, P.A. (2003) Qualitative stability and ambiguity in model ecosystems. *American Naturalist*, 161, 876-888.
- Dambacher, J.M. & Ramos-Jiliberto, R. (2007) Understanding and predicting effects of modified interactions through a qualitative analysis of community structure. *Quarterly Review of Biology*, 82, 227-250.
- Dambacher, J.M. & Rossignol, P.A. (2001) The golden rule of complementary feedback. *SIGSAM Bull.*, 35, 1-9.
- Dambacher, J.M., Young, J.W., Olson, R.J., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M.J., Bocanegra-Castillo, N., Alatorre-Ramírez, V., Cooper, S.P. & Duffy, L.M. (2010) Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Progress In Oceanography*, 86, 152-165.
- Dame, J.K. & Christian, R.R. (2006) Uncertainty and the use of network analysis for ecosystem-based fisheries management. *Fisheries*, 31, 331-341.
- Dame, J.K. & Christian, R.R. (2008) Evaluation of ecological network analysis: validation of output. *Ecological Modelling*, 210, 327-338.

- Daskalov, G.M. (2002) Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 53-63.
- Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S. & Mihneva, V. (2007) Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 10518-10523.
- Dauvin, J.-C. & Desroy, N. (2005) The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia*, 540, 13-27.
- David, V., Chardy, P. & Sautour, B. (2006) Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 605.
- David, V., Sautour, B. & Chardy, P. (2007) Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) - Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 429-442.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P. & Leconte, M. (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 171-184.
- Day, J.W., Crump, B.C., Kemp, W.M. & Yañez-Arancibia, A. (2013) *Estuarine ecology, Second edition*. John Wiley & Sons.
- de Ruiter, P.C., Neutel, A.M. & Moore, J.C. (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269, 1257-1260.
- DeAngelis, D.L., Post, W.M. & Travis, C.C. (1986) *Positive feedback in natural systems*. Springer-Verlag.
- Delpech, C., Girardin, M., Lepage, M. & Boët, P. (soumis) Long-term changes within the small fish and shrimp communities of the Gironde estuary (France): Global change and hydro-climatic factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Demmel, J. (1992) The Componentwise Distance to the Nearest Singular Matrix. *SIAM Journal on Matrix Analysis and Applications*, 13, 10-19.
- deRuiter, P.C., Neutel, A.M. & Moore, J.C. (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269, 1257-1260.
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C. & Nkubito, F. (2008) Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries: insights from high frequency sampling in the Seine estuary. *Journal of Plankton Research*, 30, 1329-1342.
- Devreker, D., Souissi, S., Winkler, G., Forget-Leray, J. & Leboulenger, F. (2009) Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: A laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368, 113-123.
- Doak, D.F., Estes, J.A., Halpern, B.S., Jacob, U., Lindberg, D.R., Lovvorn, J., Monson, D.H., Tinker, M.T., Williams, T.M., Wootton, J.T., Carroll, I., Emmerson, M., Micheli, F. &

- Novak, M. (2008) Understanding and predicting ecological dynamics: Are major surprises inevitable? *Ecology*, 89, 952-961.
- Doak, D.F. & Mills, L.S. (1994) A Useful Role for Theory in Conservation. *Ecology*, 75, 615-626.
- Doney, S.C. (2010) The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry. *Science*, 328, 1512-1516.
- Driscoll, D.A. & Lindenmayer, D.B. (2012) Framework to improve the application of theory in ecology and conservation. *Ecological Monographs*, 82, 129-147.
- Drossel, B., Higgs, P.G. & McKane, A.J. (2001) The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *Journal of Theoretical Biology*, 208, 91-107.
- Elliott, M., Burdon, D., Hemingway, K.L. & Apitz, S.E. (2007) Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: confusing management and science - A revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74, 349-366.
- Elliott, M. & Hemingway, K.L. (2008) *Fishes in estuaries*. John Wiley & Sons.
- Elliott, M. & McLusky, D.S. (2002) The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 815-827.
- Elliott, M. & Whitfield, A.K. (2011) Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 94, 306-314.
- Elton, C.S. (1927) *Animal Ecology*. Sedgewick & Jackson, London.
- Emmerson, M., Bezemer, T.M., Hunter, M.D. & Jones, T.H. (2005) Global change alters the stability of food webs. *Global Change Biology*, 11, 490-501.
- Emmerson, M., Bezemer, T.M., Hunter, M.D., Jones, T.H., Masters, G.J. & Van Dam, N.M. (2004) How does global change affect the strength of trophic interactions? *Basic and Applied Ecology*, 5, 505-514.
- Emmerson, M. & Yearsley, J.M. (2004) Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 397-405.
- Emmerson, M.C. & Raffaelli, D. (2004) Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology*, 73, 399-409.
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R. & Wardle, D.A. (2011) Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333, 301-306.

- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F. & Commarieu, M.-V. (2007) Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: origin and lability. *Hydrobiologia*, 588, 245-259.
- Fang, N. & Chen, X.X. (2008) Permanence of a discrete multispecies Lotka–Volterra competition predator–prey system with delays. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 9, 2185-2195.
- Fann, S.L. & Borrett, S.R. (2012) Environ centrality reveals the tendency of indirect effects to homogenize the functional importance of species in ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 294, 74-86.
- Faria, T. (2010) Stability and Extinction for Lotka–Volterra Systems with Infinite Delay. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, 22, 299-324.
- Fath, B.D. & Patten, B.C. (1999) Review of the foundations of network environ analysis. *Ecosystems*, 2, 167-179.
- Fedor, A. & Vasas, V. (2009) The robustness of keystone indices in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 260, 372-378.
- Ferrière, R., Diekmann, U. & Couvet, D. (2004) *Evolutionary conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Finn, J.T. (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology*, 56, 363-380.
- Flake, R.H. (1980) Extension of Levins' Loop Analysis to transient and periodic disturbances. *Ecological Modelling*, 9, 83-90.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global Consequences of Land Use. *Science*, 309, 570-574.
- Gardner, M.R. & Ashby, W.R. (1970) Connectance of Large Dynamic (Cybernetic) Systems: Critical Values for Stability. *Nature*, 228, 784-784.
- Garnier, J., Servais, P., Billen, G., Akopian, M. & Brion, N. (2001) Lower Seine River and estuary (France) carbon and oxygen budgets during low flow. *Estuaries*, 24, 964-976.
- Gattie, D.K., Schramski, J.R., Borrett, S.R., Patten, B.C., Bata, S.A. & Whipple, S.J. (2006) Indirect effects and distributed control in ecosystems: Network environ analysis of a seven-compartment model of nitrogen flow in the Neuse River Estuary, USA—Steady-state analysis. *Ecological Modelling*, 194, 162-177.
- Gillooly, J.F., Allen, A.P. & Brown, J.H. (2005) Food-web structure and dynamics: reconciling alternative ecological currencies. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (eds M. Pascual & J.A. Dunne), pp. 209-220. Oxford University Press, Oxford, U.K.

