

Université de Montréal

Structure et dynamique des communautés multi-espèces : le rôle de l'espace

par

Élise Larose-Filotas

Département de géographie
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiae Doctor (Ph.D.) en géographie

Mai, 2009

© Elise Larose-Filotas, 2009

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Structure et dynamique des communautés multi-espèces : le rôle de l'espace

présentée par :
Élise Larose-Filotas

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Thora Martina Herrmann - président-rapporteur

Lael Parrott - directrice de recherche

Martin Grant - codirecteur

Per Arne Rikvold - membre du jury

Henrik Jeldtoft Jensen - examinateur externe

RÉSUMÉ

Cette thèse porte sur le rôle de l'espace dans l'organisation et dans la dynamique des communautés écologiques multi-espèces. Deux carences peuvent être identifiées dans les études théoriques actuelles portant sur la dimension spatiale des communautés écologiques : l'insuffisance de modèles multi-espèces représentant la dimension spatiale explicitement, et le manque d'attention portée aux interactions positives, tel le mutualisme, en dépit de la reconnaissance de leur ubiquité dans les systèmes écologiques. Cette thèse explore cette problématique propre à l'écologie des communautés, en utilisant une approche théorique s'inspirant de la théorie des systèmes complexes et de la mécanique statistique. Selon cette approche, les communautés d'espèces sont considérées comme des systèmes complexes dont les propriétés globales émergent des interactions locales entre les organismes qui les composent, et des interactions locales entre ces organismes et leur environnement.

Le premier objectif de cette thèse est de développer un modèle de métacommunauté multi-espèces, explicitement spatial, orienté à l'échelle des individus et basé sur un réseau d'interactions interspécifiques générales comprenant à la fois des interactions d'exploitation, de compétition et de mutualisme. Dans ce modèle, les communautés locales sont formées par un processus d'assemblage des espèces à partir d'un réservoir régional. La croissance des populations est restreinte par une capacité limite et leur dynamique évolue suivant des mécanismes simples de reproduction et de dispersion des individus. Ces mécanismes sont dépendants des conditions biotiques et abiotiques des communautés locales et leur effet varie en fonction des espèces, du temps et de l'espace. Dans un deuxième temps, cette thèse a pour objectif de déterminer l'impact d'une connectivité spatiale croissante sur la dynamique spatiotemporelle et sur les propriétés structurelles et fonctionnelles de cette métacommunauté. Plus précisément, nous évaluons différentes propriétés des communautés en fonction du niveau de dispersion des espèces : i) la similarité dans la

composition des communautés locales et ses patrons de corrélations spatiales; ii) la biodiversité locale et régionale, et la distribution locale de l'abondance des espèces; iii) la biomasse, la productivité et la stabilité dynamique aux échelles locale et régionale; et iv) la structure locale des interactions entre les espèces. Ces propriétés sont examinées selon deux schémas spatiaux. D'abord nous employons un environnement homogène et ensuite nous employons un environnement hétérogène où la capacité limite des communautés locales évoluent suivant un gradient.

De façon générale, nos résultats révèlent que les communautés écologiques spatialement distribuées sont extrêmement sensibles aux modes et aux niveaux de dispersion des organismes. Leur dynamique spatiotemporelle et leurs propriétés structurelles et fonctionnelles peuvent subir des changements profonds sous forme de transitions significatives suivant une faible variation du niveau de dispersion. Ces changements apparaissent aussi par l'émergence de patrons spatiotemporels dans la distribution spatiale des populations qui sont typiques des transitions de phases observées généralement dans les systèmes physiques.

La dynamique de la métacommunauté présente deux régimes. Dans le premier régime, correspondant aux niveaux faibles de dispersion des espèces, la dynamique d'assemblage favorise l'émergence de communautés stables, peu diverses et formées d'espèces abondantes et fortement mutualistes. La métacommunauté possède une forte diversité régionale puisque les communautés locales sont faiblement connectées et que leur composition demeure ainsi distincte. Par ailleurs dans le second régime, correspondant aux niveaux élevés de dispersion, la diversité régionale diminue au profit d'une augmentation de la diversité locale. Les communautés locales sont plus productives mais leur stabilité dynamique est réduite suite à la migration importante d'individus. Ce régime est aussi caractérisé par des assemblages incluant une plus grande diversité d'interactions interspécifiques. Ces résultats suggèrent qu'une augmentation du niveau de dispersion des organismes permet de coupler les communautés locales entre elles ce qui accroît la coexistence locale et favorise la formation de communautés écologiques plus riches et plus complexes.

Finaleme nt, notre étude suggère que le mutualisme est fondamentale à l'organisation et au maintien des communautés écologiques. Les espèces mutualistes dominent dans les habitats caractérisés par une capacité limite restreinte et servent d'ingénieurs écologiques en facilitant l'établissement de compétiteurs, prédateurs et opportunistes qui bénéficient de leur présence.

Mots clés : Métacommunauté, modèle explicitement spatial, dispersion, formation de patrons spatiotemporels, mutualisme, biodiversité, fonction des écosystèmes, systèmes complexes, transition de phase

SUMMARY

This thesis is a study of the role of space in the organization and dynamics of multi-species ecological communities. Two weaknesses can be identified from previous theoretical studies concerned with the spatial dimension of ecological communities: the scarcity of multi-species models based on a spatially explicit representation of space, and the lack of attention toward positive interspecific interactions, such as mutualism, despite the recognition of their ubiquity in ecological systems. This thesis explores this problematic by adopting a theoretical framework based on complex system theory and statistical mechanics. Following this approach, ecological communities can be viewed as complex systems whose global properties emerge from the local interactions between the organisms that composed them, and between the organisms and their environment.

The first objective of this thesis is to develop a multi-species metacommunity model which is spatially explicit, individual-based, and centered on a general interspecific interaction web containing exploitation, competition as well as mutualism. In this model, local communities are created by an assembly process whereby species are drawn from a regional pool. Population growth is restricted by a carrying capacity and its dynamics is driven by simple reproduction and dispersal mechanisms acting at the level of single individual. These mechanisms depend on the biotic and abiotic conditions of the local communities and their effect varies with species, time and space. The second objective of this thesis is to determine the impact of an increasing spatial connectivity on the dynamics, and structural and functional properties of this metacommunity. More precisely, we set out to evaluate different community properties under changes in the level of species dispersal: i) the similarity in local community composition and its patterns of spatial correlations, ii) the local and regional diversity and the local species abundance, iii) the local and regional biomass, productivity and dynamical stability, and iv) the structure of the local

interaction webs. These properties are examined under two spatial schemes. First, we employ a homogeneous environment, and second we employ a heterogeneous environment whereby the carrying capacity of local communities evolves along a gradient.

In general, our results reveal that spatially distributed ecological communities are extremely sensitive to the modes and levels of species dispersal. Their spatiotemporal dynamics as well as their structural and functional properties can undergo profound changes in the form of significant transitions under slight changes of the level of dispersal. These changes are also highlighted by the emergence of spatiotemporal patterns in the spatial distribution of the populations, which are characteristics of phase transition generally observed in physical systems.

The metacommunity presents two dynamical regimes. In the first regime, corresponding to weak levels of species dispersal, the assembly dynamics promotes the emergence of species-poor but stable communities made of abundant and strongly mutualistic species. The metacommunity has a high regional diversity since weakly connected communities conserve a distinct assemblage of species. On the other hand, in the second regime, corresponding to strong dispersal rates, regional diversity decreases at the benefit of an increase in local diversity. Local communities are more productive but their stability is reduced due to the important migration of individuals. This regime is also characterized by assemblages containing a richer diversity of interspecific interactions. These results suggest that an augmentation in the level of species dispersal permits organisms to couple local communities together which increases local coexistence and promotes the organization of richer and more complex ecological communities.

Finally, our results suggest that mutualism is fundamental to the organization and persistence of ecological communities. Mutualistic species dominate in habitats characterized by a restricted carrying capacity and serve as ecological engineer by

facilitating the establishment of competitors, predators and opportunists which benefit from their presence.

Keywords: Metacommunity, spatially explicit model, dispersal, spatiotemporal pattern formation, mutualism, biodiversity, ecosystem functioning, complex systems, phase transition.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	iii
SUMMARY	vi
LISTE DES FIGURES.....	xii
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xix
EXERGUE	xx
REMERCIEMENTS	xxi
1 INTRODUCTION.....	1
1.1 Objectifs de la thèse	6
1.2 Approche choisie.....	7
1.3 Plan de la thèse.....	8
2 CADRE THÉORIQUE.....	11
2.1 La théorie des systèmes complexes et la mécanique statistique comme outil de compréhension de l'organisation des communautés d'espèces.....	11
2.2 Modélisation des systèmes complexes : l'approche orientée-objet.....	15
2.3 Modélisation spatiale en écologie	17
2.3.1 Les réseaux d'applications couplées	22
2.4 L'émergence de patrons spatiotemporels en écologie.....	25
2.5 Les transitions de phase : de la physique à l'écologie.....	30
2.6 Résumé.....	39
3 LE MODÈLE	40
3.1 Le modèle non-spatial	40
3.1.1 La représentation des espèces.....	41
3.1.2 La probabilité de reproduction	42
3.1.3 L'évolution temporelle du modèle	45
3.1.4 La dynamique du modèle	47
3.1.5 La structure des communautés	51
3.2 La métacommunauté	53
3.2.1 La représentation de l'espace	53
3.2.2 La règle de dispersion.....	55
3.2.3 L'évolution temporelle de la métacommunauté et pseudo-code.....	56
3.2.4 Éléments de simulations.....	58
3.2.4.1 Les paramètres.....	58
3.2.4.2 La matrice des interactions.....	59
3.2.4.3 Les conditions initiales et l'exécution des simulations	60
3.3 Le modèle prédateur-proie	61

4	COMMUNITY-DRIVEN DISPERSAL IN AN INDIVIDUAL-BASED PREDATOR-PREY MODEL	66
4.1	Avant-propos	66
4.2	Contributions personnelles	67
4.3	Abstract	67
4.4	Introduction	68
4.5	Definition of the Model	70
4.5.1	The fitness	71
4.5.2	The dispersal process	74
4.6	Methods	75
4.6.1	Simulation details	75
4.6.2	Spatial pattern analysis: the structure factor	77
4.7	Spatiotemporal dynamics	79
4.7.1	Community-driven dispersal	79
4.7.1.1	Spatial analysis	81
4.7.1.2	Temporal analysis	85
4.7.1.3	Impact of the scaling parameter	87
4.7.2	Density-independent dispersal	89
4.8	Discussion and conclusion	94
4.9	Acknowledgments	96
5	FACILITATION AND THE EMERGENCE OF COMMUNITY STRUCTURE IN METACOMMUNITIES	97
5.1	Avant-propos	97
5.2	Contributions personnelles	98
5.3	Abstract	98
5.4	Introduction	99
5.5	The Method	101
5.5.1	Model description	101
5.5.2	The model's dynamics	106
5.5.3	Parameter choice and simulation details	106
5.5.4	Measured properties	108
5.6	Results	109
5.6.1	Spatial patterns of community similarity	109
5.6.2	Biodiversity properties	110
5.6.3	Functional properties	113
5.6.4	Structure of the interaction web	115
5.7	Discussion	118
5.8	Conclusion	123
5.9	Acknowledgments	125
5.10	Appendices	125
	Appendix 5A: Construction of the matrix of interactions	125
	Appendix 5B: Reproduction probability	127
	Appendix 5C: Coefficient of variation at the local and regional scale	127
	Appendix 5D: Measure of similarity between communities	128
	Appendix 5E: Species abundance distribution	131
	Appendix 5F: Distributions of the reproduction probabilities	132

6	FACILITATION AND COMMUNITY STRUCTURE IN A MULTI-SPECIES METACOMMUNITY MODEL ALONG AN ENVIRONMENTAL GRADIENT	134
6.1	Avant-propos	134
6.2	Contributions personnelles	135
6.3	Abstract	135
6.4	Introduction	136
6.5	The Method	138
6.5.1	Model description	138
6.5.2	Parameter choice and simulation details	144
6.5.3	Measured properties	146
6.6	Results	146
6.6.1	General impact of local dispersal	146
6.6.2	Impact of the carrying capacity	150
6.7	Discussion	162
6.8	Conclusion	168
6.9	Acknowledgments	170
6.10	Appendices	170
	Appendix 6A: Sinusoidal carrying capacity	170
7	DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	171
7.1	Introduction	171
7.2	Résumé des résultats clés	172
7.3	Perspectives	177
	BIBLIOGRAPHIE	181
	APPENDICE 1 - CALCUL DE LA VALEUR DE LA FÉCONDITÉ	i

LISTE DES FIGURES

- Figure 2.1: Représentation schématique d'un système complexe. Les interactions locales entre les entités du niveau hiérarchique le plus bas conduisent à l'émergence d'entités de hiérarchie supérieure qui influencent à leur tour la dynamique des entités sous-jacentes par l'action de boucles rétrogrades. Figure adaptée de Parrott (2002). 13
- Figure 2.2: Différentes approches de modélisation spatiale. a) Représentation schématique de la métapopulation de Levins (Boorman et Levitt 1973). Les parcelles noires sont occupées et les parcelles blanches sont vacantes. Toutes les parcelles possèdent la même accessibilité. b) Représentation de la métapopulation d'un oiseau passériforme (*Sitta europaea*) modélisée avec une fonction d'incidence (Hanski 1998). Les points bleus et rouges sont les habitats occupés et vacants respectivement. La taille des points est proportionnelle à la superficie des habitats. L'échelle spatiale est indiquée sur les axes de la figure. c) Représentation d'une structure explicitement spatiale pouvant être générée par un automate cellulaire ou un réseau d'applications couplées où chaque couleur illustre la présence d'une espèce donnée (p. ex. de plantes) (adaptée de Grimm et al. 2005) 22
- Figure 2.3: a) Représentation schématique du mécanisme activateur-inhibiteur générant les patrons de Turing. L'activateur catalyse sa propre production ainsi que celle de l'inhibiteur. L'inhibiteur restreint la production d'activateur et régule aussi sa propre production. Le taux de diffusion de l'inhibiteur D_{inh} est considérablement plus élevé que celui de l'activateur D_{act} . Figure adaptée de Deutsch et Dormann (1995). b) Exemples de structures de Turing dans la distribution de l'herbe *Paspalum vaginatum* dans la région désertique du Negev en Israel : rayures de type labyrinthe (haut), point (bas-gauche) et trous circulaires (bas-droite). Figure reproduite de von Hardenberg et al. (2001). 26
- Figure 2.4: a) Représentation schématique du mécanisme générant les ondes progressives propres aux milieux excitable. Figure adaptée de Deutsch et Dormann (1995). b) Onde spirale générée par le modèle explicitement spatial de Bascompte et al. (1997) et basé sur le mécanisme des milieux excitable. 28
- Figure 2.5: Deux exemples de patrons chaotiques spatiotemporels, a) modèle prédateur-proie de Solé et al. (1992 – Phys. Lett. A) et b) modèle hôte-parasitoïde de Hassell et al. (1991). 30
- Figure 2.6: Exemple de nucléation dans une transition de phase de premier ordre comme celle observée par la condensation de la vapeur d'eau sous forme de gouttelette (mais ici représentant l'adsorption de molécules sur une surface métallique). Figure adaptée de Hildebrand et Mikhailov (1996). 33
- Figure 2.7: Modèle de Ising en fonction de la température. a) À basse température, presque tous les atomes sont alignés dans la même direction. b) À la température critique, l'alignement des atomes forme des patrons complexes auto-similaires. c) À haute température, l'énergie thermique perturbe l'interaction entre les atomes et leur alignement devient aléatoire. Figure adaptée de Solé et Goodwin (2000). 34
- Figure 2.8: Hystérésis représentant une transition de phase de premier ordre dans une région désertique telle que modélisé par von Hardenberg et al. 2001. Les patrons spatiaux dans le couvert végétal se transforment à l'approche de la transition. Figure adaptée de Rietkerk et al. (2004). 36

- Figure 2.9: Carte digitalisée de la forêt tropicale de l'île de Barro Colorado (Panama). Les trouées, indiquées par les points noirs, représentent les zones de 5 m x 5 m où la végétation à une hauteur inférieure à 20 m. Figure reproduite de Kizaki et Katori (1999). Voir la ressemblance des patrons avec ceux produits au point critique dans le modèle de Ising (figure 2.6b). 37
- Figure 3.1: Représentation schématique d'un RSP de dimension $L = 3$. Chaque sommet de l'hypercube désigne une des 8 espèces possibles. Le nombre d'arrêtes entre deux sommets donnés définit la distance d'Hamming entre ces espèces. Les positions occupées sont marquées par une sphère de rayon proportionnel à la taille de la population (i.e. le nombre d'individus). Les interactions entre les espèces sont désignées par les courbes bleues dont l'épaisseur indique la force de l'interaction. Notons que les interactions sont définies aussi pour les positions inoccupées de l'hypercube. Figure adaptée de Christensen et al. (2002). 42
- Figure 3.2: Probabilité de reproduction des espèces en fonction de Φ 45
- Figure 3.3: Présence des génotypes en fonction du temps pour une simulation donnée avec $L=13$, $\mu = 0.001 = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. Les espèces sont énumérées de 0 à $2^L - 1$ sur l'axe vertical par le nombre décimal associé au nombre binaire correspond à leur génotype (p. ex. $(1, 1, -1, -1, 1) \rightarrow (1, 1, 0, 0, 1) \rightarrow 25$). Un point sur la figure illustre la présence de l'espèce i au temps t . Le point est noir si la population est $n_i \geq 1001$, bleu si $n_i \in [101, 1000]$, rouge si $n_i \in [11, 100]$, vert si $n_i \in [2, 10]$ et jaune si $n_i = 1$. Figure adaptée de Rikvold et Zia (2003). . 48
- Figure 3.4: Séries temporelles pour la diversité (noir) et la population totale (rouge) pour la même simulation présentée à la figure 3.3. La diversité est calculée selon l'indice de Shannon-Wiener : $D(t) = \exp(S(t))$ où $S(t) = -\sum_i \rho_i(t) \ln \rho_i(t)$ est la diversité de Shannon et $\rho_i(t) = n_i(t)/N(t)$ est l'abondance relative de chaque espèce présente dans la communauté. La population totale est normalisée selon : $N(t)/N_0 \ln(F - 1)$. Figure adaptée de Rikvold et Zia (2003). 49
- Figure 3.5: Histogramme normalisé de la durée des QSS (axes log-log) moyenné sur 16 simulations de paramètres : $L=13$, $\mu = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. La ligne bleue pointillée indique la relation $1/f^2$. Figure adaptée de Rikvold (2007). 50
- Figure 3.6: Spectre de puissance des séries temporelles de a) la diversité et b) la population totale (axes log-log) moyenné sur 16 simulations de paramètres : $L=13$, $\mu = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. La ligne bleue pointillée indique la relation $1/f$. Figure adaptée de Rikvold (2007). 50
- Figure 3.7: Exemple du noyau formé par quatre espèces d'un QSS. Les nombres indiquent le numéro des génotypes. Les cercles jaunes sont proportionnels à la population de chaque espèce. Une flèche pointant vers l'espèce i indique une interaction J_{ij} positive dont l'amplitude est proportionnelle à l'épaisseur du trait et à la taille de l'extrémité de la flèche. Les lignes rouges connectent les espèces qui sont voisines dans l'espace des génotypes. Figure adaptée de Rikvold (2007). 52
- Figure 3.8: Représentation de l'espace dans la métacommunauté. L'espace est constitué d'une grille de dimension $D \times D$ aux bordures périodiques. Le voisinage de Moore est représenté par le carré vert composé de 3×3 habitats. 54
- Figure 3.9: Distribution spatiale de la capacité limite sur le territoire de dimension 64×64 suivant un gradient vertical sinusoïdal. 55