- Gilpin, M.E. (1979) Spiral chaos in a predator-prey model. *American Naturalist*, 113, 306-308.
- Gloeckner, D.R. & Luczkovich, J.J. (2008) Experimental assessment of trophic impacts from a network model of a seagrass ecosystem: Direct and indirect effects of gulf flounder, spot and pinfish on benthic polychaetes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 357, 109-120.
- Gouzé, J.-L. (1993) Global behavior of n-dimensional lotka–volterra systems. *Mathematical Biosciences*, 113, 231-243.
- Hall, S.J. & Raffaelli, D. (1991) Food-web patterns - lessons from a species-rich web. *Journal of Animal Ecology*, 60, 823-842.
- Hallam, T.G. & Antonios, M.N. (1985) An environ analysis for nonlinear compartment models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 47, 739-748.
- Hannon, B. (1973) The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 41, 535-546.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Haque, M., Sarwardi, S., Preston, S. & Venturino, E. (2011) Effect of delay in a Lotka–Volterra type predator–prey model with a transmissible disease in the predator species. *Mathematical Biosciences*, 234, 47-57.
- Harper-Smith, S., Berlow, E.L., Knapp, R.A., Williams, R. & Martinez, N.D. (2005) Communicating ecology through food webs: visualizing and quantifying the effects of stocking alpine lakes with trout. *Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change* (eds P.C. de Ruiter, V. Wolters & J.C. Moore), pp. 407-423. Academic Press, Elsevier.
- Hastings, A. (1978) Global stability in Lotka-Volterra systems with diffusion. *Journal of Mathematical Biology*, 6, 163-168.
- Hastings, A., Hom, C.L., Ellner, S., Turchin, P. & Godfray, H.C.J. (1993) Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 1-33.
- Hastings, A. & Powell, T. (1991) Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72, 896-903.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J., Middelburg, J.J. & Soetaert, K. (1995) Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Ocean Marine Biology Annual Review*, 33, 1-149.
- Hernandez, M.-J. (2009) Disentangling nature, strength and stability issues in the characterization of population interactions. *Journal of Theoretical Biology*, 261, 107-119.
- Hernandez, M.-J. & Barradas, I. (2003) Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *Journal of Mathematical Biology*, 46, 571-594.

- Higashi, M. (1986a) Extended input-output flow analysis of ecosystems. *Ecological Modelling*, 32, 137-147.
- Higashi, M. (1986b) Residence time in constant compartmental ecosystems. *Ecological Modelling*, 32, 243-250.
- Higashi, M., Burns, T.P. & Patten, B.C. (1989) Food network unfolding: An extension of trophic dynamics for application to natural ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 140, 243-261.
- Higashi, M., Burns, T.P. & Patten, B.C. (1993) Network trophic dynamics: the tempo of energy movement and availability in ecosystems. *Ecological Modelling*, 66, 43-64.
- Higashi, M. & Nakajima, H. (1995) Indirect effects in ecological interaction networks 1. The chain rule approach. *Mathematical Biosciences*, 130, 99-128.
- Higashi, M. & Patten, B.C. (1989) Dominance of Indirect Causality in Ecosystems. *American Naturalist*, 133, 288-302.
- Holling, C.S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Holling, C.S. (1965) The functional response of predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 45, 5-60.
- Holling, C.S. (1966) The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 48, 1-85.
- Holt, R.D. (1977) Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197-229.
- Holt, R.D. (1997) Community modules. *Multitrophic interactions in terrestrial systems* (eds A.C. Gange & V.K. Brown), pp. 333-350. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Holt, R.D., Grover, J. & Tilman, D. (1994) Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144, 741-771.
- Holt, R.D. & Huxel, G.R. (2007) Alternative Prey and the Dynamics of Intraguild Predation: Theoretical Perspectives. *Ecology*, 88, 2706-2712.
- Holt, R.D. & Lawton, J.H. (1993) Apparent competition and enemy-free space in host-parasitoid communities. *American Naturalist*, 142, 623-645.
- Holt, R.D. & Polis, G.A. (1997) A Theoretical Framework for Intraguild Predation. *The American Naturalist*, 149, 745-764.
- Holtgrieve, G.W., Schindler, D.E., Hobbs, W.O., Leavitt, P.R., Ward, E.J., Bunting, L., Chen, G., Finney, B.P., Gregory-Eaves, I., Holmgren, S., Lisac, M.J., Lisi, P.J., Nydick, K., Rogers, L.A., Saros, J.E., Selbie, D.T., Shapley, M.D., Walsh, P.B. & Wolfe, A.P. (2011) A Coherent Signature of Anthropogenic Nitrogen Deposition to Remote Watersheds of the Northern Hemisphere. *Science*, 334, 1545-1548.

- Hosack, G.R., Li, H.W. & Rossignol, P.A. (2009) Sensitivity of system stability to model structure. *Ecological Modelling*, 220, 1054-1062.
- Hou, Z. (2013) On permanence of Lotka–Volterra systems with delays and variable intrinsic growth rates. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 14, 960-975.
- Howe, E. & Simenstad, C. (2011) Isotopic Determination of Food Web Origins in Restoring and Ancient Estuarine Wetlands of the San Francisco Bay and Delta. *Estuaries and Coasts*, 34, 597-617.
- Howe, E.R. & Simenstad, C.A. (2007) Restoration trajectories and food web linkages in San Francisco Bay's estuarine marshes: a manipulative translocation experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 65-76.
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoue, F.O. & Loreau, M. (2000) Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405, 340-344.
- Huxham, M., Raffaelli, D. & Pike, A. (1995) Parasites and food web patterns. *Journal of Animal Ecology*, 64, 168-176.
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Bluthgen, 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., Veen, F.J.F.v., Warren, P.H. & Woodward, G. (2009) Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 253-269.
- Irigoin, X. & Castel, J. (1997) Light Limitation and Distribution of Chlorophyll Pigments in a Highly Turbid Estuary: the Gironde (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, 507-517.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J. & Warner, R.R. (2001) Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, 293, 629-637.
- Jansen, V.A.A. & Kokkoris, G.D. (2003) Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6, 498-502.
- Jordán, F. (2001a) Seasonal changes in the positional importance of components in the trophic flow network of the Chesapeake Bay. *Journal of Marine Systems*, 27, 289-300.
- Jordán, F. (2001b) Strong threads and weak chains? - A graph theoretical estimation of the power of indirect effects. *Community Ecology*, 2, 17-20.
- Jordán, F. (2001c) Trophic fields. *Community Ecology*, 2, 181-185.
- Jordán, F., Benedek, Z. & Podani, J. (2007) Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecological Modelling*, 205, 270-275.
- Jordán, F., Liu, W.-c. & Davis, A.J. (2006) Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112, 535-546.

- Jordán, F., Liu, W.-c. & Mike, Á. (2009) Trophic field overlap: A new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling*, 220, 2899-2907.
- Jordán, F., Liu, W.-C. & Wyatt, T. (2005) Topological constraints on the dynamics of wasp-waist ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 57, 250-263.
- Jordán, F., Liu, W.C. & van Veen, F.J.F. (2003) Quantifying the importance of species and their interactions in a host-parasitoid community. *Community Ecology*, 4, 79-88.
- Jordán, F. & Osváth, G. (2009) The sensitivity of food web topology to temporal data aggregation. *Ecological Modelling*, 220, 3141-3146.
- Jordán, F. & Scheuring, I. (2002) Searching for keystones in ecological networks. *Oikos*, 99, 607-612.
- Jordán, F. & Scheuring, I. (2004) Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews*, 1, 139-172.
- Kazanci, C. (2007) EcoNet: A new software for ecological modeling, simulation and network analysis. *Ecological Modelling*, 208, 3-8.
- Kelly, B.C., Ikonomidou, M.G., Blair, J.D., Morin, A.E. & Gobas, F.A.P.C. (2007) Food Web-Specific Biomagnification of Persistent Organic Pollutants. *Science*, 317, 236-239.
- Kennish, M.J. (2000) *Estuary restoration and maintenance: the National Estuary Program*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Klebanoff, A. & Hastings, A. (1994) Chaos in one predator-two prey models: general results from bifurcation theory. *Mathematical Biosciences*, 122, 221-233.
- Knight, T.M., McCoy, M.W., Chase, J.M., McCoy, K.A. & Holt, R.D. (2005) Trophic cascades across ecosystems. *Nature*, 437, 880-883.
- Koen-Alonso, M. & Yodzis, P. (2005) Multispecies modelling of some components of the marine community of northern and central Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 1490-1512.
- Kokkoris, G.D., Jansen, V.A.A., Loreau, M. & Troumbis, A.Y. (2002) Variability in interaction strength and implications for biodiversity. *Journal of Animal Ecology*, 71, 362-371.
- Kokkoris, G.D., Troumbis, A.Y. & Lawton, J.H. (1999) Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecology Letters*, 2, 70-74.
- Kondoh, M. (2008) Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 16631-16635.
- Krause, A.E., Frank, K.A., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E. & Taylor, W.W. (2003) Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426, 282-285.

- Kuang, Y., Smith, H.L. & Martin, R.H. (1991) Global stability for infinite-delay, dispersive Lotka-Volterra systems: Weakly interacting populations in nearly identical patches. *Journal of Dynamics and Differential Equations*, 3, 339-360.
- Kuris, A.M., Hechinger, R.F., Shaw, J.C., Whitney, K.L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C.A., Dobson, A.P., Dunham, E.J., Fredensborg, B.L., Huspeni, T.C., Lorda, J., Mababa, L., Mancini, F.T., Mora, A.B., Pickering, M., Talhouk, N.L., Torchin, M.E. & Lafferty, K.D. (2008) Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454, 515-518.
- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R. & Thielges, D.W. (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*, 11, 533-546.
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2006) Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 11211-11216.
- Lafferty, K.D. & Kuris, A.M. (2009) Parasites reduce food web robustness because they are sensitive to secondary extinction as illustrated by an invasive estuarine snail. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 364, 1659-1663.
- Laska, M.S. & Wootton, J.T. (1998) Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology*, 79, 461-476.
- Lassalle, G., Nelva Pasqual, J.-S., Boët, P., Rochet, M.-J., Trenkel, V.M. & Niquil, N. (2014) Combining quantitative and qualitative models to identify functional groups for monitoring changes in the Bay of Biscay continental shelf exploited foodweb. *ICES Journal of Marine Science*, 71, 105-117.
- Lawton, J.H. & Jones, C.G. (1993) Linking species and ecosystem perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 311-313.
- Le Bris, H. & Glémarec, M. (1996) Marine and Brackish Ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with Particular Reference to the Effect of the Turbidity Maxima. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42, 737-753.
- Le Treut, H.C. (2013) Prévoir pour agir. La Région Aquitaine anticipe le changement climatique. Presses Universitaires de Bordeaux / LGPA-éditions, Pessac.
- Leaper, R. & Raffaelli, D. (1999) Defining the abundance body-size constraint space: data from a real food web. *Ecology Letters*, 2, 191-199.
- Leibold, M. (1996) A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *American Naturalist*, 147, 784-812.
- Leontief, W. (1936) Quantitative input-output relations in the economic system of the United States. *Review of Economics and Statistics*, 18, 105-125.

- Leontief, W. (1951) *The structure of the American Economy, 1919-1939*. Oxford Univ. Press.
- Leontief, W. (1966) *Input-output economics*. Oxford University Press, New York, USA.
- Levins, R. (1968) *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton Univ. Press, Princeton
- Levins, R. (1974) The qualitative analysis of partially specified systems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 231, 123-138.
- Li, X.-Z., Tang, C.-L. & Ji, X.-H. (1999) The criteria for globally stable equilibrium in n-dimensional Lotka-Volterra systems. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 240, 600-606.
- Liao, X., Zhou, S. & Chen, Y. (2007) Permanence for a discrete time Lotka–Volterra type food-chain model with delays. *Applied Mathematics and Computation*, 186, 279-285.
- Libralato, S., Christensen, V. & Pauly, D. (2006) A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195, 153-171.
- Lindeman, R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of Ecology. *Ecology*, 23, 399-417.
- Livingston, R.J. (2006) *Restoration of aquatic ecosystems*. Taylor and Francis, Boca Raton, Floride, USA.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & Rochard, E. (2008) Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 13-25.
- Lobry, J., Lepage, M. & Rochard, É. (2006) From seasonal patterns to a reference situation in estuarine environment: example of the small fish and shrimp fauna of the Gironde Estuary (SW France). *ECSA 41st International Conference “Measuring and managing changes in estuaries and lagoons”*. Venice.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E. & Elie, P. (2003) Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources*, 16, 47-58.
- Loehle, C. (1990) Indirect Effects: A Critique and Alternate Methods. *Ecology*, 71, 2382-2386.
- Loeuille, N. (2010) Consequences of adaptive foraging in diverse communities. *Functional Ecology*, 24, 18-27.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2004) Nutrient enrichment and food chains: can evolution buffer top-down control? *Theoretical Population Biology*, 65, 285-298.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2005) Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5761-5766.