- Figure 3.10: Distribution de la force des interactions 60
- Figure 3.11: Probabilité de reproduction pour différentes valeurs du paramètre d'échelle : $c = 1$ (noir), $c = 0.4$ (vert), $c = 0.06$ (bleu) et $c = 0.01$ (orange). Pour les paramètres utilisés dans le modèle prédateur-proie (équations 3.8) la fonction Φ_t couvre seulement l'intervalle approximatif $[-1, 1]$ de sorte que les probabilités de reproduction générées se trouvent sur la section la plus verticale de la courbe (identifiée par des points plus larges pour les quatre cas représentés). Lorsque le paramètre d'échelle est grand (p. ex $c = 1$ en noir) la probabilité de reproduction correspond à de faibles déviations autour de la valeur 0.5 : toutes les espèces ont plus ou moins la même probabilité de se reproduire peu importe leur abondance. Lorsque le paramètre d'échelle est très faible (p. ex. $c = 0.01$ en orange), la probabilité de reproduction alterne subitement entre 0 (branche du bas) et 1 (branche du haut) suite à de faibles variations de l'abondance des espèces. En revanche pour une valeur intermédiaire ($c = 0.06$) la probabilité de reproduction a un comportement plus réaliste et toutes les valeurs entre 0 et 1 peuvent être sondées également. ... 64
- Figure 4.1: The fitness of a species as a function of Φ 73
- Figure 4.2. a.) Schematic representation of the three dynamical phases of community-driven dispersal: *I* - disordered, *II* - complex and *III* - organized domains (equivalent to figure 4.5a between $c = 0.05$ and $c = 0.1$). b.) Snapshot of the spatial prey density D_v at $p_{\text{motion}} = 0.3$. c.) Snapshot of the spatial predator density D_p at $p_{\text{motion}} = 0.3$. d.) Temporal evolution of the average density for the prey ρ_v (gray) and for the predator ρ_p (black) at $p_{\text{motion}} = 0.3$. e.) Log-log plot of the structure factor of the spatial prey density at $p_{\text{motion}} = 0.3$ (the structure factor for the predator is not shown since it is very similar to that of the prey). (f-g-h-i) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{motion}} = 0.7$. (j-k-l-m) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{motion}} = 1.0$. All figures are obtained with $c = 0.06$ 80
- Figure 4.3. Log-log representation of the structure factor for the model with community-driven dispersal for three different lattice sizes: $L=256$ (diamond), $L=128$ (dot) and $L=64$ (square), for $p_{\text{motion}} = 0.7$ 84
- Figure 4.4. Standard deviation of the average population density ρ for the model with community-driven dispersal as a function of p_{motion} for the prey (square) and for the predator (dot). Three ratio dependent functional responses are represented: a.) Holling type *II*, b.) Holling type *III* (sigmoidal) and c.) exponential. 87
- Figure 4.5. Dynamical regimes for a) community-driven dispersal and b) density-independent dispersal. The phase diagrams are expressed as functions of the level of fitness sensitivity (effect of scaling parameter c) and the dispersal probability (p_{motion} in the community-driven case and p_{ind} in the density-independent case). Points drawn on the diagram have been computed through simulations while the position of the phase boundaries has been deduced. Estimated 0.05 and 0.1 error on the dispersal probability should be considered in figure 4.5a and figure 4.5b respectively. As before, regime *I*, *II* and *III* correspond respectively to the disordered, complex and organized regime. 88
- Figure 4.6. a.) Schematic representation of the two dominant dynamical phases for density-independent dispersal: *I* - disordered and *III* - organized domain (equivalent to figure 4.5b between $c = 0.05$ and $c = 0.1$). b.) Snapshot of the spatial prey density D_v at $p_{\text{ind}} = 0.1$. c.) Snapshot of the spatial predator density D_p at $p_{\text{ind}} = 0.1$. d.) Temporal evolution of the average density for the prey ρ_v (gray) and for the predator ρ_p (black) at $p_{\text{ind}} = 0.1$. e.) Log-log plot of the structure factor of the spatial prey density at $p_{\text{ind}} = 0.1$. (f-g-h-i) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{ind}} = 0.7$. (j-k-l-m) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{ind}} = 1.0$. All figures are obtained at $c = 0.06$ 90

- Figure 4.7. Standard deviation of the average population density ρ for the model with density-independent dispersal as a function of p_{ind} for the prey (square) and for the predator (dot). Note the different vertical scale from figure 4.4. 92
- Figure 5.1: Spatial maps of similarity between next-nearest neighbor communities of species obtained for one simulation run at time $t=40960$ for 3 values of the dispersal rate: (a) $p_d=0$, (b) $p_d=0.22$ and (c) $p_d=0.8$. (d) Regional similarity as a function of dispersal rate (p_d) averaged over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). Points in the p_d interval $0.21-0.29$ are averaged over 5 simulation runs, while all other points are averaged over 3 simulation runs. 110
- Figure 5.2: Diversity and functional properties as functions of dispersal rate (p_d). (a) Average local (α) (black circles), regional (γ) (open squares) and beta (β) (grey diamonds) Shannon diversities. (b) Average local biomass (open circles) and average local productivity (black diamonds). (c) Coefficients of variation (CV) of the local biomass (open circles) and of the local productivity (black diamonds). (d) CV of the regional biomass (open circles) and of the regional productivity (black diamonds). Shannon diversities are averaged over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations). Average and CV of the biomass and the productivity are averaged over a period of time of $32,768$ iterations. All measures are also averaged over 5 simulation runs for points in the p_d interval $0.21-0.29$ and over 3 simulation runs for all other points. 112
- Figure 5.3: (a) Average fractions of interaction pairs of type mutualistic (open circles), exploitative (black squares) and competitive (grey diamonds) as functions of dispersal rate (p_d) for the sub-webs containing the most abundant species comprising up to 95% of the total biomass. (b) Distributions of the interaction strengths at $p_d=0$ (black), at $p_d=0.8$ (grey) and in the RSP (stripes). Fractions of interacting pairs are averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 5 simulation runs for points in the p_d interval $0.21-0.29$ and over 3 simulation runs for all other points. The frequency distributions are averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 3 simulation runs. 117
- Figure 5.4: Cumulative distribution of the reproduction probabilities of the individuals in a community at $p_d=0$. Each bin $[x_i, x_{i+1}]$ represents the fraction of individuals with reproduction probability inferior or equal to x_{i+1} . Bins below 0.15 and above 0.3 have not been depicted; their size is 0 and 1 respectively. The distribution has been averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 3 simulation runs. 119
- Figure 6.1: Diversity and functional properties as functions of dispersal rate (p_d). a) Average local (α) (black squares), regional (γ) (open circles) and beta (β) (grey diamonds) Shannon diversities. b) Average local productivity. c) Average fraction of interacting pairs of type mutualistic (open circles), exploitative (black squares) and competitive (grey diamonds) for the sub-webs containing species with abundance larger than 8 individuals. Averages are performed over all 4096 communities of the landscape regardless of their carrying capacity. The local diversity and productivity are averaged over a period of time of 32768 generations. The fractions of interacting pairs are averaged over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). All measures are also averaged over 5 simulation runs for points in the p_d interval $0.21-0.29$ and over 3 simulation runs for all other points. 149
- Figure 6.2: Snapshots at one moment during the simulation of the Shannon diversity at a) $p_d=0.0$, b) $p_d=0.22$ and c) $p_d=1.0$. Snapshots of the productivity at d) $p_d=0.0$, e) $p_d=0.22$ and f)

$p_d = 1.0$. Snapshots of the fraction of mutualistic pairs at g) $p_d = 0.0$, h) $p_d = 0.22$ and i) $p_d = 1.0$ 151

Figure 6.3: a) Average local diversity (in species richness) and b) average local Shannon diversity, as a function of the carrying capacity at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares). Inset of a) represents the average local diversity at $p_d = 0.22$ (grey diamonds) in comparison with $p_d = 0.21$ (upward pointing triangles) and $p_d = 0.2$ (downward pointing triangles). Note how the local diversity increases in a wave-like manner from communities of low carrying capacity to communities of high carrying capacity with the increase in p_d from 0.2 to 0.22. Biodiversity measures are averaged over all communities having the same carrying capacity and over time for a period of 32768 generations. All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and $p_d = 0.21$, and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$, $p_d = 0.2$ and $p_d = 1.0$ 153

Figure 6.4: Species abundance distribution at: a) $p_d = 0.0$ and b) at $p_d = 1.0$ for $N_0 = 200$ (black) and $N_0 = 3800$ (white). Measures are averaged over all communities having the same carrying capacity, over time for a period of 32768 generations and over 3 simulation runs 154

Figure 6.5: Functional properties as a function of the carrying capacity at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares): a) Local productivity, b) local biomass, c) CV of the local biomass and inset of c) CV of the regional biomass. Measures are averaged over all communities having the same carrying capacity and over time for a period of 32768 generations. All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$ 158

Figure 6.6: Average fraction of interacting pairs of a) type mutualistic, b) exploitative and c) competitive as functions of the carrying capacity, for the sub-webs containing species with abundance larger than 8 individuals at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares). Note the different scales of the y-axes. The fractions of interacting pairs are averaged over all communities having the same carrying capacity and over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$ 159

Figure 6.7: Distributions of the interaction strengths at a) $p_d = 0.0$ and b) $p_d = 1.0$ for the communities of carrying capacity $N_0 = 200$ (black) and $N_0 = 3800$ (grey). The distribution of the interaction strengths in the RSP matrix is presented in b) (stripes). The frequency distributions are averaged over all communities having the same carrying capacity, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536) and over 3 simulation runs 161

Figure 6.8: Schematic representation of typical local assemblages of species as a function of the carrying capacity and the dispersal rate. Each square box represents one community of the landscape. Each circle represents a species whose abundance (in log 10) is proportional to the circle's radius. Open circles depict the core of species having only mutualistic interactions with each other. Filled circles depict species having at least one negative interaction with one of the species of the core. Note that there is no representation of space at the local community scale in this model; hence the spatial dimension in each box is simply an artifact of the illustration 164

Figure 6.9: Productivity-diversity and stability-diversity relationships. a) Local productivity as a function of the local diversity at $p_d = 1.0$. b) CV of the local biomass as a function of the local diversity at $p_d = 1.0$ and at $p_d = 0.0$ (inset). Local diversity corresponds to the average species richness for communities of a given carrying capacity (same numbers as in figure 6.3a). Measures are averaged over time for a period of 32768 generations and over 3 simulation runs. Error bars on the local diversity are negligible. 167

LISTE DES TABLEAUX

Table 4-1: Exponent of the power law for the structure factor as a function of p_{motion} in the model with community-driven dispersal. Every exponent is obtained by finding the slope of a linear fit on a log-log graph of the structure factor (averaged over time and over 100 simulation runs), all give $r^2 > 0.99$	83
Table 4-2. Exponent of the power law for the structure factor as a function of p_{ind} in the model with density-independent dispersal. Every exponent is obtained by finding the slope of a linear fit on a log-log graph of the structure factor (averaged over time and over 100 simulation runs), all give $r^2 > 0.99$	91

LISTE DES ABRÉVIATIONS

L	Longueur des génotypes
D	Largeur du territoire en nombre de sites (habitats)
N_0	Capacité limite d'un habitat
F	Fécondité
p_{mut}	Probabilité de mutation par gène
μ	Probabilité moyenne de mutation par individus
p_d	Probabilité de dispersion des individus (seuil de satisfaction)
p_{motion}	Probabilité de dispersion des individus (seuil de satisfaction) dans le modèle prédateur - proie
$p_{off_i}(x, y, t)$	Probabilité de reproduction de l'espèce i au temps t et dans l'habitat (x, y)
$n_i(x, y, t)$	Abondance de l'espèce i au temps t et dans l'habitat (x, y)
$N(x, y, t)$	Biomasse de la communauté située dans l'habitat (x, y) au temps t
$P(x, y, t)$	Productivité de la communauté située dans l'habitat (x, y) au temps t

EXERGUE



* Extrait de Mafalda Tome 3 « Mafalda revient » par Quino (1983) - Reproduit avec la permission des éditions Glénat.

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette thèse de doctorat est le résultat de plusieurs années exceptionnelles où j'ai eu la chance d'approfondir un sujet de recherche passionnant et de traverser divers défis excitants mais parfois difficiles. J'aimerais remercier les gens qui m'ont accompagnée au long de ce parcours.

Tout d'abord je désire remercier ma superviseure Lael Parrott pour m'avoir initiée avec ferveur à l'univers incommensurable des systèmes complexes, et pour m'avoir donné la chance de travailler sur un projet de recherche captivant me permettant de satisfaire à la fois ma curiosité pour la physique et pour l'écologie. Lael, par tes conseils fructueux, ton enthousiasme contagieux et la liberté que tu m'as accordée, tu as su me fournir un environnement de travail fécond où j'ai pu développer un esprit de recherche créatif. Je remercie Martin Grant, mon co-superviseur, pour m'avoir transmis si patiemment et avec tant d'aisance une fraction savoureuse de son savoir de la mécanique statistique. Martin, tu représentes l'exemple ultime de *multi-tasking* et l'assurance et la sagesse avec lesquelles tu gères tes projets, tes étudiants et la faculté des sciences sont admirables. Je désire aussi remercier Per Arne Rikvold, un collaborateur hors pair qui a agit comme véritable superviseur sur tous mes travaux de recherche. Merci de m'avoir offert ton support constant et de m'avoir fait profiter avec une immense gentillesse de ton expertise et de ta rigueur. Je te remercie surtout pour la qualité de ton travail scientifique sur lequel je me suis appuyée pour réaliser ma thèse.

Je suis reconnaissante envers le Réseau québécois de calcul de haute performance (RQCHP) pour m'avoir permis d'utiliser leurs puissantes machines. Plus particulièrement, un énorme merci à François Guertin, analyste au RQCHP, pour avoir eu la patience de lire mon code, d'en faire une version parallèle et d'en avoir amélioré l'efficacité considérablement.

Je suis aussi reconnaissante envers le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, le Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Québec et la faculté des études supérieures de l'université de Montréal pour leur soutien financier.

Au département de géographie, je dois souligner l'excellent travail de Linda Lamarre qui est certainement la plus attentionnée et la plus efficace adjointe administrative de tout le campus de l'Université de Montréal. J'aimerais remercier aussi la gang du labo, Christine, Clément, Cristiane, Pascal, Raphaël, Rodolphe et Xavier, qui ont rendu mon expérience au département des plus colorées. Merci de votre aide, de vos suggestions constructives et de votre humour décadent!

Un merci spécial à David London, qui m'a pris sous son aile dès le début de mes études universitaires. David, tu es le meilleur professeur qu'il m'a été donné d'avoir et apprendre la physique sous ton enseignement fût un privilège. Tu as joué un rôle immense dans ma formation de chercheur en éveillant ma curiosité scientifique et en me donnant les outils nécessaires pour affronter le monde universitaire. Merci pour tes conseils à la fois éclairés et enrichissants et pour ta générosité inouïe.

J'aimerais remercier profondément mes amies et confidentes Anne-Vé, Eugénie, Maïté et Monica, pour leur présence et leur soutien et parce que la force avec laquelle elles affrontent leurs propres défis est une source d'inspiration.

Mes études de doctorat n'auraient pas été les mêmes sans le support et les encouragements de ma famille. Merci Sarah, pour ton attention unique et ton amour inconditionnel de grande sœur. Merci à mes parents, Georges et Monique, d'avoir invariablement manifesté votre confiance en moi. Votre écoute attentive, aux heures les plus tardives, a été une source de chaleur et de réconfort inégalable durant les deniers mois. Merci Papa d'avoir partagé avec moi ta curiosité scientifique débordante. Merci Maman pour ton dévouement extraordinaire, et aussi pour ton t-

shirt *think globally, act locally*; tu m'as transmis, sans le savoir, les fondements mêmes de la théorie des systèmes complexes. Vous êtes les premiers à m'avoir enseigné la rigueur et la persévérance, et mes réussites sont aussi les vôtres.

Finalement, je remercie de tout mon cœur Vincent, mon amour et mon complice. Je ne sais par où commencer tellement ta présence fût indispensable à toutes les étapes de ce parcours sinueux. Merci pour la force de travail que tu as su m'insuffler et pour m'avoir encouragée lorsque le doute m'envahissait. Merci de m'avoir nourrie, de m'avoir accompagnée dans mes nuits blanches et d'avoir toléré mon anxiété et mon mauvais caractère. Merci d'avoir cru possible que cette thèse porte un titre autre que *Segmentation fault in ecological modelling*! Tu es un chercheur et un scientifique inspirant et t'avoir à mes côtés fût la plus précieuse source de motivation. Je t'aime.

1 INTRODUCTION

Cette thèse s'intéresse au rôle de la dimension spatiale dans l'organisation et la dynamique des communautés multi-espèces. Pendant longtemps l'espace était perçu comme une quantité homogène et extensive affectant les populations écologiques de façon linéaire : un plus grand territoire abrite de plus larges populations (Bascombe et Solé 1998). Or, la dynamique des populations et les interactions entre les espèces se déroulent forcément dans un contexte spatial (Ricklefs 1987; Kareiva 1990). Les individus formant ces populations ne sont pas tous situés au même endroit et n'ont pas une probabilité égale d'interagir avec tous les autres membres de leur population. Ils sont plutôt distribués sur un territoire, souvent fragmenté ou encore hétérogène, et leur capacité de s'y déplacer est limitée. On reconnaît maintenant que la structure spatiale des interactions écologiques influence la dynamique des populations et des communautés au même titre que les taux moyens de naissance et de mortalité, et que la compétition et la prédation (Hanski 1998).

Deux études empiriques classiques sont fréquemment citées pour avoir exposé l'importance de la structure spatiale dans la dynamique des populations (Neuhauser 2001): ceux de Andrewartha et Birch (1954) et ceux de Huffaker (1958). Andrewartha et Birch (1954) ont observé que la distribution spatiale de plusieurs populations naturelles d'insectes est subdivisée sous forme de sous-populations liées entre elles par la migration. Précurseurs de la théorie des métapopulations, ils affirment que l'extinction locale de ces sous-populations est un phénomène commun et que la balance entre ces extinctions et la recolonisation assure la persistance de la population à l'échelle du paysage. De son côté Huffaker (1958) a étudié la dynamique d'un système prédateur-proie constitué de deux mites, l'une se nourrissant d'oranges et l'autre, de la première. Dans son laboratoire, il a créé un habitat artificiel en disposant en rangées des oranges séparées par des balles de caoutchouc pour former

différents niveaux de complexité dans la structure spatiale de l'habitat. Alors qu'un habitat homogène entraîne nécessairement l'extinction de la proie suivie de celle du prédateur, il a pu démontrer que l'hétérogénéité spatiale permet d'accroître la coexistence des deux espèces (Huffaker 1991). Ces observations empiriques, exemplifiant le rôle de la subdivision de l'espace dans la persistance des populations, ont été reproduites par de nombreux modèles simples en dynamique des populations. Il est désormais connu que les prédictions des modèles ignorant la dimension spatiale ne sont pas partagées par les modèles plus réalistes représentant l'espace explicitement (Bascompte et Solé 1998).

Depuis les cinquante dernières années les écologistes ont envisagé multiples formalismes de représentation de la dimension spatiale dans les modèles de dynamique de populations, qu'elle soit continue ou discrète, implicite ou explicite. Les équations de réaction-diffusion (Skellam 1951; Durrett et Levin 1994; Andow et al. 1990), les modèles basés sur la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur et Wilson 1963; Turner et al. 2001), le modèle de métapopulation classique de Levins (Levins 1970; Hanski et Gilpin 1991), les métapopulations basées sur une fonction d'incidence (Hanski 1994; Hanski 1998), les automates cellulaires (Wilson et Nisbet 1997; Wootton 2001), et les réseaux d'applications couplées (Hastings 1993) en sont des exemples. Cette effervescence dans l'élaboration de modèles spatiaux n'est pas étrangère à la reconnaissance, initiée par les travaux de May (1976), que les modèles mathématiques simples puissent générer des comportements dynamiques complexes, et à l'accessibilité croissante à des ordinateurs de plus en plus puissants.

De façon générale, ces modèles spatiaux ont permis d'étudier l'effet de la fragmentation, de la superficie et de l'isolement des habitats sur la persistance, l'abondance et la diversité des populations écologiques (Kareiva 1990). Ils ont aussi permis, entre autre, d'identifier par quels mécanismes la dimension spatiale maintient la coexistence de différentes espèces ou en limite l'exclusion. Outre la subdivision de l'espace, son hétérogénéité spatiale et temporelle (Tokeshi 1999), ces mécanismes incluent aussi le compromis entre les capacités de compétition et de colonisation de

différents organismes (Tilman 1994) et la relation source-puit (Pulliam 1988) par laquelle une population aillant un taux de croissance inférieur à un dans un habitat donné (le puit), peut-être maintenue et ainsi éviter l'extinction par un flux net d'immigrants provenant d'habitats dont la croissance est forte (les sources). L'addition de la dimension spatiale dans les modèles écologiques révèle aussi le rôle stabilisateur de l'espace dans les systèmes prédateur-proie (Jansen et de Roos 2000), démontre la formation possible de patrons spatiaux cohérents dans la distribution des populations sur un territoire homogène sans le recours à des variations environnementales (Bascompte et Solé 1998), explique les patrons d'autocorrélation spatiale dans les cycles de certaines populations animales observés sur de grande distance (Ranta et Kaitala 1997), et illustre l'impact de différentes stratégies de dispersion sur la dynamique spatiotemporelle des populations (Bowler et Benton 2005).

Ces études théoriques ont procuré aux écologistes une meilleure intuition de l'influence de l'espace dans la dynamique des populations. En revanche, la majorité de ces modèles se sont restreints aux dynamiques spatiales de système d'une, deux ou trois espèces. Or, les espèces existent rarement en isolement, leur habitat pouvant contenir d'une dizaine à plusieurs centaines d'espèces (Neuhauser 2001). Les interactions interspécifiques au sein d'une communauté forment souvent un réseau complexe et ne peuvent être réduites à des interactions par paire (Wootton 1994; Polis and Strong 1996). Depuis les quinze dernières années, les écologistes ont manifesté un intérêt grandissant pour l'exploration des systèmes à la fois spatiaux et multi-espèces. Cet intérêt provient du désir d'établir des liens entre l'écologie des communautés et la dynamique des populations (Leibold et al. 2004). Il se traduit par des investigations cherchant à comprendre l'implication de la structure spatiale et de la dynamique locale des communautés sur la relation entre leur diversité, leur productivité et leur stabilité. Ces investigations ont une importance considérable dans la perspective d'évaluer les conséquences écologiques de la perte présente et future de la biodiversité causée par l'impact croissant des activités anthropogéniques sur les écosystèmes naturels (Loreau 2000; Loreau et al. 2001).