- Loeuille, N. & Loreau, M. (2006) Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9, 171-178.
- Logofet, D.O. (1993) *Matrices and Graphs: stability problems in mathematical ecology*. CRC Press.
- Loreau, M. (2010a) *From populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Loreau, M. (2010b) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 49-60.
- Lotka, A.J. (1920) Undamped oscillations derived from the law of mass action. *Journal of the American Chemical Society*, 42, 1595-1599.
- Lotka, A.J. (1925) *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Lotze, H.K. (2010) Historical reconstruction of human-induced changes in U.S. estuaries. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 48, 267-338.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. & Jackson, J.B.C. (2006) Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science*, 312, 1806-1809.
- Lu, W. & Chen, T. (2007) Positive Solutions of General Delayed Competitive or Cooperative Lotka-Volterra Systems. *Advances in Neural Networks – ISNN 2007* (eds D. Liu, S. Fei, Z.-G. Hou, H. Zhang & C. Sun), pp. 1034-1044. Springer Berlin Heidelberg.
- MacArthur, R. (1955) Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36, 533-536.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Marchand, J. (1993) The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 27, 427-436.
- Martin, T.J. (1988) Interaction of salinity and temperature as a mechanism for spatial separation of three co-existing species of Ambassidae (Cuvier) (Teleostei) in estuaries on the south-east coast of Africa. *Journal of Fish Biology*, 33, 9-15.
- Martinez, N.D. (1991) Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61, 367-392.
- Martinez, N.D. (1992) Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 139, 1208-1218.
- Marzloff, M.P., Dambacher, J.M., Johnson, C.R., Little, L.R. & Frusher, S.D. (2011) Exploring alternative states in ecological systems with a qualitative analysis of community feedback. *Ecological Modelling*, 222, 2651-2662.

- Mason, S.J. (1953) Feedback theory: some properties of signal flow graphs. *Proceedings of the Institute of Radio Engineers*, 41, 1144-1156.
- Massol, F., Gravel, D., Mouquet, N., Cadotte, M.W., Fukami, T. & Leibold, M.A. (2011) Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*, 14, 313-323.
- Maurer, B.A. (1987) Scaling of biological community structure: a systems approach to community complexity. *Journal of Theoretical Biology*, 127, 97-110.
- May, R.M. (1973a) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Second edition edn. Princeton Univ. Press, Princeton and Oxford.
- May, R.M. (1973b) Qualitative Stability in Model Ecosystems. *Ecology*, 54, 638-641.
- May, R.M. (1974) Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, 186, 645-647.
- McCann, K. & Hastings, A. (1997) Re-Evaluating the Omnivory-Stability Relationship in Food Webs. *Proceedings: Biological Sciences*, 264, 1249-1254.
- McCann, K.S. (2000) The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228-233.
- McCann, K.S., Hastings, A. & Huxel, G.R. (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395.
- McCann, K.S. & Yodzis, P. (1994a) Biological conditions for chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 75, 561-564.
- McCann, K.S. & Yodzis, P. (1994b) Nonlinear dynamics and population disappearances. *The American Naturalist*, 144, 873-879.
- McCoy, M.W., Barfield, M. & Holt, R.D. (2009) Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. *Oikos*, 118, 87-100.
- McGinnis, J.T., Golley, F.B., Clements, R.G., Child, G.I. & Duever, M.J. (1969) Elemental and hydrologic budgets of the Panamanian tropical moist forest. *BioScience*, 19, 697-700.
- McKane, A.J. (2004) Evolving complex food webs. *European Physical Journal B*, 38, 287-295.
- McLusky, D. (1993) Marine and estuarine gradients — An overview. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 27, 489-493.
- McLusky, D.S. (1989) *The Estuarine Ecosystem*. Blackie, Glasgow-London.
- McLusky, D.S. & Elliott, M. (2004) *The estuarine ecosystem: ecology, threats, and management*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

- Memmott, J. (2009) Food webs: a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problems? *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 364, 1693-1699.
- Meng, X. & Chen, L. (2006) Almost periodic solution of non-autonomous Lotka–Volterra predator–prey dispersal system with delays. *Journal of Theoretical Biology*, 243, 562-574.
- Menge, B.A. (1997) Detection of direct versus indirect effects: were experiments long enough? *The American Naturalist*, 149, 801-823.
- Menge, B.A., Berlow, E.L., Blanchette, C.A., Navarrete, S.A. & Yamada, S.B. (1994) The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. *Ecological Monographs*, 64, 249-286.
- Metcalf, S.J. (2010) Qualitative Models to Complement Quantitative Ecosystem Models for the Analysis of Data-Limited Marine Ecosystems and Fisheries. *Reviews in Fisheries Science*, 18, 248-265.
- Metcalf, S.J., Dambacher, J.M., Hobday, A.J. & Lyle, J.M. (2008) Importance of trophic information, simplification and aggregation error in ecosystem models. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 25-36.
- Metcalf, S.J., Moyle, K. & Gaughan, D.J. (2010) Qualitative analysis of recreational fisher response and the ecosystem impacts of management strategies in a data-limited situation. *Fisheries Research*, 106, 289-297.
- Metcalf, S.J., Pember, M.B. & Bellchambers, L.M. (2011) Identifying indicators of the effects of fishing using alternative models, uncertainty, and aggregation error. *ICES Journal of Marine Science*, 68, 1417-1425.
- Miller, T.E. & Travis, J. (1996) The evolutionary role of indirect effects in communities. *Ecology*, 77, 1329-1335.
- Milne, H. & Dunnet, G.M. (1972) Standing crop, productivity, and trophic relations of the fauna of the Ythan estuary. *The estuarine Environment* (eds R.S.K. Barnes & J. Green), pp. 86-106. Applied Science Publishers, U. K.
- Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. & Alon, U. (2002) Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks. *Science*, 298, 824-827.
- Minc, H. (1978) *Permanents*. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, UK.
- Montoya, J.M., Woodward, G., Emmerson, M.C. & Sole, R.V. (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology*, 90, 2426-2433.
- Moon, D.C. & Stiling, P. (2000) Relative importance of abiotically induced direct and indirect effects on a salt-marsh herbivore. *Ecology*, 81, 470-481.
- Moon, D.C. & Stiling, P. (2002) The effects of salinity and nutrients, on a tritrophic salt-marsh system. *Ecology*, 83, 2465-2476.