Récemment la théorie des métacommunautés a reçu une attention remarquable en s'affichant comme formalisme innovateur permettant d'étudier la structure et les fonctions des communautés multi-espèces aux échelles locale et régionale (Cottenie et al. 2003; Leibold et al. 2004). Les métacommunautés sont une généralisation multi-espèces du formalisme des métapopulations et sont ainsi constituées d'un ensemble de communautés locales spatialement séparées et couplées entre elles par la migration d'organismes (Wilson 1992; Hanski et Gilpin 1991; Kolasa et Romanuk 2005). La diversité, l'abondance relative des espèces, la productivité et la stabilité peuvent être vues comme des propriétés émergentes de la dynamique d'une métacommunauté (Leibold et al. 2004). Les patrons de diversité et les propriétés fonctionnelles ont été investiguées méthodiquement pour les métacommunautés basées sur les perspectives de neutralité entre les espèces (Hubbell 2001), de source-puit (Mouquet et Loreau 2003), de compromis compétition-colonisation (Kinzig et al. 1999; Mouquet et al. 2002; Amarasekare et al. 2004) et de tri des espèces selon les conditions abiotiques locales dans des métacommunautés hétérogènes (Leibold 1998; Mouquet et al. 2003). La théorie des métacommunautés offre aussi une nouvelle façon de concevoir les réseaux trophiques (Holt et Hoopes 2005). Conventionnellement, les réseaux trophiques sont étudiés en agrégeant spatialement les interactions interspécifiques, ainsi ignorant que la plupart des organismes de niveaux différents sur la chaîne trophodynamique opèrent aussi sur des échelles spatiales différentes. Dans les dernières années, des études à la fois empiriques (Post et al. 2000; Brose et al. 2004) et théoriques (Cohen et Newman 1991; Holt 1996; McCann et al. 2005) ont révélé l'influence considérable de l'espace dans la structure et les propriétés des réseaux trophiques et la théorie des métacommunautés s'est avérée être un outil conceptuel (McCann et al. 2005) et expérimental (Holyoak 2000) prometteur.

Deux carences peuvent être identifiées dans les études antérieures et actuelles sur les métacommunautés. Premièrement peu de modèles multi-espèces, comportant plus de trois espèces, représentent la dimension spatiale de façon explicite (Parrott et

Kok 2002; Wu et David 2002 en sont quelques exceptions). Pourtant, les modèles explicitement spatiaux utilisant deux ou trois espèces exhibent une riche diversité de patrons spatiaux aillant une influence certaine sur la dynamique et la persistance des systèmes (Bascompte et Solé 1995). Ainsi, nous pouvons nous attendre à ce que les modèles multi-espèces explicitement spatiaux génèrent aussi des corrélations spatiotemporelles qui auront des conséquences sur la biodiversité et les fonctions des métacommunautés.

Deuxièmement, bien que la théorie des métacommunautés reconnaisse que la dispersion soit essentielle pour comprendre comment les communautés émergent parmi la quantité exceptionnelle d'interactions interspécifiques liant les organismes entre eux, elle s'est plutôt concentrée à explorer la relation entre l'espace et les communautés dont la dynamique est contrôlée par des interactions simples de compétition ou de prédation. Ainsi, l'impact relatif des interactions interspécifiques positives dans l'organisation des communautés spatialement distribuées a reçu peu d'attention et est encore mal compris. En revanche, des études parallèles ont démontré la présence ubiquiste des interactions positives dans les écosystèmes ainsi que leurs impacts sur la biodiversité et la stabilité de ces systèmes (Bertness et Callaway 1994; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Brooker et al. 2008; Okuyama et Holldand 2008; Bastolla et al. 2009). Les interactions positives sont bénéfiques pour les deux espèces en interactions (mutualisme) ou encore bénéfiques pour l'une des espèces tout en étant neutres pour la seconde (commensalisme). Ces interactions rendent l'environnement local plus favorable pour les espèces associées en générant, directement ou indirectement, des services nutritionnels, reproductifs ou de dispersion ou en créant des refuges contre des compétiteurs, des prédateurs ou des conditions abiotiques difficiles (Stachowicz 2001). De plus, le mutualisme ne se restreint pas aux interactions par paire entre deux espèces (Stanton 2003; Bascompte et al. 2006; Thompson 2006). Nombreuses communautés contiennent des guildes diversifiées d'espèces mutualistes formées à la fois d'associés généralistes et spécialistes (Bascompte et al. 2003; Bastolla et al. 2009). Les espèces participant à ces interactions positives ont possiblement une

influence considérable sur la structure et les fonctions de leur communauté (van der Heijden 1998; Pачepsky et al. 2002; Bascompte et al. 2003; Mulder et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Goudard et Loreau 2008; Okuyama et Holldand 2008; Bastolla et al. 2009). Or, la majorité des études théoriques portant sur les interactions positives dans un contexte spatial se sont concentrées sur des systèmes composés d'une seule paire d'espèces associées (Doebeli and Knowlton 1998; Yamamura et al. 2004; Travis et al. 2005) et les modèles spatiaux multi-espèces sont absents.

1.1 Objectifs de la thèse

L'hypothèse centrale de cette thèse est que l'espace fait partie intégrante des écosystèmes et que l'amélioration de notre compréhension de l'organisation des communautés d'espèces qui composent ces écosystèmes ne peut se faire sans référence à la dimension spatiale. Nous venons d'identifier deux carences dans les modèles actuels spatiaux multi-espèces : i) l'insuffisance de modèles représentant la dimension spatiale de façon explicite et ii) le peu d'attention portée aux interactions positives. Cette thèse explorera cette problématique en se concentrant sur les objectifs suivants :

1. Développer un modèle de métacommunauté multi-espèces explicitement spatial basé sur un réseau d'interactions interspécifiques générales comprenant à la fois des interactions d'exploitation, de compétition et de mutualisme.
2. Explorer la dynamique spatiotemporelle de cette métacommunauté, sa structure, sa diversité, sa productivité et sa stabilité; et déterminer l'impact d'une connectivité spatiale croissante sur ces propriétés structurelles et fonctionnelles.
3. Déterminer l'influence de l'hétérogénéité environnementale sur les propriétés structurelles et fonctionnelles de la métacommunauté.

1.2 Approche choisie

Cette thèse cherche à répondre à des questions propres à l'écologie des communautés en utilisant une approche s'inspirant de la théorie des systèmes complexes et de la mécanique statistique. Les objectifs de recherche sont abordés par voie de modélisation informatique et l'essence de la thèse demeure théorique.

Les modèles en écologie peuvent être considérés comme des « laboratoires virtuels ». Ils permettent d'investiguer des scénarios divers pour lesquels des expériences empiriques sont impossibles ou difficiles à réaliser pour des raisons de conservation, de coût ou de l'importante échelle spatiale ou temporelle des processus écologiques examinés (Neuhauser 2001; Green et Sadedin 2005). Les modèles n'ont pas pour objectif de reproduire un système écologique avec parfaite exactitude. Une telle tâche impliquerait la modélisation d'une quantité impressionnante d'informations qui alourdirait l'efficacité computationnelle du modèle et rendrait difficile l'interprétation de sa dynamique. L'art de la modélisation repose donc sur la recherche d'un équilibre entre la simplicité et un niveau suffisant de détails pour permettre au modèle de reproduire le phénomène écologique souhaité. Différents niveaux de détails peuvent être envisagés qui dépendent de l'objectif fixé par le modélisateur.

Il existe deux conceptions de l'utilité des modèles en écologie qui dictent le niveau de simplicité choisi: une conception pragmatique et une conception paradigmatique. Selon la conception pragmatique, l'utilité d'un modèle relève de sa capacité à produire des prédictions pouvant être vérifiées ou utilisées expérimentalement. Dans ce cas, le niveau de précisions sera proportionnel au niveau de réalisme souhaité. En revanche, selon la conception paradigmatique l'utilité d'un modèle relève plutôt de sa capacité à identifier ou à explorer les principes généraux et les mécanismes qui gouvernent les processus écologiques et qui sont responsables de l'émergence de certains patrons spatio-temporels (Neuhauser 2001; Green et Sadedin 2005). Dans ce cas, des hypothèses simples permettant d'isoler ces principes

généraux seront favorisées (par exemple le choix d'un espace homogène, d'un mécanisme de reproduction asexué, etc.). Bien que la conception pragmatique soit certainement celle privilégiée en science, la conception paradigmatique constitue une contribution tout aussi importante au savoir scientifique (Gavrilets 1999). Les travaux de modélisation poursuivis dans le cadre de cette thèse s'inscrivent dans le courant de pensée paradigmatique. Ainsi, d'un point de vue général, les travaux présentés cherchent avant tout à développer une meilleure intuition du fonctionnement et de la structure du système complexe que constitue une communauté multi-espèces explicitement spatiale et d'identifier les mécanismes qui jouent un rôle clé dans la dynamique d'un tel système.

1.3 Plan de la thèse

Cette thèse est composée de sept chapitres. Le second chapitre présente le cadre théorique dans lequel la problématique a été étudiée. Nous y expliquons en quoi les communautés écologiques peuvent être considérées comme des systèmes complexes et comment les théories des systèmes complexes et de la mécanique statistique sont appropriées pour étudier la dynamique des communautés écologiques. Nous présentons l'approche de modélisation orientée à l'échelle de l'objet, propre aux systèmes complexes. Cette approche « bottom-up » emploie une représentation discrète des populations et/ou de l'espace. Ces deux propriétés s'avèrent bénéfiques dans la modélisation spatiale de systèmes écologiques et ont des conséquences importantes sur la dynamique spatiotemporelle des populations. Nous identifions ensuite certains mécanismes responsables de la formation de patrons spatiotemporels dans les systèmes écologiques. Finalement nous discutons des transitions de phase, et identifions comment ce concept propre à la physique apparaît dans diverses situations écologiques. Nous verrons par la suite que les transitions de phase constituent un aspect déterminant de la dynamique de la métacommunauté étudiée dans cette thèse.

Le troisième chapitre présente le modèle utilisé avec plus de détails qu'il n'est possible de le faire dans les articles scientifiques formant le cœur de la thèse. La métacommunauté explicitement spatiale que nous utilisons est basée sur un modèle non-spatial de coévolution des espèces, le modèle *Tangled-Nature*, largement étudié par différents groupes de physiciens (Christensen and al. 2002; Rikvold and Zia 2003) dans un contexte théorique d'écologie et de biologie évolutive. Ce modèle multi-espèces permet une représentation générale des interactions interspécifiques. Nous expliquons dans ce chapitre les propriétés générales de ce modèle non-spatial, la méthode employée pour y intégrer la dimension spatiale de façon explicite et la règle de dispersion utilisée. La métacommunauté sera étudiée au cours des chapitres suivant selon trois scénarios qui diffèrent dans leur niveau de complexité. Nous présentons dans ce chapitre ces trois formes : un modèle simple prédateur-proie sur un territoire homogène, un modèle multi-espèces sur un territoire homogène et un modèle multi-espèces sur un territoire hétérogène où les conditions environnementales évoluent suivant un gradient.

Le quatrième chapitre, qui constitue le premier article, explore la dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté multi-espèces réduite à un système prédateur-proie sur un territoire homogène. Ce modèle est essentiel puisqu'il nous permet d'investiguer la dynamique de la métacommunauté dans sa forme la plus simple. L'analyse d'un système à deux espèces est nettement plus simple que celle d'un système possédant un nombre élevé d'espèces. Ainsi, nous pouvons étudier l'impact de la règle de dispersion choisie et du niveau de dispersion des espèces sur la dynamique spatiotemporelle du système.

Le deuxième article est présenté au chapitre cinq. Nous y étudions la métacommunauté dans sa forme multi-espèces sur un territoire homogène. Nous investiguons comment la structure (biodiversité, stabilité, interactions entre les espèces, distribution de l'abondance et similarité dans la composition des communautés locales) et les fonctions (biomasse et productivité) de la métacommunauté varient selon le niveau de dispersion des espèces. Nous identifions

aussi les différences entre la dynamique locale et la dynamique régionale de la métacommunauté.

Dans le dernier article, présenté au sixième chapitre, nous étudions la métacommunauté multi-espèces sur un territoire hétérogène dont la capacité limite augmente le long d'un gradient. Les propriétés structurelles et fonctionnelles des communautés locales évoluent donc selon le niveau de dispersion des espèces ainsi que selon leur position sur le gradient. Ce schéma nous permet d'explorer la contribution relative de la dispersion et des conditions environnementales sur les propriétés de la métacommunauté.

Finalement, les conclusions générales et les directions futures sont présentées au chapitre 7. La contribution principale de cette thèse est de procurer une meilleure intuition de la dynamique spatiale de communautés multi-espèces dont les interactions interspécifiques incluent l'exploitation, la compétition et le mutualisme. De façon générale, nous démontrerons que les communautés d'espèces sont très sensibles au déplacement des individus qui les composent. Un changement du niveau de déplacement des individus peut encourir des changements profonds sous forme de transition de phase dans la distribution spatiale des populations, dans leur biodiversité, dans leur fonctionnement et dans la structure des interactions entre les espèces.

2 CADRE THÉORIQUE

2.1 La théorie des systèmes complexes et la mécanique statistique comme outil de compréhension de l'organisation des communautés d'espèces

Dans son livre *Fragile Dominion*, Levin (1999) compare l'organisation des communautés d'espèces à un jeu de Scrabble. Le plateau du jeu représente le paysage, chaque lettre est une espèce et les mots formés en respectant l'orthographe de la langue du jeu symbolisent l'assemblage de communautés d'espèces déterminé par des interactions interspécifiques précises. L'assemblage final est hautement dépendant de l'historique du jeu, car la formation d'un mot à la fois soutient et contraint la formation ultérieure de mots, tout comme l'assemblage d'une communauté sur un territoire est étroitement corrélé avec l'ordre dans lequel les espèces s'y établissent. Bien que les règles d'assemblage des mots (ou des communautés) soient restrictives et que le bassin externe d'où proviennent les lettres (ou les espèces) est un contenu limité, il existe un ensemble immense de réalisations possibles. Il est donc impossible de prévoir la composition exacte de l'assemblage ultime ni de savoir où sur le plateau sera placée chaque lettre du jeu. Par contre, certaines propriétés globales peuvent être estimées. Comme par exemple le nombre total de lettres placées sur le plateau à la fin d'une partie, le nombre moyen de mots formés et peut-être même la distribution de la longueur des mots. De même, les communautés d'espèces, bien que distinctes, peuvent être décrites par des propriétés macroscopiques connues (Brown et al. 2002). Il existe notamment des patrons généraux décrivant la distribution de l'abondance des espèces dans une communauté et la relation entre la taille d'un territoire et le nombre d'espèces s'y trouvant (May 1975).

Cet exemple illustre bien en quoi l'organisation des communautés d'espèces peut être considérée comme un système complexe. Les systèmes complexes forment un champ de recherche interdisciplinaire dont les origines remontent à la cybernétique, à la théorie générale des systèmes ainsi qu'à la théorie de l'information (Manson 2001). Malgré l'absence d'une définition formelle et irréductible de ce qu'est un système dit complexe, les experts en théorie de la complexité s'entendent sur l'identification de certaines propriétés fondamentales (Holland 1996; Gallagher et Appenzeller 1999; Parrott 2002; Chu et al. 2003; Green et Sadedin 2005; Nekola et Brown 2007). Les voici. D'abord les systèmes complexes sont composés d'un très grand nombre d'entités de nature et aux caractéristiques diverses (figure 2.1). Ensuite, ces entités interagissent localement entre elles et avec leur environnement selon une organisation hiérarchique pouvant s'étendre sur différentes échelles de temps et d'espace. Ces interactions locales donnent lieu à une dynamique globale souvent non-linéaire, et à l'émergence de structures sophistiquées à un niveau hiérarchique supérieur à celui des entités qui les composent. Ces structures émergentes sont le fruit du processus appelé auto-organisation, et leur composition n'est ni totalement aléatoire ni totalement ordonnée mais peut être décrite par une combinaison de ces deux formes d'organisation. De plus, la dynamique des systèmes complexes repose sur l'existence de boucles rétrogrades où les structures émergentes influencent à leur tour les entités mêmes qui les composent. Le comportement global des systèmes complexes résultant de cette dynamique est hautement sensible aux perturbations et souvent imprévisible, et finalement, contrairement aux systèmes simples, il ne peut être décrit par la superposition des comportements de ses composantes (Parrott 2002).

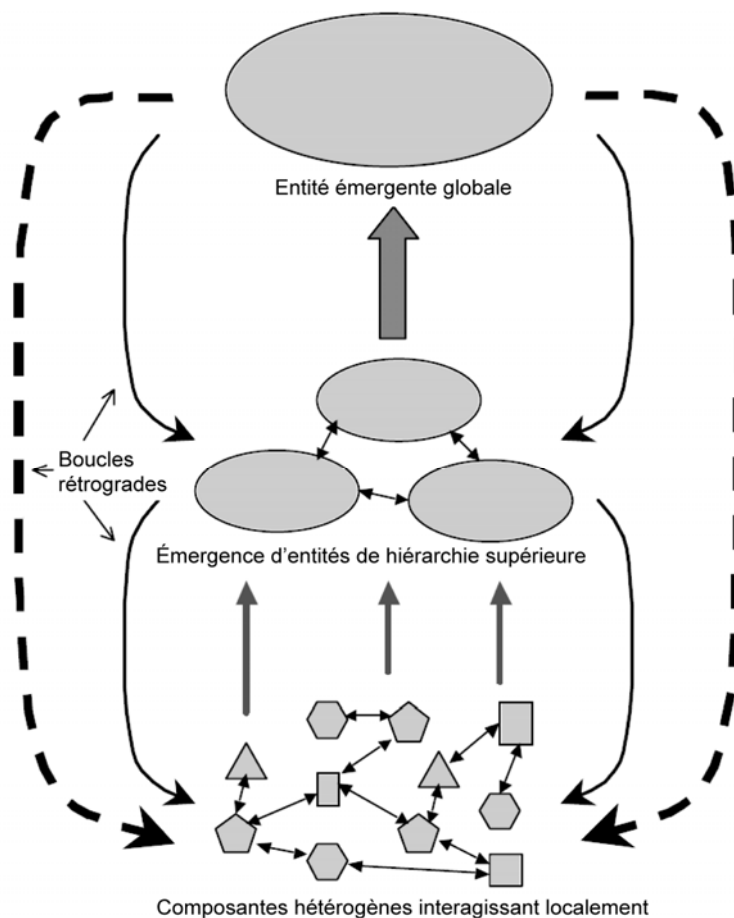


Figure 2.1: Représentation schématique d'un système complexe. Les interactions locales entre les entités du niveau hiérarchique le plus bas conduisent à l'émergence d'entités de hiérarchie supérieure qui influencent à leur tour la dynamique des entités sous-jacentes par l'action de boucles rétrogrades. Figure adaptée de Parrott (2002).

Ces propriétés sont communes aux communautés écologiques qui peuvent ainsi être considérées comme des systèmes complexes. En effet, le nombre d'espèces recensés sur la planète est d'environ 1.5 millions alors que la diversité totale estimée se situe quelque part entre 5 et 30 millions d'espèces (May 1988; Tokeshi 1999). De cette diversité, plus de 70% proviendrait du règne animal dont la majorité serait des arthropodes, les plantes et les champignons compteraient pour près de 22% des espèces et les organismes unicellulaires environ 5%. Les communautés écologiques peuvent ainsi regrouper d'une douzaine à plusieurs centaines d'espèces provenant de tous les règnes du vivant (Martinez 1991; Dunne et al. 2002; Montoya et Solé 2003).

Ces espèces interagissent localement avec leur environnement abiotique ainsi qu'entre elles en formant, entre autres, des réseaux trophiques répartis sur plusieurs niveaux hiérarchiques (Paine 1966). Ces interactions produisent un comportement souvent non-linéaire (Nekola et Brown 2007), comme lors de l'absorption de nutriments par les plantes (Casper et Jackson 1997) ou encore dans la croissance logistique des populations (Sibly et Hone 2002). De plus, les courbes rétrogrades sont fréquentes dans les écosystèmes (Petraitis et Latham 1999; Nekola et Brown 2007). Par exemple elles sont responsables de l'effet stabilisateur des espèces « keystone » sur leur communauté (Mills et al. 1993), et régissent la relation entre l'accumulation de combustible et l'intensité des feux de forêt (van Langevelde et al. 2003). Il va sans dire que l'ensemble de ces propriétés contribue à la dynamique difficilement prévisible des communautés d'espèces. On peut penser par exemple à la difficulté de prévoir avec exactitude l'effet de la perte de la biodiversité, causée par les changements climatiques, la fragmentation du paysage ou les espèces invasives, sur la composition et le fonctionnement des communautés écologiques (Loreau et al. 2001).