- Moon, D.C. & Stiling, P. (2004) The influence of a salinity and nutrient gradient on coastal vs. upland tritrophic complexes. *Ecology*, 85, 2709-2716.
- Moore, J.C. & de Ruiter, P.C. (2012) *Energetic Food Webs: An Analysis of Real and Model Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.
- Moore, J.C., de Ruiter, P.C. & Hunt, H.W. (1993) Influence of productivity on the stability of real and model ecosystems. *Science*, 261, 906-908.
- Moore, J.C., de Ruiter, P.C., Hunt, H.W., Coleman, D.C. & Freckman, D.W. (1996) Microcosms and soil Ecology: Critical Linkages between Fields Studies and Modelling Food Webs. *Ecology*, 77, 694-705.
- Morin, P.J., Lawler, S.P. & Johnson, E.A. (1988) Competition Between Aquatic Insects and Vertebrates: Interaction Strength and Higher Order Interactions. *Ecology*, 69, 1401-1409.
- Morissette, L., Christensen, V. & Pauly, D. (2012) Marine Mammal Impacts in Exploited Ecosystems: Would Large Scale Culling Benefit Fisheries? *PLoS ONE*, 7, e43966.
- Morissette, L., Kaschner, K. & Gerber, L.R. (2010a) Ecosystem models clarify the trophic role of whales off Northwest Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 289-302.
- Morissette, L., Kaschner, K. & Gerber, L.R. (2010b) 'Whales eat fish'? Demystifying the myth in the Caribbean marine ecosystem. *Fish and Fisheries*, 11, 388-404.
- Morissette, L., Pedersen, T. & Nilsen, M. (2009) Comparing pristine and depleted ecosystems: The Sør fjord, Norway versus the Gulf of St. Lawrence, Canada. Effects of intense fisheries on marine ecosystems. *Progress In Oceanography*, 81, 174-187.
- Mouny, P., Claude Dauvin, J., Bessineton, C., Elkaim, B. & Simon, S. (1998) Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia*, 373-374, 333-347.
- Mulholland, R.J. & Keener, M.S. (1974) Analysis of linear compartment models for ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 44, 105-116.
- Muroya, Y. (2004) Persistence and global stability in Lotka-Volterra delay differential systems. *Applied Mathematics Letters*, 17, 795-800.
- Nakajima, H. (1992) Sensitivity and Stability of Flow Networks. *Ecological Modelling*, 62, 123-133.
- Nakajima, H. & Higashi, M. (1995) Indirect effects in ecological interaction networks 2. The conjugate variable approach. *Mathematical Biosciences*, 130, 129-150.
- Namba, T., Tanabe, K. & Maeda, N. (2008) Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*, 5, 73-85.
- Neuhauser, C. & Pacala, S.W. (1999) An Explicitly Spatial Version of the Lotka-Volterra Model with Interspecific Competition. *The Annals of Applied Probability*, 9, 1226-1259.

- Neutel, A.-M., Heesterbeek, J.A.P. & de Ruiter, P.C. (2002) Stability in Real Food Webs: Weak Links in Long Loops. *Science*, 296, 1120-1123.
- Neutel, A.-M., Heesterbeek, J.A.P., van de Koppel, J., Hoenderboom, G., Vos, A., Kaldewey, C., Berendse, F. & de Ruiter, P.C. (2007) Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 449, 599-602.
- Nicholson, E. & Possingham, H.P. (2007) Making conservation decisions under uncertainty for the persistence of multiple species. *Ecological Applications*, 17, 251-265.
- Niquil, N., Jackson, G.A., Legendre, L. & Delesalle, B. (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 165, 17-29.
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J. & Sullivan, B. (1986) Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, 12, 43-71.
- Novak, M., Wootton, J.T., Doak, D.F., Emmerson, M., Estes, J.A., Jacob, U., Tinker, M.T. & Yeakel, J.D. (in prep.) Predicting species responses to perturbations: What is the community matrix?
- Novak, M., Wootton, J.T., Doak, D.F., Emmerson, M., Estes, J.A. & Tinker, M.T. (2011) Predicting community responses to perturbations in the face of imperfect knowledge and network complexity. *Ecology*, 92, 836-846.
- O'Neill, R.V. & Styron, C.E. (1970) Applications of compartment modeling techniques to Collembola population studies. *American Midland Naturalist*, 83, 489-495.
- O'Gorman, E.J., Jacob, U., Jonsson, T. & Emmerson, M.C. (2010) Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 79, 682-692.
- Odum, E.P. (1953) *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Odum, E.P. (1980) The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling, and detritus based food chains. *Estuarine Perspectives* (ed. V.S. Kennedy), pp. 485-495. Academic Press, New York.
- Odum, W.E., Fisher, J.S. & Pickral, J.C. (1979) Factors controlling the flux of particulate organic carbon from estuarine wetlands. *Ecological processes in coastal and marine systems* (ed. R.J. Livingstone), pp. 69-80. Plenum Press, New York.
- Odum, W.E., Odum, E.P. & Odum, H.T. (1995) Nature's pulsing paradigm. *Estuaries*, 18, 547-555.
- Oguz, T. & Gilbert, D. (2007) Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: Evidence for regime-shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54, 220-242.

- Oguz, T., Salihoglu, B., Moncheva, S. & Abaza, V. (2012) Regional peculiarities of community-wide trophic cascades in strongly degraded Black Sea food web. *Journal of Plankton Research*, 34, 338-343.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J. & Niemala, P. (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, 118, 240-261.
- Olf, H., Alonso, D., Berg, M.P., Eriksson, B.K., Loreau, M., Piersma, T. & Rooney, N. (2009) Parallel ecological networks in ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364, 1755-1779.
- Ortiz, M. (2003) Qualitative modelling of the kelp forest of *Lessonia nigrescens* Bory (Laminariales : Phaeophyta) in eulittoral marine ecosystems of the south-east Pacific: an approach to management plan assessment. *Aquaculture*, 220, 423-436.
- Ortiz, M. (2008) The effect of a crab predator (*Cancer porteri*) on secondary producers versus ecological model predictions in Tongoy Bay (south-east Pacific coast): implications for management and fisheries. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 923-929.
- Ortiz, M. & Stotz, W. (2007) Ecological and eco-social models for the introduction of the abalone *Haliotis discus hannai* into benthic systems of north-central Chile: sustainability assessment. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 17, 89-105.
- Ortiz, M. & Wolff, M. (2004) Qualitative modelling for the Caete Mangrove Estuary (North Brazil): a preliminary approach to an integrated eco-social analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 61, 243-250.
- Ortiz, M. & Wolff, M. (2008) Mass-balanced trophic and loop models of complex benthic systems in northern Chile (SE Pacific) to improve sustainable interventions: a comparative analysis. *Hydrobiologia*, 605, 1-10.
- Paine, R.T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100, 65-75.
- Paine, R.T. (1974) Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15, 93-120.
- Paine, R.T. (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.
- Paine, R.T. (1988) Food webs - Road maps of interaction or grist for theoretical development. *Ecology*, 69, 1648-1654.
- Paine, R.T. (1992) Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature*, 355, 73-75.
- Palmer, M.A. (2009) Reforming watershed restoration: science in need of application and applications in need of science. *Estuaries and Coasts*, 32, 1-17.

- Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P. & Girardin, M. (2008) A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78, 267-279.
- Pasquaud, S., Pillet, M., David, V., Sautour, B. & Elie, P. (2010) Determination of fish trophic levels in an estuarine system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 237-246.
- Patten, B.C. (1982) Environs - relativistic elementary particles for ecology. *American Naturalist*, 119, 179-219.
- Patten, B.C. (1985) Energy cycling in the ecosystem. *Ecological Modelling*, 28, 1-71.
- Patten, B.C. (1990) Environ Theory and Indirect Effects: A Reply to Loehle. *Ecology*, 71, 2386-2393.
- Patten, B.C. (1992) Energy, emergy and environs. *Ecological Modelling*, 62, 29-69.
- Patten, B.C. (2006) Network perspectives on ecological indicators and actuators: Enfolding, observability, and controllability. *Ecological Indicators*, 6, 6-23.
- Patten, B.C., Bosserman, R.W., Finn, J.T. & Cale, W.G. (1976) Propagation of cause in ecosystems. *Systems analysis and simulation in ecology* (ed. B.C. Patten). Academic Press, New York, USA.
- Patten, B.C., Higashi, M. & Burns, T.P. (1990) Trophic dynamics in ecosystem networks: Significance of cycles and storage. *Ecological Modelling*, 51, 1-28.
- Patten, B.C. & Jorgensen, S.E. (1996) *Complex ecology: the part-whole relation in ecosystems*. Prentice-Hall PTR, Englewood Cliffs, USA.
- Patten, B.C. & Witkamp, M. (1967) Systems analysis of ¹³⁴Cs kinetics in terrestrial microcosms. *Ecology*, 48, 813-825.
- Peñuelas, J., Sardans, J., Rivas-ubach, A. & Janssens, I.A. (2012) The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 18, 3-6.
- Peters, R.H. (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Piazza, B.P. & La Peyre, M.K. (2012) Measuring Changes in Consumer Resource Availability to Riverine Pulsing in Breton Sound, Louisiana, USA. *PLoS ONE*, 7, e37536.
- Pilette, R. (1989) Evaluating Direct and Indirect Effects in Ecosystems. *American Naturalist*, 133, 303-307.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350, 669-674.
- Polis, G.A. (1991) Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist*, 138, 123-155.

- Polis, G.A., Anderson, W.B. & Holt, R.D. (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 289-316.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. (1992) Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 151-154.
- Polis, G.A. & Hurd, S.D. (1995) Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 4382-4386.
- Polis, G.A. & Hurd, S.D. (1996) Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small island and coastal land communities. *The American Naturalist*, 147, 396-423.
- Polis, G.A., Myers, C.A. & Holt, R.D. (1989) The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- Potter, I.C., Chuwen, B.M., Hoeksema, S.D. & Elliott, M. (2010) The concept of an estuary: a definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 87, 497-500.
- Power, M.E., Matthews, W.J. & Stewart, A.J. (1985) Grazing Minnows, Piscivorous Bass, and Stream Algae: Dynamics of a Strong Interaction. *Ecology*, 66, 1448-1456.
- Pronier, O. & Rochard, E. (1998) Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmérus eperlanus*, Osmériformes, Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 350-51, 479-497.
- Puccia, C.J. & Levins, R. (1985) *Qualitative Modeling of Complex Systems: An introduction to Loop Analysis and Time Averaging*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Qiu, J. & Cao, J. (2008) Exponential stability of a competitive Lotka–Volterra system with delays. *Applied Mathematics and Computation*, 201, 819-829.
- R Development Core Team (2005) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaelli, D. (1999) Nutrient enrichment and trophic organisation in an estuarine food web. *Acta Oecologica*, 20, 449-461.
- Raffaelli, D. & Hall, S.J. (1992) Compartments and Predation in an Estuarine Food Web. *Journal of Animal Ecology*, 61, 551-560.
- Ramos-Jiliberto, R., Garay-Narváez, L. & Medina, M. (2012) Retrospective qualitative analysis of ecological networks under environmental perturbation: a copper-polluted intertidal community as a case study. *Ecotoxicology*, 21, 234-243.

- Ramsey, D. & Veltman, C. (2005) Predicting the effects of perturbations on ecological communities: what can qualitative models offer? *Journal of Animal Ecology*, 74, 905-916.
- Rasmussen, J.B., Gunn, J.M., Sherwood, G.D., Iles, A., Gagnon, A., Campbell, P.G.C. & Hontela, A. (2008) Direct and Indirect (Foodweb Mediated) Effects of Metal Exposure on the Growth of Yellow Perch (*Perca flavescens*): Implications for Ecological Risk Assessment. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*, 14, 317-350.
- Raymond, B., McInnes, J., Dambacher, J.M., Way, S. & Bergstrom, D.M. (2011) Qualitative modelling of invasive species eradication on subantarctic Macquarie Island. *Journal of Applied Ecology*, 48, 181-191.
- Remane, A. (1934) Die Brackwasserfauna. *Verheine Deutsche Zoologische Gesellschaft*, 36, 34-74.
- Remane, A. & Schlieper, C. (1971) *Biology of Brackish Water*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Rochard, E., Lepage, M., Dumont, P., Tremblay, S. & Gazeau, C. (2001) Downstream migration of juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries*, 24, 108-115.
- Rochette, S., Lobry, J., Lepage, M. & Boet, P. (2009) Dealing with uncertainty in qualitative models with a semi-quantitative approach based on simulations. Application to the Gironde estuarine food web (France). *Ecological Modelling*, 220, 122-132.
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P. & Le Pape, O. (2010) Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe). *Journal of Sea Research*, 64, 34-44.
- Rooney, N. & McCann, K.S. (2012) Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 40-46.
- Rosenzweig, M.L. (1973) Exploitation in three trophic levels. *American Naturalist*, 107, 275-294.
- Rybarczyk, H. & Elkaim, B. (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 58, 775-791.
- Savage, C., Thrush, S.F., Lohrer, A.M. & Hewitt, J.E. (2012) Ecosystem Services Transcend Boundaries: Estuaries Provide Resource Subsidies and Influence Functional Diversity in Coastal Benthic Communities. *PLoS ONE*, 7, e42708.
- Savoye, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H. & Sautour, B. (2012) Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108, 16-28.