En reconnaissant que les propriétés structurelles et dynamiques mentionnées ci-dessus sont présentes dans un nombre important de systèmes distincts émanant de disciplines aussi disparates que l'écologie, la physique, l'informatique, la linguistique, l'économie, la science politique, ou encore la météorologie, la théorie des systèmes complexes fournit un cadre unificateur pour comprendre et analyser les patrons globaux souvent similaires résultants de ces propriétés. En conséquence, il s'avère que les patrons autrefois associés strictement aux communautés écologiques ne sont pas uniques à ses systèmes mais reflètent plutôt le comportement statistique générique des systèmes complexes (Dewar et Porté 2008). De plus, l'étude des systèmes complexes se fait généralement via l'utilisation de modèles simples qui diffèrent certainement dans leurs détails selon la nature du problème soulevé mais qui ont essentiellement une structure commune peu importe leur domaine d'application. Ainsi un modèle développé par exemple en économie pourra être tout aussi utile en

écologie. Les modèles propres à l'analyse des systèmes complexes seront introduits dans la section qui suit.

La mécanique statistique, qui est une branche de la physique théorique, est à la base même de la philosophie de la théorie de la complexité. En effet, la mécanique statistique, qui origine des travaux de Maxwell (1871), Boltzmann (1898) et Gibbs (1902), est une approche probabiliste visant à expliquer les propriétés macroscopiques des systèmes comprenant un nombre considérable d'entités microscopiques sur la base des lois ou des règles qui régissent les interactions entre ces entités (Demetrius 1983; Chaikin et Lubensky 1995; Dewar et Porté 2008). La mécanique statistique abandonne le paradigme déterministe voulant qu'une description du comportement individuel de chaque entité du système permette une description du comportement global de celui-ci, en se tournant vers une description holistique des systèmes ou l'on cherche plutôt à déterminer des mesures macroscopiques qui décrivent le comportement moyen (ou le plus probable) du système. Ce faisant, la mécanique statistique a développé des outils conceptuels et analytiques impressionnants qui offrent une perspective nouvelle et unificatrice sur la façon de comprendre et d'étudier les systèmes complexes. Parmi les applications de la mécanique statistique, mentionnons l'étude des phénomènes critiques qui sont ubiquistes chez les systèmes complexes dont les populations et les communautés d'espèces.

2.2 Modélisation des systèmes complexes : l'approche orientée-objet

Le paradigme de la théorie des systèmes complexes et de la mécanique statistique est basé sur le principe que le comportement global de certains systèmes résulte des interactions locales entre leurs composantes. Ce cadre conceptuel est dit ascendant (ou plus communément « bottom-up ») et se modélise mathématiquement par une approche appelée modélisation orientée à l'échelle de l'objet (ou tout simplement orientée-objet). Selon l'approche orientée-objet (Parrott et Kok 2000), un

système est représenté en modélisant les composantes du niveau le plus bas de sa hiérarchie par des entités discrètes – les objets. L'état de ces objets est décrit par un ensemble d'attributs. Les objets interagissent localement entre eux et avec leur environnement selon des règles prédéfinies. Ces règles peuvent être stochastiques et ainsi représenter le caractère aléatoire de certaines interactions. En résultat à ces interactions, les objets peuvent changer d'état. Au cours d'une simulation, l'évolution temporelle de l'état de chaque objet est enregistrée – contrairement aux approches de modélisation globale où seulement la moyenne des états de l'ensemble des objets est considérée. Cette évolution est un processus discret procédant par itération. Dans ce formalisme, la dynamique globale du système n'est pas pré-définie mais émerge des interactions se déroulant entre les objets qui le composent. La modélisation orientée-objet est ainsi particulièrement intéressante pour étudier le comportement collectif de systèmes dont les composantes sont hétérogènes soient-ils physiques, sociologiques, économiques ou écologiques.

On peut généralement classer les modèles orientés-objets en trois catégories qui dépendent de la nature de l'objet que l'on cherche à représenter (Parrott et Kok 2000) : les modèles orientés-individus, les modèles orientés-agents ou les automates cellulaires. Dans les modèles orientés-individus, les objets (appelés individus) représentent, par exemple, des organismes vivants au sein d'une population (Judson 1994), des personnes formant une foule (Helbing et al. 2000) ou sujettes à une épidémie imminente (Eubank et al. 2004). Le comportement d'un individu est modélisé par différentes règles qui décrivent les interactions potentielles avec les autres individus du système et avec son environnement (Parrott et Kok 2000). Le comportement des individus demeure fixe au cours d'une simulation donnée. En écologie, cette forme de modélisation permet d'étudier la dynamique de populations résultant des interactions locales entre les organismes comme la reproduction, la compétition, la prédation, etc. (Schindler et al. 1994). Dans la seconde approche, appelée orientée-agents, les agents sont des individus qui ont la capacité d'adapter leur comportement et leurs interactions en fonction du contexte ou de leurs expériences antérieures (Bonabeau 2002). Cette approche de modélisation est utile

pour modéliser des problématiques de gestion de ressources collectives (naturelles ou autres) affrontant des acteurs aux desseins différents et parfois antagonistes (voir par exemple Gimblett et al. 2001). Elle est aussi employée pour étudier la variation des prix des actions en bourses résultant des décisions de différents agents (Bak et al. 1997). Finalement, les automates cellulaires servent à représenter des systèmes explicitement spatiaux (comme un paysage, une forêt, une route etc.). Le système est symbolisé par une grille, de une ou plusieurs dimensions, et chaque site de la grille dénote un objet, par exemple un habitat ou un organisme sessile. L'état d'un site est discret et évolue en fonction des interactions qui, à la différence des modèles orientés-individus et agents, sont restreintes aux sites voisins sur la grille (Hogeweg 1988). En sociologie (Schelling 1971), par exemple, cette approche de modélisation a été utilisée pour illustrer comment la ségrégation raciale peut émerger de la faible intolérance de résidents pour des voisins d'ethnies différentes. Les modèles étudiant la dynamique de circulation routière ont aussi recours à l'utilisation d'automates cellulaires (Schreckenberg et al. 1995). En géographie, ces modèles sont couramment employés pour prévoir les conséquences de changements d'utilisation du sol sur la structure du paysage (Deadman et al. 1993; Engelen et al. 1995; Wu et David 2002).

En résumé, la modélisation orientée-objet repose sur la discrétisation de trois variables qui traditionnellement sont représentées de façon continue : le temps, les populations et l'espace. Nous examinerons dans la section qui suit comment la discrétisation des populations et de l'espace, propre à la modélisation des systèmes complexes, s'avèrent particulièrement utiles pour modéliser la dynamique spatiale des populations et des communautés.

2.3 Modélisation spatiale en écologie

Les modèles traditionnels de dynamique de population en écologie, tels les modèles logistique et de Lotka-Volterra, ignorent la dimension spatiale. Ils assument

ainsi que les populations sont parfaitement distribuées dans l'espace et sont moyennées sur les variations environnementales locales (Holt 2001). L'introduction explicite de la dimension spatiale dans les modèles de dynamique de populations remonte aux travaux de Skellam (1951) qui emprunta des équations différentielles de réaction-diffusion, initialement utilisées en génétique (Fisher 1937), pour étudier la dispersion spatiale d'une population dans un territoire continu. Une équation de diffusion prend la forme suivante :

$$\frac{\partial N}{\partial t} = f(N) + D\nabla^2 N \quad (2.1)$$

où D est le coefficient de diffusion, $\nabla^2 = \partial_x^2 + \partial_y^2$ est l'opérateur de diffusion spatiale et $f(N)$ est une fonction représentant la croissance locale de la population d'abondance $N(x, y, t)$ au temps t et à la position (x, y) . Les équations de diffusion basées sur ce formalisme ont été largement utilisées pour étudier la propagation d'espèces invasives dans un nouveau territoire et ont permis dans certains cas de déterminer avec succès la vitesse de cette propagation (Andow et al. 1990; Kot et al. 1996).

Malgré sa représentation explicite de l'espace, le formalisme des équations de réaction-diffusion, tout comme les équations différentielles traditionnelles ignorant l'espace, repose sur une approximation du champ moyen. Cette approximation suppose que les populations sont suffisamment larges pour que les abondances soient traitées comme des variables continues (Durrett et Levin 1994; Holt 2001). Cette approche déterministe présente deux limites importantes : elle ne peut exprimer le caractère local et le caractère stochastique inhérents aux interactions entre les individus et aux processus naturels tels la dispersion, la reproduction, la mortalité, etc. En effet, on suppose que les individus sont «bien mélangés» au sein de la population et qu'ils ont une probabilité égale d'interagir avec tous les autres membres de la population (Durrett et Levin 1994; Neuhauser 2001). Aussi, l'impact de la stochasticité des interactions sur la dynamique de la population disparaît lorsque

moyenné sur une population de taille très grande (McKane et Newman 2005). Les hypothèses à la base de cette approche classique de modélisation des populations sont donc valables seulement pour des populations très grandes et uniformes. Depuis le milieu des années 1970, de nombreux modèles ont donc été développés avec l'objectif d'abandonner ou d'assouplir l'une ou l'autre de ces restrictions en utilisant une représentation discrète de l'espace et/ou des populations. Ainsi, les approches envisagées par les écologistes, pour permettre une modélisation plus réaliste et intuitive des dynamiques de population, viennent rejoindre les concepts à la base de la modélisation des systèmes complexes.

Une approche envisagée s'appuie sur la discrétisation des populations, où les interactions et autres processus naturels stochastiques sont représentés directement à l'échelle des individus qui composent ces populations. C'est le cas des modèles orientés-individus (Judson 1994), présentés ci-dessus, qui peuvent aussi inclure une dimension spatiale et ainsi modéliser le déplacement des organismes sur un territoire et l'influence de l'hétérogénéité environnementale sur la dynamique des populations (Wilson et al. 1993; Letcher et al. 1998). Les modèles orientés-individus permettent, par exemple, d'étudier le comportement collectif d'un ensemble d'organismes, tels des troupeaux de mammifères, des volées d'oiseaux, ou des bancs de poissons, qui émerge des décisions individuelles de ces organismes ainsi que des forces environnementales et sociales auxquelles ils sont contraints (Couzin et al. 2005; DeAngelis et Mooij 2005). Les modèles orientés-individus ont acquis une grande popularité en écologie puisqu'ils permettent de modéliser le comportement des organismes avec plus grande résolution et réalisme que les modèles classiques à l'échelle des populations (Judson 1994; Grimm 1999). Il est aussi possible de calibrer les modèles orientés-individus par l'utilisation de données empiriques concernant la fécondité, la mortalité, la dispersion, etc. (Neuhauser 2001).

Parallèlement aux approches de modélisation basées sur une discrétisation des populations, une seconde approche consiste à renoncer à une représentation continue de l'espace et à diviser ce dernier en parcelles chacune abritant une sous-population d'une espèce. Cette approche a donné lieu à la théorie des

métapopulations formalisée par les travaux de Hanski (Hanski et Galpin 1991). De façon générale, une métapopulation est un ensemble de populations locales, au sein d'un territoire plus large et inhospitalier, liées entre elles par la migration. Les parcelles peuvent aussi abriter plusieurs espèces qui interagissent potentiellement entre elles, on parlera alors de métacommunauté (Wilson 1992; Leibold et al. 2004). Cette approche est utile pour modéliser les nombreuses espèces dont la distribution spatiale n'est pas continue mais est formée d'habitats bien délimités comme les étangs, les îles, le sommet de montagnes, les caves ou les parcelles de forêts dans un territoire autrement agricole, etc. (Hanski 1998; Turner et al. 2001). Ce formalisme distingue ainsi la dynamique locale des sous-populations (ou des communautés locales) de la dynamique régionale de la métapopulation (ou de la métacommunauté).

La représentation de l'espace dans les métapopulations et métacommunautés peut être implicite ou explicite. L'espace demeure implicite, par exemple, dans le modèle classique de métapopulation de Levins (1969). Dans ce modèle, ainsi que les modèles d'occupation de parcelles qui s'en inspirent, on exprime seulement la fraction $p(t)$ des parcelles occupées au temps t en ignorant leur distribution spatiale et l'abondance des populations locales. On suppose que les parcelles sont de tailles identiques et situées à distance égale les unes des autres. La migration est donc répartie également entre toutes les parcelles (figure 2.2a). Toutes les parcelles sont potentiellement sujettes à l'extinction, et la survie de la métapopulation est une fonction de la balance entre les processus d'extinction et de migration à l'échelle locale (Hanski et Gilpin 1991). La dynamique temporelle de la métapopulation s'exprime par une équation analogue au modèle de croissance logistique:

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p) - ep \quad (2.2)$$

où m et e sont les taux locaux de colonisation et d'extinction respectivement.

Le modèle de Levins est certainement le modèle de métapopulation le plus simple. Il est possible de rendre ce formalisme plus complexe en introduisant une

représentation de la taille des populations locales (Levin et Paine 1974; Hanski et Gyllenberg 1993; Durrett et Levin 1994). On peut aussi inclure la structure de l'espace en considérant la distance entre les parcelles. Ces modèles reposent sur une fonction d'incidence qui calcule la probabilité de colonisation d'une parcelle selon sa taille et son éloignement par rapport aux autres parcelles (figure 2.2b; Hanski 1994; Hanski 1998). Cette approche s'applique aussi aux modèles îles-continent, basés sur la théorie des îles biogéographiques, où le taux d'immigration sur une île en provenance d'un continent immunisé contre l'extinction est une fonction de sa taille et de la distance qui la sépare du continent (MacArthur et Wilson 1963; Hanski et Galpin 1991). De plus, le formalisme des métacommunautés permet facilement d'inclure l'hétérogénéité environnementale spatiale et temporelle en assignant à chaque parcelle certaines conditions abiotiques pouvant varier dans le temps (Loreau et al. 2003).

Finalement, une représentation explicite de l'espace peut se faire par l'utilisation d'une grille bidimensionnelle formée de parcelles de tailles identiques où la migration est restreinte aux parcelles voisines (figure 2.2c). La population locale sur chaque parcelle peut être représentée par l'abondance. Dans ce cas, la métacommunauté sera modélisée par un réseau d'applications couplées (Hastings 1993). Dans la sous-section qui suit, nous décrirons plus précisément en quoi consistent les réseaux d'applications couplées puisque c'est l'approche que nous favorisons pour la modélisation de la métacommunauté étudiée dans cette thèse. D'autre part, la population locale peut aussi être représentée par un état discret comme la présence ou l'absence d'une espèce (Bascompte et Solé 1996). Dans ce cas la métapopulation est semblable à un automate cellulaire. Les automates cellulaires constituent le modèle ultime de discrétisation puisque l'espace et les populations y sont discrets. Ils sont particulièrement utiles pour modéliser les interactions intrinsèquement spatiales entre des individus sessiles; par exemple, la compétition pour l'espace entre les plantes ou encore entre les divers organismes des communautés des zones intertidales (Silvertown et al. 1992; Wilson et Nisbet 1997; Wootton 2001).

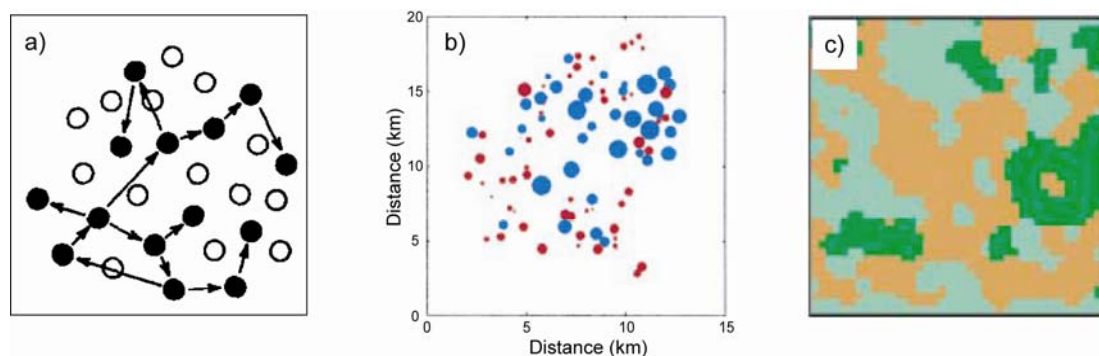


Figure 2.2: Différentes approches de modélisation spatiale. a) Représentation schématique de la métapopulation de Levins (Boorman et Levitt 1973). Les parcelles noires sont occupées et les parcelles blanches sont vacantes. Toutes les parcelles possèdent la même accessibilité. b) Représentation de la métapopulation d'un oiseau passériforme (*Sitta europaea*) modélisée avec une fonction d'incidence (Hanski 1998). Les points bleus et rouges sont les habitats occupés et vacants respectivement. La taille des points est proportionnelle à la superficie des habitats. L'échelle spatiale est indiquée sur les axes de la figure. c) Représentation d'une structure explicitement spatiale pouvant être générée par un automate cellulaire ou un réseau d'applications couplées où chaque couleur illustre la présence d'une espèce donnée (p. ex. de plantes) (adaptée de Grimm et al. 2005)

2.3.1 Les réseaux d'applications couplées

Les réseaux d'applications couplées (CML pour « coupled-map lattice ») sont un formalisme de modélisation explicitement spatiale. Cette approche introduite par le physicien Kaneko (1984) s'apparente aux automates cellulaires. En effet, le temps et l'espace y sont discrets. Le réseaux représente un territoire d'une ou deux dimensions, et chaque site un habitat donné. Par contre, contrairement aux automates cellulaires l'état d'un site n'est pas discret mais continu et déterminé par des équations aux différences (des applications). Les sites sont couplés entre eux par le biais de la dispersion. Les CML sont utilisés dans des domaines de recherche aussi divers que la biologie, la chimie et la physique où ils se sont avérés être des outils

théoriques puissants pour modéliser l'émergence de patrons spatiotemporels (Solé et Bascompte 2006).

Depuis le début des années 1990, les écologistes ont fortement profité du formalisme des CML pour étudier les dynamiques de population dans un contexte explicitement spatial (Solé et al. 1992a; Solé et al. 1992b). Parallèlement à cet engouement, plusieurs modèles écologiques spatiaux ont été conçus indépendamment du formalisme des CML mais s'inspirant de principes similaires (Hastings 1993; Hassell et al. 1991, 1994). Ce sont ces études qui ont exploré pour la première fois la relation entre une dynamique de population sujette à une dispersion locale et l'émergence de patrons régionaux complexes ou encore chaotiques (ces patrons spatiotemporels seront discutés à la section 2.4). Dans les CML, chaque site contient une communauté d'espèces et son état est défini par sa densité de population. Les sites voisins sont couplés entre eux par la migration d'une fraction de leur population. Le couplage entre les sites peut être global (la population qui émigre d'un site est répartie également sur l'ensemble des sites du territoire) ou local (la population immigre vers les sites voisins seulement). Sur un territoire bi-dimensionnel, le couplage local se fait généralement entre les quatre sites du voisinage de von Neumann (les sites nord, sud, est, ouest aussi appelés les plus proches voisins) ou entre les huit sites du voisinage de Moore (le voisinage de von Neumann auquel sont ajoutés les sites sur les diagonales : sud-est, sud-ouest, nord-est, nord-ouest), bien que d'autres types de voisinage plus élaborés peuvent être imaginés. Par exemple (Solé et Goodwin 2000), la dynamique de la population N d'une espèce sur un CML bi-dimensionnel peut s'exprimer par l'équation suivante :

$$N_{t+1}(x, y) = (1 - D)F(N_t(x, y)) + \frac{D}{4} \sum_{(u, v) \in \text{voisins}} N_t(u, v) \quad (2.3)$$

où (x, y) sont les coordonnées locales sur la grille, t représente les itérations temporelles, F est l'application définissant la dynamique locale et D est la fraction de la population locale vouée à la migration. Le premier terme contient l'émigration

tandis que le second contient l'immigration en provenance des quatre sites du voisinage de von Neumann.

Les CML, ont été utilisés pour représenter la dynamique d'une seule espèce (Hastings 1993; Ruxton 1996; Amarasekare 1998; Ruxton et Rohani 1999) ou de deux ou trois espèces en interactions, comme les systèmes hôte-parasite (Hassell et al. 1991; Solé et al. 1992a; Hassell et al. 1994), les systèmes de deux compétiteurs (Solé et al. 1992b) et les systèmes prédateur-proie (Sherratt et al. 2001; Li et al. 2005). Deux principaux modes de dispersion sont généralement employés. Dans le premier cas la dispersion est indépendante des conditions locales et une fraction fixe de la population émigre sans égard à la densité locale de la population (Hassell et al. 1991; Solé et al. 1992a, Solé et al. 1992b; Hassell et al. 1994; Sherratt 2001). Dans le deuxième cas, la dispersion est dépendante de la densité locale et cherche à reproduire des systèmes pour lesquels les conditions locales telles la qualité de l'habitat, la disponibilité des ressources, la compétition pour les ressources, etc. auront une influence sur le déplacement des espèces (Ruxton 1996; Amarasekare 1998; Ruxton et Rohani 1999; Li et al. 2005).

Dans le cadre de cette thèse, dont l'emphase porte sur la modélisation spatiale d'une communauté multi-espèces, l'approche de modélisation choisie doit permettre la représentation de deux aspects évidents : les interactions entre les espèces et leur déplacement dans un territoire explicitement spatial. Afin de modéliser la dynamique résultant des interactions entre les espèces nous adopterons l'approche orientée-individu, alors que la dimension spatiale sera incluse par l'utilisation d'une approche semblable à un réseau d'applications couplées (le modèle complet sera décrit au chapitre 3). Dans le formalisme des CML la dynamique est décrite à l'échelle des populations. En revanche, il est possible de modifier ce cadre théorique pour y intégrer une dynamique orientée à l'échelle des individus. Dans ce cas, la dispersion des populations n'est pas déterminée par un taux mais par une probabilité qui s'applique à chaque individu de la population (South 1999; Johst et Schöps 2003). Le modèle développé dans le cadre de cette thèse s'appuiera donc sur cette approche

mixte qui combine le formalisme de la modélisation orientée-individu à celui des CML.