- Schäfer, J., Blanc, G., Lapaquellerie, Y., Maillet, N., Maneux, E. & Etcheber, H. (2002) Ten-year observation of the Gironde tributary fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Marine Chemistry*, 79, 229-242.
- Scharler, U.M. & Fath, B.D. (2009) Comparing network analysis methodologies for consumer-resource relations at species and ecosystems scales. *Ecological Modelling*, 220, 3210-3218.
- Schmitz, O.J. (1997) Press perturbations and the predictability of ecological interactions in a food web. *Ecology*, 78, 55-69.
- Schramski, J.R., Gattie, D.K., Patten, B.C., Borrett, S.R., Fath, B.D., Thomas, C.R. & Whipple, S.J. (2006) Indirect effects and distributed control in ecosystems:: Distributed control in the environ networks of a seven-compartment model of nitrogen flow in the Neuse River Estuary, USA—Steady-state analysis. *Ecological Modelling*, 194, 189-201.
- Schramski, J.R., Gattie, D.K., Patten, B.C., Borrett, S.R., Fath, B.D. & Whipple, S.J. (2007) Indirect effects and distributed control in ecosystems: Distributed control in the environ networks of a seven-compartment model of nitrogen flow in the Neuse River Estuary, USA - Time series analysis. *Ecological Modelling*, 206, 18-30.
- Scott, J.J. & Kirkpatrick, J.B. (2008) Rabbits, landslips and vegetation change on the coastal slopes of subantarctic Macquarie Island, 1980–2007: implications for management. *Polar Biology*, 31, 409-419.
- Scotti, M., Bondavalli, C. & Bodini, A. (2009) Linking trophic positions and flow structure constraints in ecological networks: Energy transfer efficiency or topology effect? *Ecological Modelling*, 220, 3070-3080.
- Seifert, R.P. & Seifert, F.H. (1976) A Community Matrix Analysis of Heliconia Insect Communities. *The American Naturalist*, 110, 461-483.
- Selleslagh, J., Lobry, J., Amara, R., Brylinski, J.-M. & Boët, P. (2012a) Trophic functioning of a coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: A French case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 112, 73-85.
- Selleslagh, J., Lobry, J., N'Zigou, A.R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B. & Boët, P. (2012b) Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 243-254.
- Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2002) A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 10500-10505.
- Silliman, B.R. & Zieman, J.C. (2001) Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. *Ecology*, 82, 2830-2845.
- Solomon, C.T., Roth, B.M., Hrabik, T.R. & Vander Zanden, M.J. (2011) Comparing energetic and dynamic descriptions of a single food web linkage. *Oikos*, 120, 194-199.

- Sottolichio, A. & Castaing, P. (1999) A synthesis on seasonal dynamics of highly-concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série Ila: Sciences de la Terre et des Planètes*, 329, 795-800.
- Sprott, J.C., Wildenberg, J.C. & Azizi, Y. (2005) A simple spatiotemporal chaotic Lotka-Volterra model. *Chaos, Solitons and Fractals*, 26, 1035-1043.
- Stone, L. (1990) Phytoplankton-bacteria-protozoa interactions: a qualitative model portraying indirect effects. *Marine Ecology Progress Series*, 64, 137-145.
- Stone, L. & Roberts, A. (1991) Conditions for a Species to Gain Advantage from the Presence of Competitors. *Ecology*, 72, 1964-1972.
- Stone, L. & Weisburd, R.S.J. (1992) Positive feedback in aquatic ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 263-267.
- Strauss, S.Y. (1991) Indirect effects in community ecology: Their definition, study and importance. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 206-210.
- Strobeck, C. (1973) N Species Competition. *Ecology*, 54, 650-654.
- Strong, D.R. (1988) Food Web theory: a ladder for picking strawberries? *Ecology*, 69, 1647.
- Struk, O.O. & Tkachenko, V.I. (2002) On Impulsive Lotka–Volterra Systems with Diffusion. *Ukrainian Mathematical Journal*, 54, 629-646.
- Sugihara, G., Schoenly, K. & Trombla, A. (1989) Scale invariance in food web properties. *Science*, 245, 48-52.
- Summers, R.W. (1980) The diet and feeding behaviour of the flounder *Platichthys flesus* (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11, 217-232.
- Szyrmer, J. & Ulanowicz, R.E. (1987) Total flows in ecosystems. *Ecological Modelling*, 35, 123-136.
- Takeuchi, Y. (1986) Global stability in generalized Lotka-Volterra diffusion systems. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 116, 209-221.
- Takeuchi, Y. (1989) Diffusion-mediated persistence in two-species competition Lotka-Volterra model. *Mathematical Biosciences*, 95, 65-83.
- Tanabe, K. & Namba, T. (2005) Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology*, 86, 3411-3414.
- Tang, X., Cao, D. & Zou, X. (2006) Global attractivity of positive periodic solution to periodic Lotka–Volterra competition systems with pure delay. *Journal of Differential Equations*, 228, 580-610.
- Teng, Z. & Li, Z. (2000) Permanence and asymptotic behavior of the N-Species nonautonomous Lotka-Volterra competitive systems. *Computers & Mathematics with Applications*, 39, 107-116.