2.4 L'émergence de patrons spatiotemporels en écologie

Les systèmes écologiques présentent une diversité remarquable de comportements dynamiques. Au sein de cette diversité, nombreux sont les systèmes qui exhibent des patrons structurés s'étalant parfois sur plusieurs échelles de temps ou d'espace. On peut penser aux fluctuations temporelles périodiques de diverses populations animales (Elton 1924) et même à leur synchronisation dans l'espace sur d'immenses distances (Ranta et al. 1997), aux patrons spatiaux réguliers de végétations apparaissant dans les régions arides et semi-arides (Klausmeier 1999), aux répartitions clairsemées des systèmes planctoniques (Lehman et Scavia 1982), des bancs de moules dans les zones intertidales (Bertness et Grosholz 1985) ou encore celles des trouées dans la canopée de nombreuses forêts (Foster et Reiners 1986; Hubbell et al. 1999), pour ne nommer que quelques exemples. L'étude de ces patrons révèle de grandes similarités dans leur structure et dans les mécanismes qui les génèrent. Nous nous intéressons ici aux mécanismes produisant des patrons spatiotemporels. Parmi ces patrons, certains possèdent une taille caractéristique et sont stationnaires ou encore oscillent de façon périodique ou chaotique dans le temps et dans l'espace. Il s'avère que la dynamique qui génère ces patrons écologiques peut être comprise en se référant à des systèmes non-linéaires de réaction-diffusion lesquels ont été étudiés pour une large variété de systèmes biologiques, chimiques et physiques (Cross et Hohenberg 1993; Solé et Bascompte 2006). En effet, plusieurs patrons écologiques spatiotemporels peuvent être associés aux instabilités de Turing et aux ondes des milieux excitables. Ces patrons peuvent être reproduits par l'utilisation de modèles spatiaux continus (équations différentielles) ou discrets (automates cellulaires et réseaux d'applications couplées). Une autre catégorie de patrons se distingue par son absence de taille caractéristique. Ces patrons spatiaux auto-similaires sont associés aux phénomènes critiques et seront discutés dans la section suivante.

Le concept de la formation de patrons structurés dans un milieu autrement homogène fut suggéré initialement par Turing (1952), qui dans un article de grande influence proposa un mécanisme expliquant l'origine de ces patrons en biologie du développement. Les patrons de Turing sont des structures stationnaires émergeant de l'interaction entre un activateur et un inhibiteur lesquels diffusent à des taux différents. Dans un système où le ratio activateur-inhibiteur est initialement homogène, une faible perturbation est amplifiée par l'activateur qui catalyse non seulement sa propre production mais aussi celle de l'inhibiteur. L'inhibiteur a un effet négatif sur la production du catalyseur et aussi sur la sienne. Les patrons de Turing (typiquement des points, des cibles ou des rayures) apparaissent lorsque l'inhibiteur se déplace plus rapidement que l'activateur et ainsi limite la diffusion de ce dernier en périphérie de son centre de production (figure 2.3).

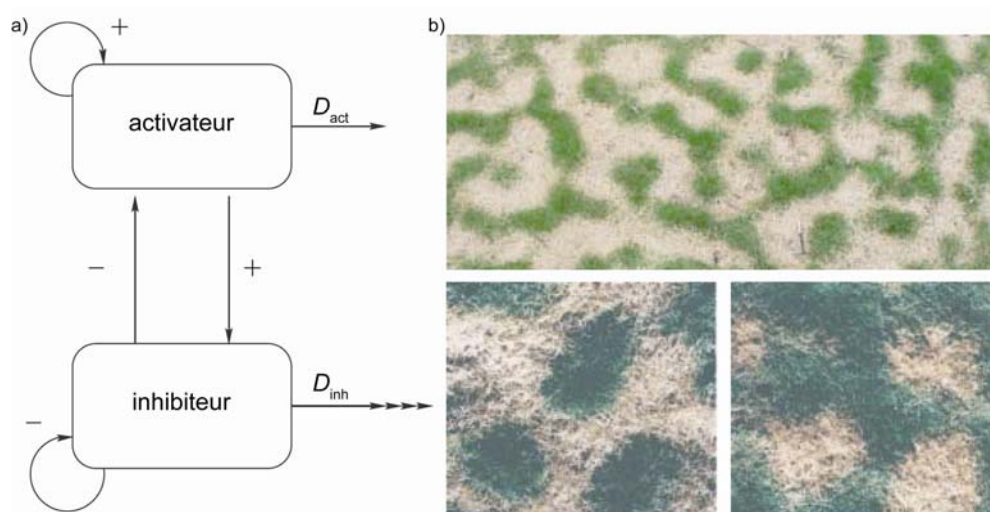


Figure 2.3: a) Représentation schématique du mécanisme activateur-inhibiteur générant les patrons de Turing. L'activateur catalyse sa propre production ainsi que celle de l'inhibiteur. L'inhibiteur restreint la production d'activateur et régule aussi sa propre production. Le taux de diffusion de l'inhibiteur D_{inh} est considérablement plus élevé que celui de l'activateur D_{act} . Figure adaptée de Deutsch et Dormann (1995). b) Exemples de structures de Turing dans la distribution de l'herbe *Paspalum vaginatum* dans la région désertique du Negev en Israël : rayures de type labyrinthe (haut), point (bas-gauche) et trous circulaires (bas-droite). Figure reproduite de von Hardenger et al. (2001).

Sous certaines conditions, cette dynamique s'apparente à celle d'un système prédateur-proie ou hôte-parasite où la proie (hôte) joue le rôle de l'activateur et le prédateur (parasite) celui de l'inhibiteur (Kareiva 1990). En effet, la formation de patrons spatiaux observés dans le système hôte-parasitoïde de la chenille *Orgyia vetusta* est générée par cette dynamique (Maron et Harrison 1997). La chenille est soumise à un fort parasitisme et sa mobilité est faible comparativement à celle de ses parasitoïdes. La distribution spatiale de la chenille se trouve ainsi fragmentée malgré la présence abondante et continue des plantes dont elle se nourrit. Les patrons de Turing ont été reproduits dans plusieurs modèles spatiaux basés sur une dynamique prédateur-proie (Segel et Jackson 1972; Levin et Segel 1976; Hassell et al. 1991; 1994; Alonso et al. 2002). L'émergence de patrons de Turing nécessite que la réponse fonctionnelle du prédateur dépende non seulement de l'abondance de la proie mais aussi de sa propre abondance, sous forme d'interférence entre les prédateurs, de façon à induire un effet auto-inhibiteur (Alonso et al. 2002). Finalement, la dynamique activateur-inhibiteur a aussi été employé pour expliquer la formation de patrons circulaires et rayés observés dans les milieux arides et semi-arides (von Hardenberg et al. 2001; Rietkerk et van de Koppel 2008).

Les ondes progressives formées dans les milieux excitables constituent une autre forme de patrons spatiotemporels communs aux systèmes écologiques (Kareiva 1990). Les milieux excitables sont des systèmes présentant trois états qui se succèdent au cours de l'évolution temporelle: un état d'équilibre où la système est excitable s'il est soumis a une impulsion plus forte qu'un seuil donné, un état excité et un état de récupération. L'état de récupération est caractérisé par une période réfractaire que le système doit traverser afin d'être à nouveau excitable (figure 2.4a). Les patrons typiques produit par cette dynamique sont des ondes cibles et spirales (figure 2.4b) et au contraire des patrons de Turing ne sont pas stationnaires.

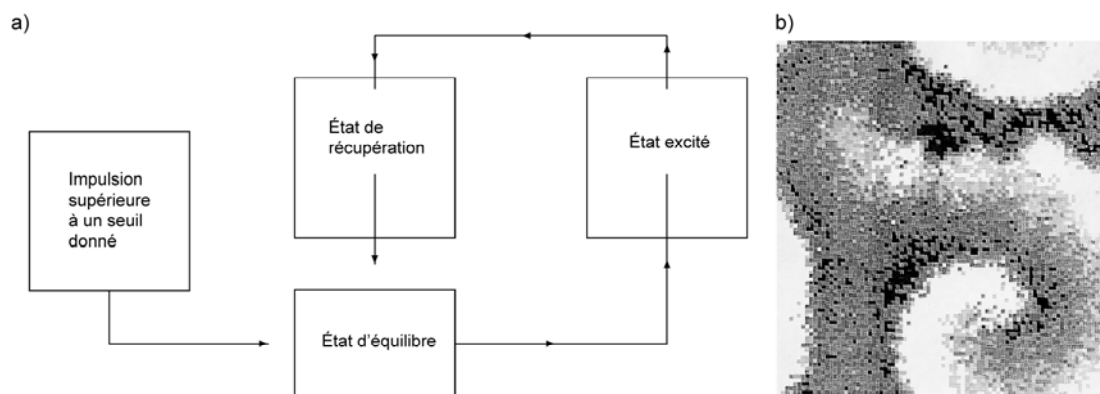


Figure 2.4: a) Représentation schématique du mécanisme générant les ondes progressives propres aux milieux excitables. Figure adaptée de Deutsch et Dormann (1995). b) Onde spirale générée par le modèle explicitement spatial de Bascompte et al. (1997) et basé sur le mécanisme des milieux excitables.

Une dynamique de réaction-diffusion, semblable à celle des milieux excitables et produisant des ondes progressives, a été suggérée pour expliquer les patrons de synchronie spatiale observés sur de grandes étendues dans les cycles de certaines populations animales dont le campagnol Scandinave, le Lynx du Canada et sa proie, le lièvre d'Amérique (Bascompte et al. 1997; Ranta et Kaitala 1997; Ranta et al. 1997; Blasius et al. 1999). Par exemple, Bascompte et al. (1997) ont modélisé un système herbivore-végétation basé sur la dynamique des milieux excitables. La croissance spontanée de la végétation peut être considérée comme une impulsion et la végétation comme l'état excitable du système. Une grande quantité de végétation conduit à une forte croissance de la population d'herbivores. Les herbivores se nourrissent et épuisent localement la végétation et sont alors forcés de se déplacer vers un autre site pour se nourrir. Ce déplacement crée un décalage dans l'interaction herbivore-végétation pendant lequel le sol récupère et permet à la végétation de croître à nouveau. Suivant cette période réfractaire, la population d'herbivores revient se nourrir à ce site et permet à la végétation de récupérer dans les zones où elle est maintenant absente. Cette dynamique génère ainsi des oscillations spatiales sous forme de cibles et de spirales, qui permettent d'expliquer les fluctuations temporelles de la population d'herbivores telles que celles observées dans les populations du lièvre d'Amérique (Bascompte et al. 1997). D'autres systèmes, basés par exemple sur

des dynamiques hôte-parasitoïde (Hassel et al. 1991; 1994) et proie-prédateur (Solé et al. 1992b) génèrent aussi des ondes spirales qui s'apparentent à celles des milieux excitables.

Finalement, plusieurs modèles explicitement spatiaux présentent une dynamique riche exhibant, selon la valeur de certains paramètres (p. ex. le taux de diffusion), des patrons de Turing, des ondes progressives ou encore des structures erratiques qui évoluent de façon aperiodique dans le temps et l'espace (figure 2.5; Hassel et al. 1991; 1994; Solé et al. 1992a; Solé et al. 1992b; Pascual 1993; Doebeli Ruxton 1996; Li et al. 2005). Ces structures aperiodiques ont été associées au chaos spatiotemporel. Le chaos spatiotemporel survient généralement dans les systèmes spatialement distribués qui présentent une absence de corrélation sur de longues échelles temporelle et spatiale en dépit d'un comportement régulier à l'échelle locale (Manneville 2005). Dans de tels systèmes les fluctuations spatiales jouent un rôle significatif dans la dynamique temporelle. L'étude du chaos spatiotemporel est un champ de recherche actif qui s'intéresse, entre autres, à sa caractérisation par l'élaboration de mesures statistiques unificatrices, qui jusqu'à maintenant demeure débattues (Cross et Hohenberg 1993). La présence de chaos spatiotemporel dans les systèmes naturels est difficilement identifiable étant donné la complexité associée à la collecte de données précises s'échelonnant sur plusieurs échelles de temps et d'espace (Solé et Bascompte 1995; Parrott 2005). En revanche, les observations de chaos dans les séries temporelles (Schaffer 1984; Costantino et al. 1997; Hanski et al. 1993; Stone et Ezrati 1996), de corrélations spatiales et de structures spatiales organisées (Maron et Harrison 1997; Ranta et Kaitala 1997) dans les fluctuations de population, suggèrent l'existence probable du chaos spatiotemporel dans les systèmes naturels.

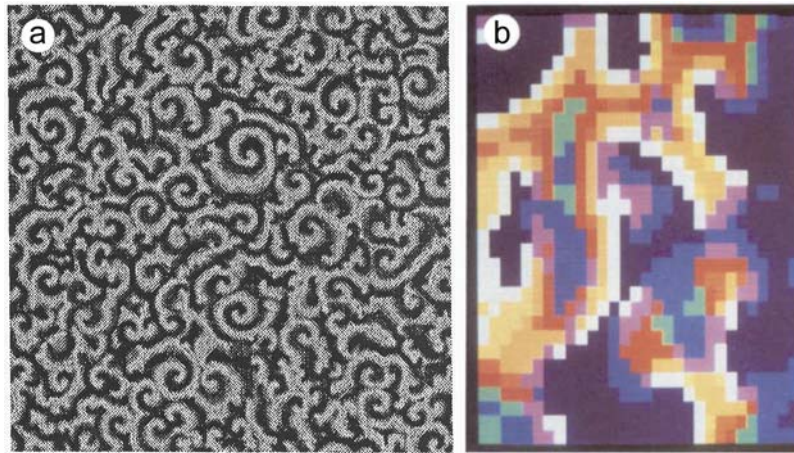


Figure 2.5: Deux exemples de patrons chaotiques spatiotemporels, a) modèle prédateur-proie de Solé et al. (1992 – Phys. Lett. A) et b) modèle hôte-parasitoïde de Hassell et al. (1991).

2.5 Les transitions de phase : de la physique à l'écologie

Un pan important de la mécanique statistique est l'étude des transitions de phase. De façon générale, une transition de phase survient lorsqu'un système acquière un état macroscopique (thermodynamique) différent sous le changement graduel d'une variable externe. Par exemple lorsque l'eau liquide se change en glace par la diminution de la température sous le point de congélation. La valeur de la variable pour laquelle se produit la transition de phase est appelée le point de transition. Au point de transition, les deux phases du système coexistent. Les transitions de phase sont associées à une discontinuité ou à une singularité de certaines variables macroscopiques du système au point de transition.

Il existe deux catégories de transition de phase : les transitions de premier ordre (comme les changements vapeur-liquide, liquide-solide et vapeur-solide de l'eau) et les transitions continues (comme l'aimantation de certains matériaux dont le fer). Formellement, la distinction entre ces deux types de transition provient du comportement des dérivées premières de l'énergie libre du système au point de transition (Reichl 1998). Dans les transitions de premier ordre, la dérivée première de l'énergie libre par rapport à une de ses variables thermodynamiques est discontinue

au point de transition. Par exemple, c'est ce que l'on observe dans la transition vapeur-liquide de l'eau où le volume (qui correspond à la dérivée première de l'énergie libre par rapport à la pression) change de façon abrupte au point de transition. De plus, une transition de premier ordre constitue un processus dépendant du temps suivant lequel une chaleur latente est libérée ou absorbée. En revanche, dans les transitions continues, la dérivée première de l'énergie libre par rapport à une de ses variables thermodynamiques est continue au point de transition. Par exemple, dans la transition ferromagnétique, l'aimantation (qui est la dérivée première de l'énergie libre par rapport au champ magnétique) est continue au point de transition (elle a la valeur zéro). Par contre, la susceptibilité magnétique (qui est la dérivée seconde de l'énergie libre par rapport au champ magnétique) possède une singularité au point de transition. Contrairement aux transitions de premier ordre, les transitions continues ne sont pas associées à une chaleur latente. Il est possible de traverser continûment la transition sans qu'aucun transfert thermique n'intervienne entre le système et le milieu extérieur. Dans les transitions de phase continues, le comportement des variables thermodynamiques possédant une singularité peut être décrit par une loi de puissance autour du point de transition. À chacune de ces variables sera associée l'exposant de la loi de puissance. Ainsi, les transitions de phase continues peuvent être caractérisées par l'ensemble de ces exposants qu'on nomme les exposants critiques. Le point de transition est aussi appelé le point critique et les phénomènes associés aux transitions de phase continues sont donc appelés des phénomènes critiques. Une grande variété de phénomènes critiques possède la propriété remarquable d'être caractérisée par le même ensemble d'exposants critiques. Ceci signifie que malgré la nature différente de certains systèmes leur comportement à l'approche de leur point critique est sensiblement le même (Reichl 1998). Cette propriété est appelée universalité et rend les phénomènes critiques particulièrement intéressants.

Les transitions de phase sont généralement associées (mais pas systématiquement pour les transitions de premier ordre) à un changement de la symétrie du système. Par exemple, lorsque la transition de phase se produit sous

l'effet de la variation de la température (comme c'est le cas dans les transitions vapeur-liquide et ferromagnétique), la phase à haute température comporte une symétrie plus grande (p. ex. la vapeur d'eau) que la phase à basse température (p. ex. la glace). On dira aussi que la phase de moindre symétrie est plus ordonnée. Au point de transition, le système acquiert un paramètre d'ordre qui caractérise l'état du système ainsi que cette brisure de symétrie. Le paramètre d'ordre possède généralement la valeur zéro dans la phase désordonnée et une valeur non nulle dans la phase ordonnée (p. ex. l'aimantation dans le cas du ferromagnétisme et la masse volumique dans le cas de la transition vapeur-liquide).

Les transitions de phase se caractérisent aussi par l'émergence de patrons spatiaux distincts. Dans les transitions de premier ordre, tant que la chaleur latente n'est pas complètement dissipée ou absorbée, les deux phases coexistent et forment un tout hétérogène. Généralement, ce processus dépendant du temps est associé à la formation (appelée aussi la nucléation) et à la croissance d'agrégats correspondant à la nouvelle phase. Ces agrégats sont associés à l'apparition du paramètre d'ordre si la transition s'effectue en direction de la phase plus ordonnée. Ces patrons ont une taille caractéristique qui croît dans le temps et éventuellement, à l'équilibre, devient de taille comparable à la taille du système. Le système est alors complètement dans la nouvelle phase. Par exemple, dans la transition vapeur-liquide, les molécules d'eau sous forme de vapeur se condensent en gouttelettes qui grossissent jusqu'à ce que toute la vapeur devienne liquide (voir la figure 2.6). La taille caractéristique des agrégats à un temps donné peut être décrite par la fonction de corrélation spatiale. La fonction de corrélation spatiale mesure le niveau de similarité entre l'état de deux points du système (p. ex. deux molécules d'eau) séparés par une distance donnée. La fonction de corrélation spatiale comporte donc un pic qui correspond à la taille caractéristique. À l'équilibre, la fonction de corrélation est décrite par une fonction Delta dans un système de taille infinie, alors que dans un système de taille finie, la hauteur du pic est proportionnelle, par exemple, au volume du système.

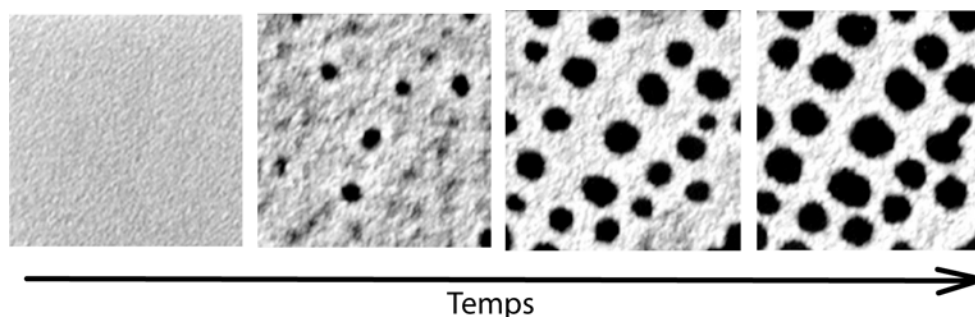


Figure 2.6: Exemple de nucléation dans une transition de phase de premier ordre comme celle observée par la condensation de la vapeur d'eau sous forme de gouttelette (mais ici représentant l'adsorption de molécules sur une surface métallique). Figure adaptée de Hildebrand et Mikhailov (1996).