- Thébault, E. & Fontaine, C. (2010) Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science*, 329, 853-856.
- Thom, R.M. (1981) Primary productivity and carbon input to Grays Harbor estuary, Washington. US Army Corps Eng., Seattle Dist., Seattle, WA.
- Thompson, J.N. (1988) Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 65-87.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B. & Tylianakis, J.M. (2012) Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 689-697.
- Tilman, D. (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338-348.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Travis, C.C. & Post, W.M. (1979) Dynamics and comparative statics of mutualistic communities. *Journal of Theoretical Biology*, 78, 553-571.
- Ulanowicz, R.E. (1986) *Growth and development: ecosystem phenomenology*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Ulanowicz, R.E. (2003) Some steps toward a central theory of ecosystem dynamics. *Computational Biology and Chemistry*, 27, 523-530.
- Ulanowicz, R.E. (2004) Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry*, 28, 321-339.
- Ulanowicz, R.E. & Abarca-Arenas, L.G. (1997) An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling*, 95, 1-10.
- Ulanowicz, R.E., Jorgensen, S.E. & Fath, B.D. (2006) Exergy, information and aggradation: An ecosystems reconciliation. *Ecological Modelling*, 198, 520-524.
- Ulanowicz, R.E. & Kay, J.J. (1991) A package for the analysis of ecosystem flow networks. *Environmental Software*, 6, 131-142.
- Ulanowicz, R.E. & Puccia, C.J. (1990) Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5, 7-16.
- Ulanowicz, R.E. & Scharler, U.M. (2008) Least-inference methods for constructing networks of trophic flows. *Ecological Modelling*, 210, 278-286.
- Valiant, L.G. (1979) The complexity of computing the permanent. *Theoretical Computer Science*, 8, 189-201.
- van den Berg, H.A. (1998) Propagation of permanent perturbations in food chains and food webs. *Ecological Modelling*, 107, 225-235.

- van den Driessche, P. & Zeeman, M.L. (1998) Three-dimensional competitive Lotka-Volterra systems with no periodic orbits. *SIAM Journal of Applied Mathematics*, 58, 227-234.
- Vander Zanden, M.J., Olden, J.D. & Gratton, C. (2006) Food-Web approaches in restoration ecology. *Foundations of restoration ecology* (eds D.A. Falk, M.A. Palomer & J.B. Zedler), pp. 165-189. Island Press, Washington, USA.
- Vandermeer, J.H. (1970) The Community Matrix and the Number of Species in a Community. *The American Naturalist*, 104, 73-83.
- Vandermeer, J.H. (1972) On the Covariance of the Community Matrix. *Ecology*, 53, 187-189.
- Vézina, A.F. (1989) Construction of flow networks using inverse methods. *Network analysis in marine ecology* (eds F. Wulff, J.G. Field & K.H. Mann), pp. 62-81. Springer-Verlag, Berlin.
- Vézina, A.F. & Pahlow, M. (2003) Reconstruction of ecosystem flows using inverse methods: how well do they work? *Journal of Marine Systems*, 40-41, 55-77.
- Vézina, A.F. & Platt, T. (1988) Food web dynamics in the oceans. 1. Best-estimates of flow networks using inverse methods. *Marine Ecology Progress Series*, 42, 269-287.
- Vézina, A.F. & Savenkoff, C. (1999) Inverse modeling of carbon and nitrogen flows in the pelagic food web of the northeast subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 46, 2909-2939.
- Vitousek, P., Mooney, H., Lubchenco, J. & Melillo, J. (2008) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Urban Ecology* (eds J. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon & C. ZumBrunnen), pp. 3-13. Springer US.
- Volterra, V. (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558-560.
- Wang, R. & Xiao, D. (2010) Bifurcations and chaotic dynamics in a 4-dimensional competitive Lotka–Volterra system. *Nonlinear Dynamics*, 59, 411-422.
- Werner, E.E. & Peacor, S.D. (2003) A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities. *Ecology*, 84, 1083-1100.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122-126.
- Whitfield, A.K., Adams, J.B., Bate, G.C., Bezuidenhout, K., Bornman, T.G., Cowley, P.D., Froneman, P.W., Gama, P.T., James, N.C., Mackenzie, B., Riddin, T., Snow, G.C., Strydom, N.A., Taljaard, S., Terörde, A.I., Theron, A.K., Turpie, J.K., van Niekerk, L., Vorwerk, P.D. & Wooldridge, T.H. (2008) A multidisciplinary study of a small, temporarily open/closed South African estuary, with particular emphasis on the influence of mouth state on the ecology of the system. *African Journal of Marine Science*, 30, 453-473.

- Whitfield, A.K. & Elliott, M. (2012) Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts. *Treatise on estuarine and coastal science* (eds E. Wolanski & D.S. McLusky). Elsevier, Amsterdam.
- Wiegert, R.G. & Kozlowski, J. (1984) Indirect Causality in Ecosystems. *American Naturalist*, 124, 293-298.
- Wildenberg, J.C., Vano, J.A. & Sprott, J.C. (2006) Complex spatiotemporal dynamics in Lotka-Volterra ring systems. *Ecological Complexity*, 3, 140-147.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- Williot, P., Rochard, E., Desse-Berset, N., Kirschbaum, F. & Gessner, J.E. (2011) Biology and Conservation of the European Sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758. *The Reunion of the European and Atlantic Sturgeons*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Wilson, R.J., Davies, Z.G. & Thomas, C.D. (2010) Linking habitat use to range expansion rates in fragmented landscapes: a metapopulation approach. *Ecography*, 33, 73-82.
- Wilson, W.G., Deroos, A.M. & Mccauley, E. (1993) Spatial instabilities within the diffusive Lotka-Volterra system: individual-based simulation results. *Theoretical Population Biology*, 43, 91-127.
- Wolanski, E. (2007) *Estuarine ecohydrology*. Elsevier, Amsterdam.
- Wootton, J.T. (1992) Indirect Effects, Prey Susceptibility, and Habitat Selection: Impacts of Birds on Limpets and Algae. *Ecology*, 73, 981-991.
- Wootton, J.T. (1994) The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443-466.
- Wootton, J.T. (1997) Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds *Ecological Monographs*, 67, 45-64.
- Wootton, J.T. (2002) Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research*, 48, 157-172.
- Wootton, J.T. & Emmerson, M. (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 419-444.
- Wright, J.A. & Lane, P.A. (1985) *Theory of loop analysis*. Ecology - Suppl. Publ.
- Wright, S. (1921) Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*, 20, 557-585.
- Wulff, F., Field, J.G. & Mann, K.H. (1989) *Network analysis in marine ecology: methods and applications*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Yodzis, P. (1988) The Indeterminacy of Ecological Interactions as Perceived Through Perturbation Experiments. *Ecology*, 69, 508-515.

- Yodzis, P. (1998) Local Trophodynamics and the Interaction of Marine Mammals and Fisheries in the Benguela Ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 67, 635-658.
- Yodzis, P. (2000) Diffuse Effects in Food Webs. *Ecology*, 81, 261-266.
- Yodzis, P. (2001) Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 78-84.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 454-459.
- Zedler, J.B. (2001) *Handbook for restoring tidal wetlands*. CRC Press, Boca Raton, Floride, USA.