Afin de décrire les patrons spatiaux propres aux transitions de phase continues, prenons l'exemple du ferromagnétisme (Solé et Goodwin 2000) qui peut-être illustré par le modèle classique de Ising (figure 2.7). Les atomes de fer sont eux-mêmes de petits aimants qui peuvent pointés vers le haut ou vers le bas. Chaque atome peut interagir seulement avec les atomes qui lui sont voisins. À basse température, les atomes s'alignent spontanément dans la même direction que leurs voisins (cette configuration minimise l'énergie du système). Ainsi, à basse température tous les atomes du système tendent à pointer dans la même direction (soit vers le haut ou soit vers le bas) et le système devient alors ordonné et acquière une aimantation (figure 2.7a). La fonction de corrélation spatiale est donc indépendante de la distance – c'est une constante. À haute température, l'énergie thermique perturbe les interactions locales entre les atomes, qui ont alors une probabilité égale de s'aligner ou non avec leurs voisins. La fonction de corrélation spatiale décroît alors exponentiellement avec la distance. À l'échelle globale du système, on retrouve ainsi autant d'atomes pointant vers le haut que vers le bas. L'aimantation globale du système est donc zéro dans cet état qualifié de désordonné (figure 2.7c). Durant la transition de phase qui se produit à la température critique T_c (la température de Curie), les deux phases, ordonné et désordonné, coexistent. La température n'est pas suffisamment grande pour induire un alignement totalement aléatoire entre les atomes voisins. Ainsi, on observe des agrégats d'atomes qui conservent le même alignement (figure 2.7b). La configuration

spatiale adoptée par le système est qualifiée d'auto-similaire puisque les agrégats n'ont pas de taille caractéristique. Ils sont identiques peu importe l'échelle spatiale à laquelle ils sont observés : ce sont des fractales. Dans ce cas, la fonction de corrélation spatiale décroît avec la distance mais beaucoup moins rapidement que dans le cas désordonné : elle suit une loi de puissance. L'auto-organisation de patrons spatiaux auto-similaires, représentée par une loi de puissance, est typique des transitions de phase continue et caractérisent les phénomènes critiques.

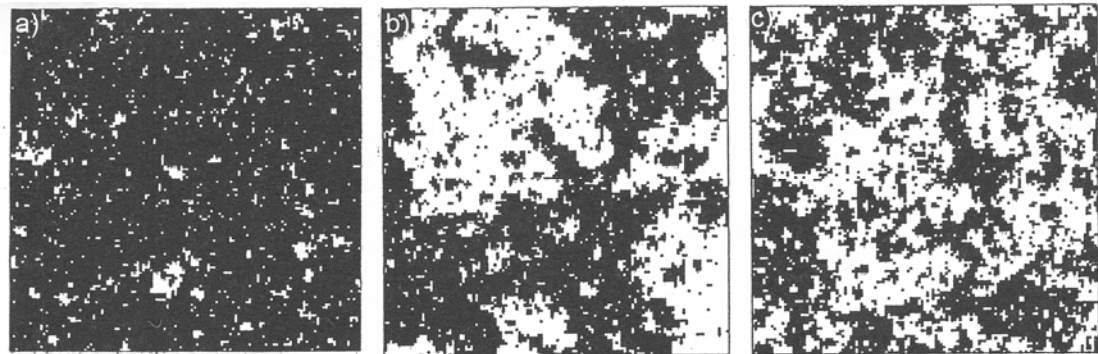


Figure 2.7: Modèle de Ising en fonction de la température. a) À basse température, presque tous les atomes sont alignés dans la même direction. b) À la température critique, l'alignement des atomes forme des patrons complexes auto-similaires. c) À haute température, l'énergie thermique perturbe l'interaction entre les atomes et leur alignement devient aléatoire. Figure adaptée de Solé et Goodwin (2000).

Les systèmes écologiques peuvent aussi subir des transitions d'état suivant des perturbations environnementales (Scheffer et Carpenter 2003). Les écosystèmes sont soumis à une large variété de perturbations externes, comme la fragmentation de leur habitat, les feux de forêts, les changements de température, d'intensité de vent ou de vague, d'alimentation en eau ou en nutriments, etc. Ces perturbations peuvent avoir des répercussions écologiques et économiques considérables en affectant la stabilité du système, sa biodiversité et son fonctionnement, parfois même de façon irréversible. Un champ d'études important est la recherche de mesures permettant de signaler l'arrivée imminente de ces transitions afin de les éviter ou d'en diminuer l'impact (Carpenter et Brock 2006; van Nes et Scheffer 2007). Le formalisme des

transitions de phase de la mécanique statistique peut aider à comprendre et à analyser ces transitions.

Certaines transitions s'apparentent en effet aux transitions de premier ordre et surviennent abruptement suivant une période où le système semble insensible aux changements de ses conditions environnementales. Par exemple, l'eutrophisation des lacs (Scheffer et al. 2001), la dégradation de récifs coralliens par l'accumulation de macroalgues (Knowlton 1992) ou la désertification de territoires arides ou semi-arides (Rietkerk et van de Koppel 1997) représentent de telles transitions catastrophiques. Ces transitions sont caractérisées par une hystérésis entre deux états stables alternatifs (figure 2.8). Dans le cas de la désertification, une diminution du niveau de précipitation (ou une augmentation du niveau de paissance) peut conduire le système d'un régime où le sol est couvert de végétation à un sol nu désertique (von Hardenberg et al. 2001). Pour que le système revienne à son état initial, il ne suffit pas de restaurer le niveau de précipitation auquel la transition a eu lieu mais il faut plutôt atteindre un niveau de précipitation beaucoup plus grand au-delà de ce point (figure 2.8). De plus, dans de nombreux systèmes explicitement spatiaux soumis à la désertification, il a été démontré que le couvert végétal forme spontanément des structures spatiales, semblables aux patrons de Turing (Rietkerk et al. 2004; Rietkerk et van de Koppel 2008). Le modèle développé par von Hardenberg et al. (2001) exemplifie ce phénomène en illustrant la relation entre la formation des patrons spatiaux et le niveau de précipitation (figure 2.8). Lorsque ce niveau atteint un certain seuil, la taille caractéristique des patrons diminue et éventuellement la phase désertique marquée par un sol nu homogène domine le système. Ainsi, les patrons spatiaux peuvent servir d'indicateur d'une transition imminente.

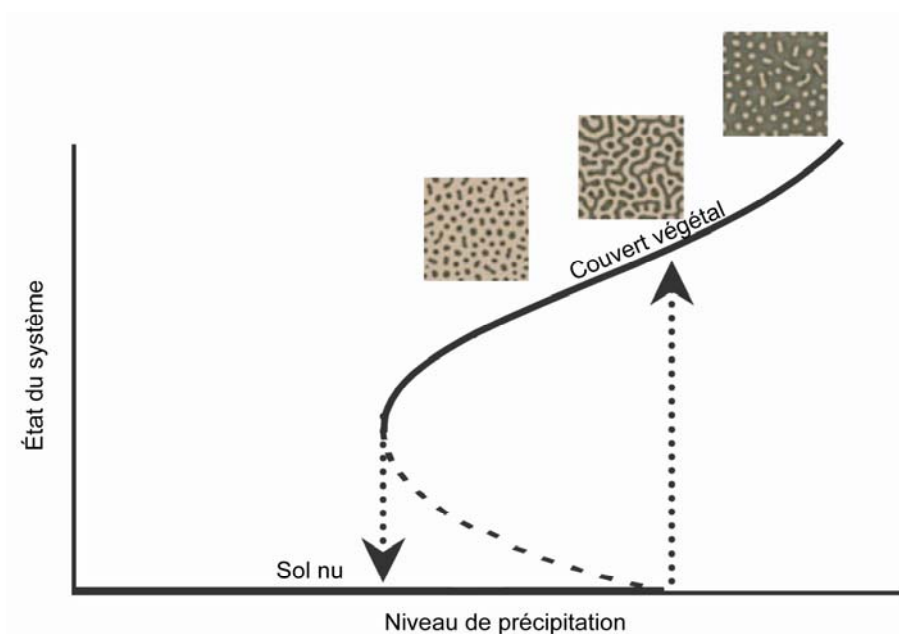


Figure 2.8: Hystérésis représentant une transition de phase de premier ordre dans une région désertique telle que modélisé par von Hardenberg et al. 2001. Les patrons spatiaux dans le couvert végétal se transforment à l’approche de la transition. Figure adaptée de Rietkerk et al. (2004).

Plusieurs scénarios écologiques de changement d’états sont aussi caractérisés par l’émergence de patrons spatiaux auto-similaires pouvant être associés à des transitions de phase continues (Pascual et Guichard 2005). Par exemple, certaines forêts denses équatoriales présentent, sous l’action du vent, une dynamique des trouées générant des patrons spatiaux fractals (Solé et Manrubia 1995; Kubo et al. 1996; Kizaki et Katori 1999). Kizaki et Katori ont interprété ces patrons en se servant du modèle de Ising (figure 2.9). Dans leur modèle, un atome orienté vers le haut représente un site occupé par un arbre, alors qu’un atome orienté vers le bas représente un trou dans la canopée. Sous l’effet d’une augmentation de l’intensité du vent, une forêt peut traverser une transition de phase continue d’un état totalement boisé vers un état d’effondrement de la forêt. Au point critique, la distribution des atomes orientés vers le bas suit une loi de puissance reproduisant la distribution réelle des trouées dans le couvert forestier. Ce phénomène critique est le résultat d’une dynamique de perturbation-récupération : le vent abat les arbres qui croissent en

bordure des trouées mais de nouveaux arbres peuvent pousser via la colonisation locale d'un site vide par les graines d'un arbre voisin.

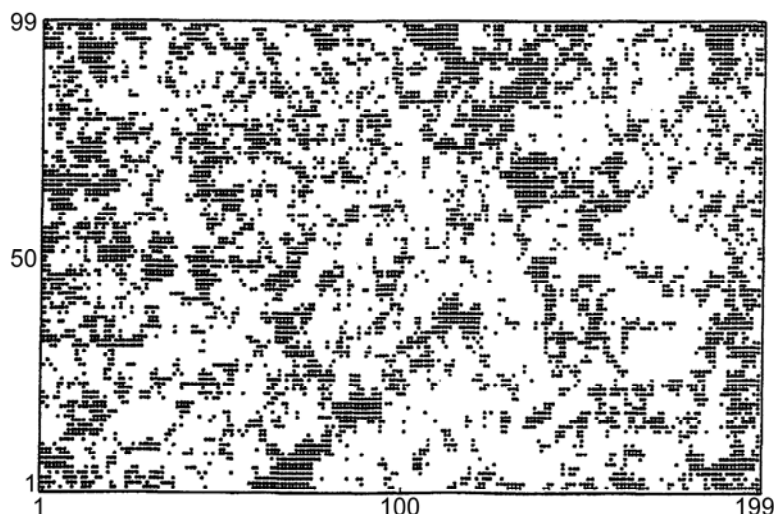


Figure 2.9: Carte digitalisée de la forêt tropicale de l'île de Barro Colorado (Panama). Les trouées, indiquées par les points noirs, représentent les zones de 5 m x 5 m où la végétation à une hauteur inférieure à 20 m. Figure reproduite de Kizaki et Katori (1999). Voir la ressemblance des patrons avec ceux produits au point critique dans le modèle de Ising (figure 2.6b).

Les modèles de percolation constituent une autre forme de modèles explicitement spatiaux qui exhibent des transitions de phase continues. En écologie, ils peuvent être utilisés, par exemple, pour étudier les conséquences de la destruction d'un habitat. L'habitat dans un modèle de percolation est représenté par une grille bi-dimensionnelle composée de sites tous initialement viables. La destruction de l'habitat procède progressivement en détruisant aléatoirement une fraction croissante des sites viables (Bascompte et Solé 1996). Au point de transition, correspondant à une fraction critique de destruction, la distribution des sites détruits suit une loi de puissance. À ce point apparaît un agrégat de sites détruits qui s'étend d'une extrémité à l'autre de la grille. Au-delà du point critique, la destruction a pour effet de fragmenter le territoire en isolant les sites viables. Hors la fragmentation a des conséquences importantes pour la conservation de la biodiversité (Fahrig 2003). Par exemple, cette topologie a pour effet d'accélérer l'extinction d'une espèce vivant sur les sites viables si sa dispersion est limitée à l'échelle locale (Bascompte et Solé

1996). Les modèles basés sur le formalisme de la percolation ont aussi été utilisés pour explorer la relation entre la topologie du territoire et la diffusion d'espèces invasives (With 2002), de galeries forestières (Loehle et al. 1996) ou encore de feu de forêt (Clar et al. 1996; Solé et Bascompte 2006).

Mentionnons qu'un fait remarquable en écologie est la quantité impressionnante de patrons qui sont auto-similaires sur plusieurs échelles de temps et d'espace (Sugihara et May 1990; Brown et al. 2002). Ces patrons fractals sont présents par exemple, dans la canopée de forêts denses équatoriales (comme discuté plus haut, Solé et Manrubia 1995), dans les récifs coralliens (Bradbury et al. 1984), dans les mesures de périmètres de forêts feuillues (Krummel et al. 1987) ou dans la distribution de la taille des feux de forêt (Malamud et al. 1998). Ils ont aussi été identifiés dans les séries temporelles de la variation d'abondance de populations d'oiseaux (Keitt et Stanley 1998) et dans les séries temporelles d'extinctions d'espèces dans le registre fossile (Solé et al. 1997). Or, bien que ces patrons puissent révéler la présence d'une transition de phase continue, ils ne semblent pas tous être le résultat d'une perturbation externe. Cette observation a donné lieu à l'interprétation que certains de ces systèmes s'auto-organisent dans cet état critique (Bak et Sneppen 1993; Sneppen et al. 1995; Solé et Manrubia 1995; Solé et Manrubia 1996; Keitt et Marquet 1996; Malamud et al. 1998; Pascual et Guichard 2005). L'auto-organisation critique (ou SOC pour « self-organized criticality ») (Bak et al. 1987) est une transition de phase dynamique où un système évolue de lui-même vers un état critique sans la nécessité d'ajuster un paramètre externe. Dans cet état critique, la dynamique temporelle du système est aussi invariante de l'échelle (ce qu'on appelle un bruit $1/f$). Cette théorie est particulièrement séduisante pour expliquer l'émergence des patrons auto-similaires ubiquistes en écologie et elle renforce l'idée de l'existence de mécanismes communs dans la dynamique des systèmes écologiques malgré leur grande variété et complexité.

2.6 Résumé

En conclusion, ce chapitre à survoler les fondements théoriques sur lesquels s'établit la recherche poursuivie dans le cadre de cette thèse. Les éléments à retenir sont les suivants. Les communautés d'espèces peuvent être considérées comme des systèmes complexes. La théorie des systèmes complexes s'inspire du formalisme de la mécanique statistique qui vise à comprendre les propriétés globales des systèmes sur la base des règles locales qui régissent les interactions entre les entités qui les composent. Malgré leur origine multidisciplinaire, les systèmes complexes partagent de nombreuses propriétés structurelles et dynamiques. Cette unité structurelle permet de les étudier selon des techniques de modélisation communes s'appuyant sur l'approche ascendante (« bottom-up »). En écologie, cette approche est utile pour représenter le caractère local et stochastique des interactions entre les individus formant les communautés d'espèces puisqu'elle emploie une discrétisation des populations et/ou de l'espace. Cette approche met l'accent sur le fait que ce n'est pas la nature des entités composant le système qui gouverne sa dynamique mais bien les mécanismes d'interactions entre ces entités. De cette structure commune aux systèmes complexes émerge donc une dynamique commune caractérisée par des patrons communs. Nous avons mis l'accent sur l'émergence de patrons spatiaux et avons identifié les mécanismes responsables de la formation de patrons stationnaires de Turing et d'ondes spatiales progressives. Finalement, nous avons discuté du mécanisme des transitions de phases dans les systèmes écologiques et avons examiné les patrons spatiaux qui les caractérisent. Les transitions de phase constituent un sujet important de cette thèse. Nous démontrerons, en effet, que les communautés spatiales sont extrêmement sensibles au niveau de dispersion des individus qui les composent. Celles-ci peuvent acquérir des propriétés structurelles et fonctionnelles nouvelles sous l'effet d'un changement de niveau de dispersion qui s'apparente à une transition de phase.

3 LE MODÈLE

Dans ce chapitre nous présentons le modèle explicitement spatial de la métacommunauté multi-espèces orientée à l'échelle des individus que nous avons développé dans le cadre de cette thèse. Dans un premier temps nous décrirons la version non-spatiale du modèle et ensuite expliquerons de quelle façon la dimension spatiale y a été ajoutée.

3.1 Le modèle non-spatial

Le modèle non-spatial que nous employons est un modèle orienté-individu de coévolution des espèces : la dimension temporelle et les populations y sont discrètes. La version originale de ce modèle, appelé *Tangled-Nature*, a été conçue par Christensen et al. (Christensen et al. 2002; Hall et al. 2002; di Collobiano et al. 2003) et éventuellement simplifiée par Rikvold et al. (Rikvold et Zia 2003, 2004; Zia et Rikvold 2004; Sevim et Rikvold 2005a et b; Rikvold 2007; Rikvold et Sevim 2007) pour permettre d'étudier analytiquement la dynamique du modèle et de conduire des simulations de durée plus importante. C'est la version de Rikvold et al. que nous utiliserons. Le modèle *Tangled-Nature* et ses variantes s'inscrivent dans un courant de création de modèles d'évolution des espèces via des approches propres à la mécanique statistique (Bak et Sneppen 1993, Kauffman 1993, Solé et Manrubia 1996, Newman et Palmer 2003). Ces modèles cherchent à prédire les patrons statistiques de l'enregistrement fossile (p. ex. la fréquence relative de la taille des extinctions ou encore la durée de vie des familles ou des genres) et ainsi explorent la possibilité que ces patrons qui apparaissent sur des échelles de temps géologiques, soient le résultat de forces biotiques (telles les interactions entre les espèces) opérant sur des échelles de temps beaucoup plus courtes.

3.1.1 La représentation des espèces

Dans ce modèle de coévolution, une espèce est représentée par un vecteur de longueur L , par analogie avec son génome, dont chaque élément (ou gène) prend la valeur 1 ou -1. Par exemple, l'espèce i est dénotée par le génome :

$$\mathbf{S}^i = (S_1^i, S_2^i, S_3^i, \dots, S_L^i) \text{ où } S_v^i = \pm 1. \quad (3.1)$$

Il existe ainsi 2^L espèces possibles différentes dans la communauté. Ces espèces ne sont pas toutes présentes dans le système à un temps donné, leur existence est potentielle seulement. Nous empruntons au vocabulaire des modèles d'assemblage d'espèces le terme réservoir régional d'espèces (ou RSP pour « regional species pool ») pour désigner l'espace des génotypes. Conceptuellement, ce réservoir consiste en un hypercube de dimension L dont chaque sommet désigne une espèce (voir figure 3.1). Les espèces interagissent entre elles par l'intermédiaire d'une matrice d'interactions générales \mathbf{J} , de dimension $2^L \times 2^L$, dont la forme exacte sera décrite plus loin. Ces interactions sont choisies aléatoirement en début de simulation et demeurent fixes au cours de la simulation. La population de chaque espèce est exprimée à l'échelle des individus. Il n'y a pas de distinction entre génotype et phénotype dans ce modèle. Les individus d'une même espèce possèdent tous le même génome et par conséquent obéissent au même ensemble d'interactions.

De façon générale, la dynamique du modèle est contrôlée par les processus de reproduction (lequel dépend, comme nous l'expliquerons, de la matrice des interactions) et de mutation des espèces, tous deux opérant à l'échelle des individus. Cette dynamique a pour effet d'échantillonner le RSP à la recherche de configurations stables d'espèces pouvant coexister sur des périodes temporelles relativement grandes.

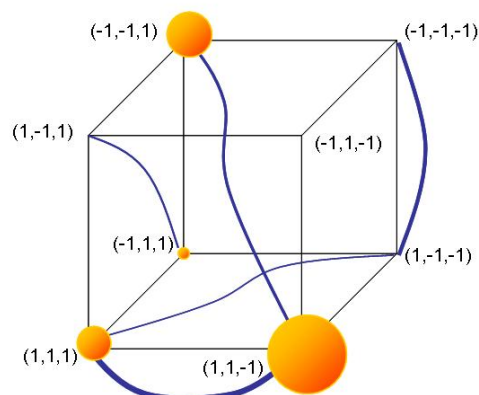


Figure 3.1: Représentation schématique d'un RSP de dimension $L = 3$. Chaque sommet de l'hypercube désigne une des 8 espèces possibles. Le nombre d'arrêtes entre deux sommets donnés définit la distance d'Hamming entre ces espèces. Les positions occupées sont marquées par une sphère de rayon proportionnel à la taille de la population (i.e. le nombre d'individus). Les interactions entre les espèces sont désignées par les courbes bleues dont l'épaisseur indique la force de l'interaction. Notons que les interactions sont définies aussi pour les positions inoccupées de l'hypercube. Figure adaptée de Christensen et al. (2002).

3.1.2 La probabilité de reproduction

L'originalité de ce modèle réside, entre autre, dans la façon dont est définie la probabilité de reproduction des espèces. Contrairement à la majorité des modèles de dynamique de population, le processus de reproduction n'est pas déterminé par une probabilité constante ou encore une fonction dépendant exclusivement de l'abondance des espèces. Dans ce modèle, la probabilité de reproduction est spécifique à chaque espèce et elle évolue au cours du temps en fonction de l'ensemble des espèces présentes dans la communauté, de leur interaction avec l'espèce concernée et de leur abondance relative. La probabilité de reproduction est parfois nommée le *fitness* de l'espèce (chapitre 4). Ce terme ne doit pas être associé à la définition usuelle en biologie évolutive « d'espérance du nombre de descendants ». Nous utilisons plutôt le terme *fit* pour qualifier les espèces qui ont une forte probabilité de reproduction avec l'interprétation familière que ces espèces sont particulièrement appropriées ou adaptées à la communauté dont ils font partie.

La probabilité p_{off_i} qu'un individu de l'espèce i à la génération t donne naissance à une progéniture (« offspring ») est donnée par la fonction suivante:

$$p_{off_i}(t) = \frac{1}{1 + \exp[-\Phi_i(t)]} \in [0,1]. \quad (3.2)$$

La forme fonctionnelle de p_{off_i} assure que la probabilité varie progressivement entre 0 (aucune reproduction) et 1 (reproduction certaine) (figure 3.2). Cette probabilité est contrôlée par la fonction Φ_i qui exprime les pressions biotiques et abiotiques exercées par l'ensemble de la communauté sur l'espèce i :

$$\Phi_i(t) = \sum_j J_{ij} \frac{n_j(t)}{N(t)} - \frac{N(t)}{N_0} \quad (3.3)$$

Les différents paramètres et variables contenus dans Φ_i sont décrits ci-dessous :

- $n_i(t)$ dénote la population (en nombre d'individus) de l'espèce i à la génération t .
- $N(t)$ est le nombre total d'individus dans la communauté à la génération t :

$$N(t) = \sum_i^{2^L} n_i(t).$$

- J_{ij} correspond aux éléments de la matrice des interactions. On donne aux interactions intraspécifiques J_{ii} , contenus sur la diagonale, une valeur nulle afin d'isoler l'effet des interactions interspécifiques sur la dynamique du modèle. Les interactions interspécifiques sont des nombres réels choisis aléatoirement et uniformément sur l'intervalle $[-1,1]$. Les éléments J_{ij} ne représentent pas des relations énergétiques entre les espèces et ainsi ne se restreignent pas aux interactions trophiques. Tous les types d'interactions peuvent être représentés. $J_{ij} > 0$ signifie que l'espèce j a une l'influence positive sur l'espèce i , alors que $J_{ij} < 0$ signifie que l'espèce j a une

l'influence négative sur l'espèce i . Si J_{ij} et J_{ji} sont tous deux négatifs, les espèces sont en compétition. S'ils sont tous deux positifs, les espèces sont des partenaires mutualistes. Finalement, s'ils ont des signes différents, une espèce bénéficie de la présence de l'autre pour l'exploiter.

- N_0 est la capacité limite de l'environnement abiotique. Plus N_0 est grand et plus l'environnement peut supporter une forte population totale $N(t)$. On peut associer N_0 à une ressource limitée, non-énergétique, et exploitée collectivement par tous les membres de la communauté, comme par exemple l'espace disponible dans l'habitat (p.ex. pour établir des zones de reproduction).

Lorsque Φ_i prend une valeur large et positive, la probabilité que les individus de l'espèce i se reproduisent est élevée. En revanche, si la valeur de Φ_i est grande mais négative leur chance de se reproduire est faible (figure 3.2). Ainsi, le terme négatif associé à la capacité limite de l'environnement N_0 , appréciable seulement pour des larges populations $N(t)$, contribue à freiner la croissance de la population de l'espèce i . D'autre part, le terme associé aux interactions interspécifiques, qui exprime la somme de l'impact de chaque espèce de la communauté sur l'espèce i , pondéré par leur abondance relative, peut être négatif ou positif. Par exemple, il sera probablement positif pour une espèce qui bénéficie de nombreuses interactions positives parce qu'elle entretient des relations d'exploitation et/ou de mutualisme. Par ailleurs, il sera probablement négatif pour une espèce qui est la proie de plusieurs prédateurs ou qui participe à de nombreuses relations de compétition.

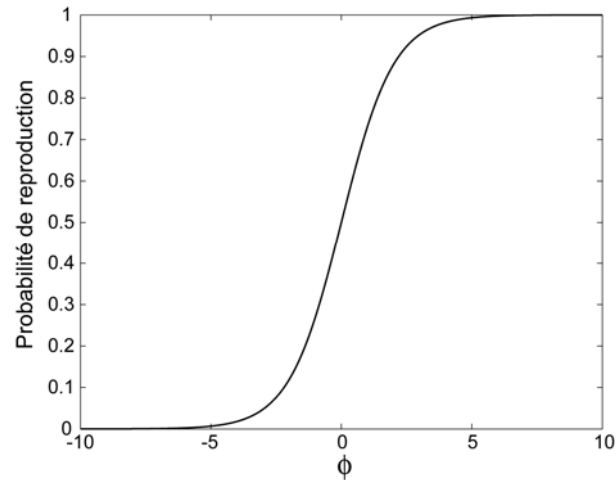


Figure 3.2: Probabilité de reproduction des espèces en fonction de Φ

3.1.3 L'évolution temporelle du modèle

L'évolution temporelle du système fonctionne par itérations. Chaque itération correspond à une génération et est constituée de deux étapes : la reproduction et la mutation. Par soucis de simplification le modèle suppose que la reproduction est asexuée.

Au cours du processus de reproduction, le programme calcul d'abord la probabilité de reproduction de chacune des espèces présentes dans la communauté (équation 3.2). À partir d'une distribution uniforme sur l'intervalle réel $[0,1]$, le programme génère ensuite un nombre aléatoire, p_{ind} , tour à tour pour chaque individu de chaque espèce. Si ce nombre, p_{ind} , pour un individu donné de l'espèce i , est inférieur ou égal à la probabilité de reproduction de son espèce, i.e. $p_{ind} \leq p_{off_i}$, l'individu se reproduit. Il est alors remplacé par F descendants. En revanche, les individus pour lesquels $p_{ind} > p_{off_i}$ sont alors exclus de la communauté : ils ne survivent pas. Ce processus a pour effet de créer des populations qui ne se chevauchent pas d'une génération à une autre². Bien que la fécondité soit une

² L'adoption d'un processus de reproduction sans chevauchement des générations est une propriété avantageuse qui permet, d'une part, de dériver une approximation du champ moyen pour ce modèle et ainsi d'en étudier la dynamique analytiquement et de l'autre, de produire des simulations de très

propriété complexe dépendant en moyenne de l'espèce mais pouvant aussi varier avec le temps et d'un individu à un autre, par simplicité le modèle suppose que F est une constante identique pour toutes les espèces.

Lors de la seconde étape, chaque descendant subit une mutation potentielle. Le processus de mutation fonctionne de façon analogue au processus de reproduction décrit ci-dessus. À partir d'une distribution uniforme sur l'intervalle réel $[0,1]$, le programme génère un nombre aléatoire, p_g , tour à tour pour chaque gène du génome de chaque individu de chaque espèce de la communauté. Si ce nombre, p_g , pour un gène donné, est inférieur ou égal à la probabilité de mutation μ/L , alors ce gène change de signe : $1 \rightarrow -1$ ou $-1 \rightarrow 1$. μ est une constante identique pour toutes les espèces et correspond à la probabilité de mutation par individu. Un individu qui subit la mutation d'au moins un de ces gènes possède alors un génome différent du génome de son ancêtre : il est un mutant appartenant à une autre espèce du RSP. Le mutant contribue ainsi à la croissance de la population d'une espèce déjà existante au sein de la communauté ou encore à l'établissement d'une nouvelle espèce. Les processus de reproduction et de mutation consistent en quelque sorte à redistribuer les individus dans l'espace des génotypes. L'étape de mutation complète une itération du programme informatique. Le temps est réitéré et les processus de reproduction et de mutation recommencent sur une nouvelle génération d'espèces.

Un commentaire pertinent se doit d'être mentionné concernant le processus de mutation. Dans ce modèle, un mutant appartient à une nouvelle espèce entièrement différente de son ancêtre. Au cours de la mutation, le mutant acquiert donc un nouvel ensemble d'interactions interspécifiques. Il est possible, par exemple, pour un mutant de devenir le prédateur ou la proie de son espèce ancestrale. Puisqu'il n'y a pas de corrélations entre les changements entre le génome d'une espèce et les changements résultants dans ses interactions interspécifiques, le mécanisme de mutation dans ce

longues durées (Rikvold et Zia 2003). Par contre, dans le modèle original Tangled-Nature, tous les individus, indépendamment de leur capacité à se reproduire, demeurent dans la communauté et peuvent survivre d'une génération à une autre. Par contre, ce modèle original inclut une probabilité de mortalité (une constante indépendante de la nature des espèces), p_{morts} , servant à réguler la croissance de la population.

modèle s'apparente seulement conceptuellement à un processus réel d'évolution des espèces. C'est pour cette raison que dans le cadre de cette thèse (chapitres 5 et 6) nous interprétons la mutation plutôt comme un mécanisme d'assemblage des espèces servant à introduire spontanément de nouvelles espèces au sein de la communauté. Par contre, il est à noter que les espèces ne sont pas introduites en puisant aléatoirement dans le RSP. Le processus d'assemblage est limité aux espèces qui sont voisines, dans l'espace des génotypes, aux espèces déjà existantes (Murase et al. 2009).

3.1.4 La dynamique du modèle

La dynamique du modèle est étudiée par l'entremise de simulations Monte Carlo. La dynamique produit des populations d'espèces qui se déplacent dans l'espace des génotypes sous l'effet de la mutation. Cette dynamique conduit à l'émergence successive de communautés composées de quelques espèces coexistant temporairement. Cette dynamique est intermittente. On observe de longues périodes de stabilité où le système consiste en une communauté stable d'espèces, présentant des fluctuations mineures seulement, entrecoupées par des rafales de changements considérables dans l'espace des génotypes qui sont rapides sur une échelle de temps macroscopique (figure 3.3) (Rikvold et Zia 2003). Durant ces périodes de changements, le système se réorganise en sondant le RSP à la recherche d'une nouvelle configuration stable. Ces périodes de réarrangement peuvent être associées à l'extinction de communautés entières suivit d'une diversification des espèces. Cette dynamique rappelle la théorie de l'équilibre ponctué en biologie évolutive (Gould et Eldredge 1977; 1993). Les communautés produites durant les périodes stables sont nommées les QSS pour « quasi-steady states ». Rikvold et Zia (2003) ont étudié la dynamique du système sur de très longues simulations (2^{25} générations) et ont établi que le système passe 94.7% de son temps dans les QSS.

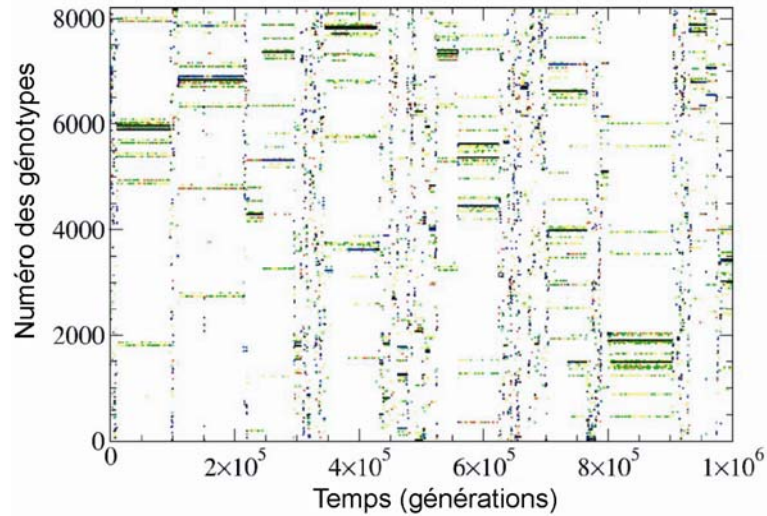


Figure 3.3: Présence des génotypes en fonction du temps pour une simulation donnée avec $L=13$, $\mu = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. Les espèces sont énumérés de 0 à 2^L-1 sur l'axe vertical par le nombre décimal associé au nombre binaire correspond à leur génotype (p. ex. $(1, 1, -1, -1, 1) \rightarrow (1, 1, 0, 0, 1) \rightarrow 25$). Un point sur la figure illustre la présence de l'espèce i au temps t . Le point est noir si la population est $n_i \geq 1001$, bleu si $n_i \in [101, 1000]$, rouge si $n_i \in [11, 100]$, vert si $n_i \in [2, 10]$ et jaune si $n_i = 1$. Figure adaptée de Rikvold et Zia (2003).

L'évolution temporelle de la diversité et de la population totale du système suit aussi une dynamique intermittente (figure 3.4). Durant les périodes de QSS la diversité et la population totale sont relativement stables et constantes même si la composition de ces QSS évolue profondément au cours de la simulation. Durant les périodes de réarrangement, la diversité fluctue de façon erratique et la population totale décroît légèrement.

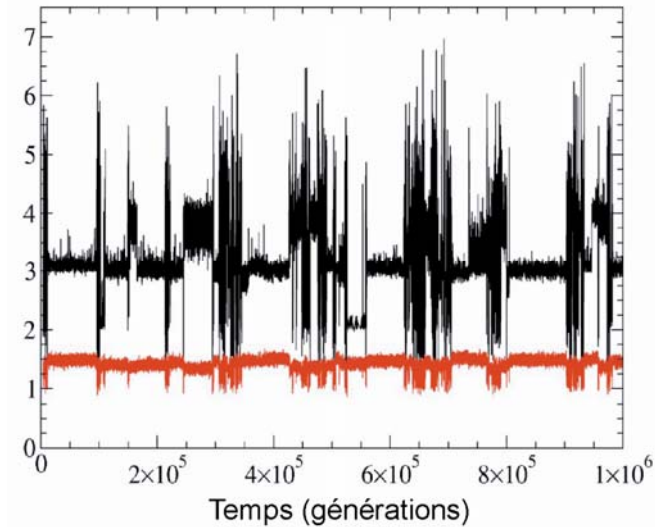


Figure 3.4: Séries temporelles pour la diversité (noir) et la population totale (rouge) pour la même simulation présentée à la figure 3.3. La diversité est calculée selon l'indice de Shannon-Wiener : $D(t) = \exp(S(t))$ où $S(t) = -\sum_i \rho_i(t) \ln \rho_i(t)$ est la diversité de Shannon et $\rho_i(t) = n_i(t)/N(t)$ est l'abondance relative de chaque espèce présente dans la communauté. La population totale est normalisée selon : $N(t)/N_0 \ln(F-1)$. Figure adaptée de Rikvold et Zia (2003).

Ainsi on observe que durant les périodes actives, l'amplitude des fluctuations de la diversité est beaucoup plus importante que dans les périodes calmes. Les points de la série temporelle de la diversité peuvent donc être classifiés selon qu'ils appartiennent à une période calme ou active. Ceci permet de déterminer la distribution de la durée de vie des QSS (figure 3.5). Cette distribution suit approximativement une loi de puissance d'exposant -2, indiquant que la durée des QSS varie de façon auto-similaire sur plusieurs échelles de temps.

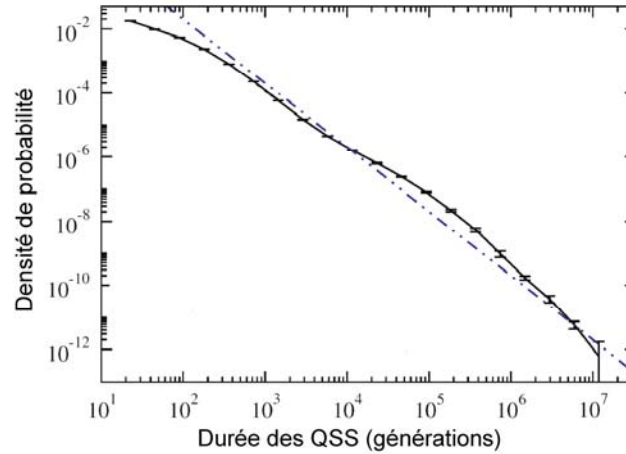


Figure 3.5: Histogramme normalisé de la durée des QSS (axes log-log) moyenné sur 16 simulations de paramètres : $L=13$, $\mu = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. La ligne bleue pointillée indique la relation $1/f^2$. Figure adaptée de Rikvold (2007).

Également, une analyse du spectre de puissance des séries temporelles pour la diversité (figure 3.6a) et la population totale (figure 3.6b) indique une relation inversement proportionnelle à la fréquence sous forme d'une loi de puissance d'exposant -1.

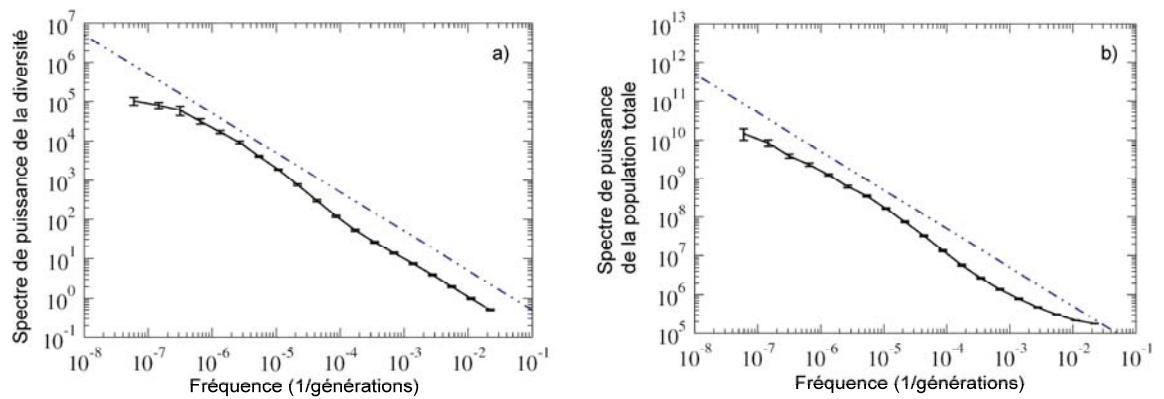


Figure 3.6: Spectre de puissance des séries temporelles de a) la diversité et b) la population totale (axes log-log) moyenné sur 16 simulations de paramètres : $L=13$, $\mu = 0.001$, $N_0 = 2000$ et $F = 4$. La ligne bleue pointillée indique la relation $1/f$. Figure adaptée de Rikvold (2007).

Ces lois de puissance dans les statistiques temporelles du modèle sont particulièrement intéressantes puisqu'elles s'apparentent à la structure auto-similaire de plusieurs propriétés de l'enregistrement fossile. Par exemple, certaines études ont établi que la durée de vie des familles ou des genres dans l'histoire évolutive des espèces s'exprime possiblement par une loi de puissance d'exposant -2 et que les fluctuations temporelles dans la diversité de familles ont un comportement $1/f$ (Solé et Bascompte 1996; Solé et al. 1997). Mentionnons tout de même que les données fossiles sont rares et que leur enregistrement présente plusieurs erreurs systématiques (dus par exemple à la meilleure préservation des fossiles récents, à certaines périodes mieux étudiées que d'autres, à la difficulté de mesurer la taille des extinctions, etc.) (Newman et Palmer 2003). Pour ces raisons, de nombreux chercheurs ont soulevés la possibilité que les patrons statistiques extraits de l'enregistrement fossile soient artificiels ou biaisés par les méthodes d'analyses utilisées (Newman et Eble 1999) et ainsi leur interprétation demeure controversée.

3.1.5 La structure des communautés

Les QSS sont généralement composés de deux à quatre espèces fortement abondantes formant le «noyau» de la communauté et qui sont entourées de quelques mutants peu abondants, lesquels ont une probabilité faible d'envahir ce noyau. Les simulations examinées par Rikvold et Zia (2003) utilisant les paramètres $L=13$, $\mu=0.001$, $N_0 = 2000$, et $F = 4$, indiquent que la population totale du système (comprenant les périodes calmes et actives) est en moyenne $\bar{N} = 3201 \pm 8$. Chaque espèce comprise dans le noyau a une population moyenne d'environ 807 ± 265 , 1080 ± 91 ou 1548 ± 107 selon que le noyau inclus quatre, trois ou deux espèces respectivement (ces nombres proviennent de moyennes faites sur dix QSS répertoriés par Rikvold et Zia (2003)). Il s'avère que les espèces formant le noyau entretiennent entre elles des relations fortement mutualistes (voir l'exemple donné par la figure

3.7). La moyenne des interactions interspécifiques calculée sur dix QSS est $\overline{J_{ij}} = 0.78 \pm 0.03$.

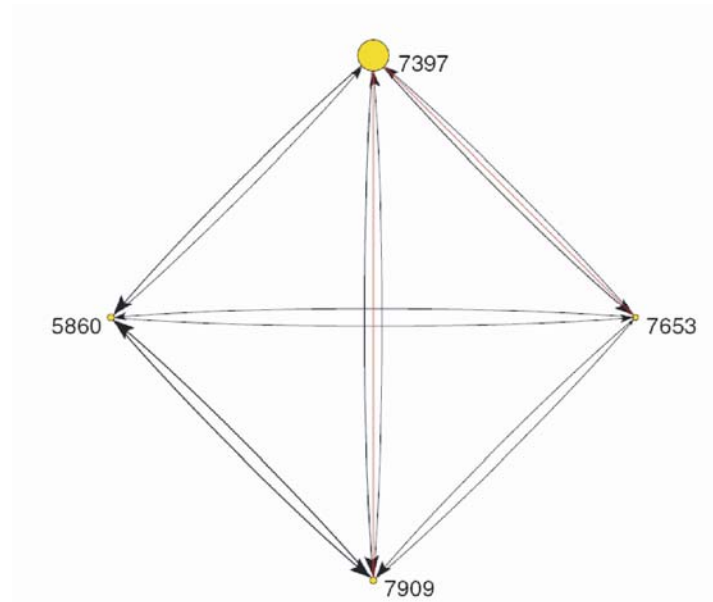


Figure 3.7: Exemple du noyau formé par quatre espèces d'un QSS. Les nombres indiquent le numéro des génotypes. Les cercles jaunes sont proportionnels à la population de chaque espèce. Une flèche pointant vers l'espèce i indique une interaction J_{ij} positive dont l'amplitude est proportionnelle à l'épaisseur du trait et à la taille de l'extrémité de la flèche. Les lignes rouges connectent les espèces qui sont voisines dans l'espace des génotypes. Figure adaptée de Rikvold (2007).

Ainsi la dynamique du modèle démontre qu'un système dans lequel les espèces potentielles sont liées par une matrice d'interactions dont les éléments sont aléatoirement et uniformément distribués sur l'intervalle $[-1,1]$ produit spontanément des communautés fortement mutualistes. L'utilisation d'une matrice dont les éléments sont corrélés, de sorte que l'interaction J_{ij} entre deux espèces i et j est semblable à l'interaction J_{kj} entre k et j , si i et k sont des espèces voisines dans l'espace des génotypes, ne change pas ce résultat (Sevim et Rikvold 2005). L'émergence de communautés mutualistes s'explique par la forme de la fonction

Φ (équation 3.3). Le modèle représente un système dans lequel les ressources énergétiques sont abondantes bien que celles-ci ne soient pas représentées directement dans la fonction Φ . Cette fonction est composée exclusivement d'un terme d'interactions et d'un terme exprimant la capacité limite du système, tous deux exprimant des relations non-énergétiques. Selon ce schéma, le mutualisme confère une forte probabilité de reproduction aux espèces qui y participent et correspond ainsi au mécanisme d'interactions le plus avantageux pour permettre la coexistence de plusieurs espèces. Notons tout de même que cette structure ne correspond pas à la communauté minimale pouvant être formée puisqu'une population d'une seule espèce est aussi parfaitement viable.

3.2 La métacommunauté

Nous présentons ici la métacommunauté s'inspirant du modèle non-spatial présenté dans la section précédente. Notons que Lawson et Jensen (2006) ont aussi investigué la dynamique du modèle *Tangled-Nature* dans l'espace. Ils ont déterminé que la relation espèces-superficie suit une loi de puissance et persiste sur des échelles de temps évolutives. Cependant, ils n'ont pas examiné en détails les structures et les fonctions de leurs communautés spatiales. Dans le cadre de cette thèse nous ne nous intéresserons pas à la dynamique du modèle sur des périodes de temps géologiques et nous nous concentrerons sur la dynamique spatiotemporelle du modèle sur de courtes échelles de temps.

3.2.1 La représentation de l'espace

La dimension spatiale est introduite en créant un territoire carré composé de $D \times D$ habitats. Chaque habitat abrite une communauté d'espèce correspondant au modèle non-spatial (figure 3.8). Ainsi dans le modèle spatial, la probabilité de

reproduction d'une espèce évolue non seulement en fonction du temps mais aussi en fonction de sa position (x,y) sur le territoire :

$$p_{off_i}(x,y,t) = \frac{1}{1 + \exp[-\Phi_i(x,y,t)]} \in [0,1] \quad (3.4)$$

$$\Phi_i(x,y,t) = \sum_j J_{ij} \frac{n_j(x,y,t)}{N(x,y,t)} - \frac{N(x,y,t)}{N_0} \quad (3.5)$$

Chaque communauté est couplée aux autres communautés de son voisinage de Moore par la dispersion d'un nombre variable d'individus suivant un stratégie qui sera expliquée plus loin. Le territoire comprend des bordures périodiques : les habitats de la rangée nord sont couplés aux habitats de la rangée sud, et les habitats de la rangée est sont couplés à ceux de la rangée ouest, de sorte que le territoire prend la forme d'un tore.

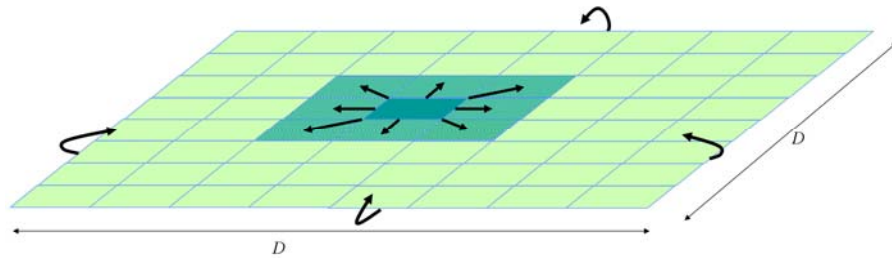


Figure 3.8: Représentation de l'espace dans la métacommunauté. L'espace est constitué d'une grille de dimension $D \times D$ aux bordures périodiques. Le voisinage de Moore est représenté par le carré vert composé de 3×3 habitats.

Le chapitre 5 étudie la dynamique de la métacommunauté dans un territoire homogène, c'est-à-dire que chaque habitat (x,y) est décrit par la même capacité limite $N_0(x,y) = N_0 = 2000$. En revanche, au chapitre 6 nous étudions la métacommunauté dans un territoire hétérogène où la capacité limite $N_0(x,y)$ varie entre 200 et 3800 selon un gradient vertical sinusoïdal (figure 3.9). Rappelons que la capacité limite affecte indirectement et négativement la probabilité de reproduction des espèces

(équations 3.2 et 3.3) et ainsi constitue une généralisation des divers facteurs abiotiques pouvant réduire la croissance des populations. Un gradient sinusoïdal permet de varier la capacité limite plus progressivement qu'un gradient linéaire le long d'un territoire aux bordures périodiques. Notons que la capacité limite moyenne sur l'ensemble du territoire $\overline{N_0}$ demeure 2000, ce qui permet d'évaluer si les hétérogénéités locales ont une influence sur la dynamique régionale de la métacommunauté.

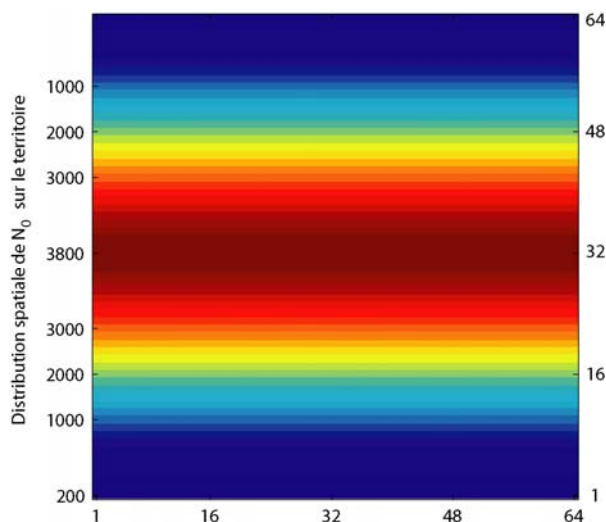


Figure 3.9: Distribution spatiale de la capacité limite sur le territoire de dimension 64x64 suivant un gradient vertical sinusoïdal.

3.2.2 La règle de dispersion

Nous avons développé une règle de dispersion qui est fonction de la pression exercée sur un organisme par la communauté locale. Cette stratégie est motivée par le fait que la dispersion est un moyen, pour plusieurs organismes non-sessiles, d'améliorer leurs conditions locales basées sur des facteurs tels la taille des populations, la présence de compétiteurs ou de prédateurs, la qualité abiotique de l'habitat, etc. (Bowler and Benton 2005). À cette fin, nous utilisons la probabilité de reproduction (équations 3.2 et 3.3) comme mesure de satisfaction d'un organisme pour une communauté donnée. Nous permettons à un individu aillant une faible

probabilité de reproduction de fuir sa communauté dans l'espoir de trouver une communauté dans laquelle il sera mieux adapté. Nous nous inspirons de la règle de dispersion utilisée dans le modèle de métapopulation de Ruxton et Rohani (1999) et établissons un seuil de tolérance $p_d \in [0,1]$ (aussi appelé p_{motion} dans le chapitre 4) qui constitue en quelque sorte à une probabilité de dispersion. Ainsi, un individu de l'espèce i pour lequel $p_{off_i} \leq p_d$, se déplace aléatoirement vers un des huit habitats de son voisinage, avec la probabilité $1/9$ de demeurer dans son habitat original. Notons que ce processus ne garantit pas que l'individu se retrouve dans un environnement plus clément. La probabilité de dispersion p_d est un paramètre fixe pour toutes les espèces du système. Cependant, le processus de dispersion opère différemment pour chaque espèce puisque la probabilité de reproduction varie en fonction des espèces, de l'espace et du temps.

3.2.3 L'évolution temporelle de la métacommunauté et pseudo-code

L'évolution temporelle du modèle contient deux étapes. La première étape est « intra-communauté » et est composée de la reproduction et de la mutation des individus. La seconde étape est « inter-communauté » et est constituée de la dispersion des individus. On peut décrire l'évolution temporelle du modèle selon le pseudo-code suivant qui reproduit l'algorithme informatique utilisé pour générer les simulations Monte Carlo:

Boucle sur la génération t

```

{
  Boucle sur chacune des  $D \times D$  communautés  $(x,y)$  du territoire
  {
    Boucle sur chacune des  $2^L$  espèces de la communauté  $(x,y)$  pour lesquelles
     $n_i(x,y,t) > 0$ 
    {
      Boucle sur chacun des  $n_i(x,y,t)$  individus
      {
        Un individu pour lequel  $p_{ind} \leq p_{off_i}(x,y,t)$  où  $p_{ind}$  est un nombre réel choisit
        aléatoirement dans la distribution uniforme  $[0,1]$ , se reproduit et est remplacé
      }
    }
  }
}

```

par F descendants. Un individu pour lequel $p_{ind} > p_{off_i}(x, y, t)$ est exclu du système.

Boucle sur chacun des L gènes du génotype des descendants

{
 Un gène pour lequel $p_g \leq \mu/L$, où p_d est un nombre réel choisit aléatoirement dans la distribution uniforme $[0,1]$, change de signe.

}

}

Les processus de reproduction et la mutation mènent à un nouvel ensemble de populations $\hat{n}_i(x, y, t)$

}

Boucle sur chacune des $D \times D$ communautés (x, y) du territoire. Les communautés sont visitées dans un ordre aléatoire qui change à chaque génération.

{

Boucle sur chacune des 2^L espèces de la communauté (x, y) pour lesquelles $\hat{n}_i(x, y, t) > 0$

{

Boucle sur chacun des $\hat{n}_i(x, y, t)$ individus

{

Un individu pour lequel $\hat{p}_{off_i}(x, y, t) \leq p_d$ se déplace aléatoirement vers une des 9 communautés du voisinage de Moore de (x, y) (incluant la communauté d'origine). $\hat{p}_{off_i}(x, y, t)$ indique que la probabilité de reproduction a été recalculée avec les nouvelles abondances $\hat{n}_i(x, y, t)$.

}

}

Les abondances $\hat{n}_i(x, y, t)$ des populations voisines à (x, y) sont réactualisées suivant le déplacement des individus.

}

Le temps est itéré $t \rightarrow t + 1$

}

3.2.4 Éléments de simulations

3.2.4.1 Les paramètres

Les paramètres utilisés dans l'exploration de la dynamique de la métacommunauté (chapitre 5 et 6) sont les suivants :

$$D = 64, \quad L = 13, \quad \mu = 0.001, \quad F = 4, \quad \overline{N_0} = 2000 \quad (3.6)$$

Où $\overline{N_0} = 2000$ signifie que $N_0 = 2000$ lorsque les habitats de la métacommunauté sont homogènes et $N_0 \in [200, 3800]$ lorsqu'ils sont hétérogènes. Ces paramètres sont identiques à ceux utilisés par Rikvold et Zia (2003) dans leur étude du modèle non-spatial, ce qui facilite les comparaisons entre les modèles spatial et non-spatial. Ces paramètres garantissent que le nombre d'espèces ainsi que la population totale $N(x, y, t)$ présentent dans une communauté de la métacommunauté à un temps donné est inférieur au nombre total d'espèces potentielles contenues dans le RSP, c'est-à-dire $2^{13} = 8192$. De plus, nous varions progressivement la probabilité de dispersion p_d sur l'intervalle réel $[0, 1]$ afin d'étudier l'influence de ce paramètre sur la dynamique de la métacommunauté.

Deux commentaires s'imposent quant aux choix de ces paramètres. Premièrement, la probabilité de mutation doit être sous le seuil d'erreur catastrophique (Eigen 1971; Eigen et al. 1988). Une probabilité de mutation trop élevée signifie que le processus de réplication du génotype du parent est entaché d'erreurs et que la reproduction d'un individu mène à la fort probable création d'un mutant. Dans un pareil scénario où la probabilité de mutation est supérieure au seuil d'erreur, les espèces de la communauté forment une configuration diffuse qui s'étend sur tout l'espace des génotypes. En revanche, une probabilité de mutation suffisamment faible assure que les espèces de la communauté sont contraintes à seulement quelques positions dans l'espace des génotypes (di Collobiano et al. 2003).

Deuxièmement, la valeur de la fécondité, $F = 4$, est déterminée par une analyse de stabilité des QSS à partir d'une approximation du champ moyen du modèle non-spatial dans la limite où la probabilité de mutation est zéro. Nous exigeons que les fluctuations de la dynamique hors de ces points d'équilibre décroissent de façon monotone. Ceci assure que le comportement des déviations hors des points d'équilibre n'est pas oscillant ou encore chaotique et que toute la dynamique intéressante du modèle résulte nécessairement des interactions entre les espèces. Dans le cas simple où une seule espèce occupe le QSS, cette restriction se traduit par la condition $2 < F \leq 4.5$, ce qui explique le choix $F = 4$. Le calcul exact permettant d'établir cette condition est fourni dans l'annexe 1 de la thèse.

3.2.4.2 La matrice des interactions

La matrice des interactions est créée aléatoirement pour chacune des simulations testées, mais demeure fixe au cours d'une simulation donnée. Quelques précisions quant à la structure de cette matrice sont utiles. La matrice des interactions que nous utilisons dans les chapitres 5 et 6 n'est pas, contrairement à la matrice décrite à la section 3.1.2, uniformément distribuée sur l'intervalle $[-1,1]$. La raison est la suivante. La dimension de la matrice des interactions entre toutes les espèces potentielles est $2^L \times 2^L$. Or, lorsque L est large ($L > 13$) une matrice de cette dimension ne peut loger dans la mémoire d'un ordinateur. Il est donc nécessaire que les éléments de la matrice, qui sont des nombres réels puisés aléatoirement dans l'intervalle $[-1,1]$, soient générés au besoin seulement par un algorithme déterministe et numériquement efficace. Un tel algorithme garantit que la valeur de l'élément J_{ij} soit la même chaque fois que J_{ij} est généré au cours de la simulation. L'algorithme est décrit en détails dans l'appendice A de l'article 2 au chapitre 5. Cet algorithme a pour effet de produire une distribution recouvrant tous les éléments de l'intervalle $[-1,1]$ mais de forme triangulaire (figure 3.10). Cependant, il est possible de démontrer qu'un tel changement de distribution, dans le modèle non-spatial, n'a pas

d'effet sur la structure des QSS (Hall et al. 2002; Rikvold et Zia 2003, Filotas et al. 2009). Mentionnons aussi que la connectance de la matrice des interactions est égale à un, de sorte que chaque espèce du système interagit avec toutes les autres espèces. Modifier cette condition en définissant une connectance inférieure à un, ne change pas la structure des QSS dans le modèle non-spatial. Les espèces formant un QSS sont toujours mutualistes et parfaitement connectées entre elles peu importe la connectance de la matrice des interactions. Ainsi, l'utilisation d'une matrice dont la connectance vaut un a pour effet d'augmenter le nombre de différents QSS pouvant être formés à partir du RSP.

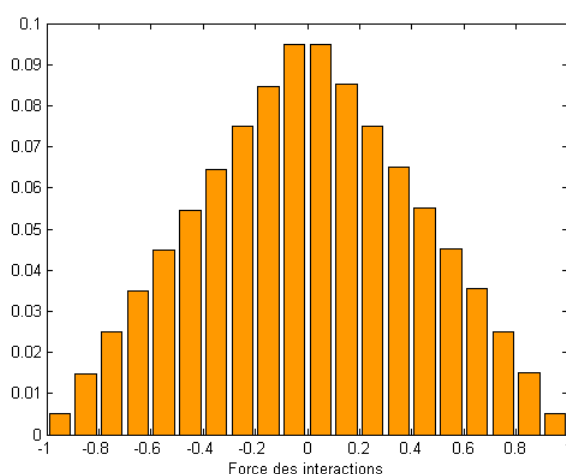


Figure 3.10: Distribution de la force des interactions.

3.2.4.3 Les conditions initiales et l'exécution des simulations

Les conditions initiales consistent à assigner une population de 100 individus à une espèce choisit aléatoirement pour chacune des communautés du territoire. Cependant, la dynamique est indépendante des conditions initiales utilisées dans la mesure où les populations initiales sont substantiellement inférieures à 2^L (Rikvold et Zia 2003). Les simulations ont généralement une durée de 65536 générations et les résultats sont moyennés dans le temps sur 32768 générations consécutives pour lesquelles le système est dans un état quasi-stable.

Chaque simulation prend en moyenne 140 heures, soit environ six jours. Leur durée varie selon la valeur de la probabilité de dispersion p_d investiguée. Pour chaque valeur de p_d sur l'intervalle $[0,1]$, trois ou cinq répétitions sont exécutées selon la variabilité des résultats obtenus. Ces simulations ont été exécutées sur le superordinateur *Altix 4700* du Réseau québécois de calcul de haute performance (RQCHP). Ce superordinateur fonctionne avec une mémoire partagée qui permet de lancer des tâches parallèles. L'efficacité de l'algorithme décrit à la sous-section 3.2.3 (écrit en langage C) a été améliorée en parallélisant certaines boucles par l'utilisation de openMP³. Quatre ou huit processeurs ont été utilisés selon la valeur de p_d .

3.3 Le modèle prédateur-proie

Le mécanisme de dispersion est un aspect crucial de la métacommunauté. Il est impératif de connaître l'effet de la règle de dispersion choisie sur la dynamique spatiotemporelle du modèle. La règle de dispersion la plus souvent adoptée consiste à utiliser un taux ou une probabilité de dispersion constante et indépendante de la densité des espèces. Nous sommes intéressés à comprendre comment la dynamique résultant de notre règle de dispersion, qui dépend de la composition de la communauté, se distingue de la dynamique produite par une dispersion indépendante de la densité des espèces. Puisque la métacommunauté multi-espèces comprend une large quantité de degré de liberté qui rend difficile d'isoler les conséquences de la dispersion sur la persistance de chaque espèce, nous étudions au chapitre 4 la métacommunauté dans une version plus simple : celle d'un modèle prédateur-proie sans mutation.

³ OpenMP (pour « Open Multi-Processing ») est une méthode de parallélisation où le fil d'exécution maître se divise en un certain nombre prédéfini de fils esclaves chacun exécutant concurremment une partie de la tâche sur son propre processeur. La version parallèle du code informatique a été produite par François Guertin, analyste au RQCHP.

Comme nous l'avons présenté à la section 3.1, les communautés stables du modèle non-spatial sont constituées d'espèces mutualistes. Bien qu'il soit possible pour une communauté stable d'être composée d'une seule espèce, un système prédateur-proie composé de deux espèces ne peut constituer une communauté viable. La définition actuelle du modèle (équation 3.3) n'inclue pas de ressource externe pouvant servir de nourriture à une proie. Il est donc impossible pour une proie de survivre dans ce modèle suivant l'impact négatif que son prédateur exerce sur sa probabilité de reproduction. Pour créer un modèle prédateur-proie il est donc nécessaire de modifier la fonction Φ_i donnée à l'équation 3.3 et d'y introduire une ressource externe. Nous adoptons une fonction semblable à celle utilisée par Rikvold et al. (Rikvold 2005; Rikvold 2007; Rikvold et Sevim 2007) qui ont étudié une version prédateur-proie du modèle multi-espèces non-spatial présenté précédemment :

$$\Phi_i(x, y, t) = \frac{1}{c} \left(-\beta_i + \frac{R\eta_i}{N(x, y, t) + R\eta_i} + \sum_j J_{ij} \frac{n_j(x, y, t)}{N(x, y, t)} \right) \quad (3.7)$$

Où :

- R représente la biomasse de la ressource externe. On suppose que cette ressource est identique pour chaque habitat de la métacommunauté et qu'elle est renouvelée à pareille valeur à chaque itération.
- η_i dénote la capacité de l'espèce i à utiliser la ressource externe R . η_i est un nombre réel entre 0 et 1 qui est non-nul seulement pour les espèces proies qui se nourrissent directement de la ressource externe.
- β_i symbolise le coût associé à la reproduction de l'espèce i . β_i est un nombre réel entre 0 et 1. Ce terme sert à distinguer les espèces de métabolisme différent : plus sa valeur est élevée et plus il est demandant ou difficile pour l'espèce i de se reproduire.
- c est un paramètre d'échelle inversement proportionnel à la sensibilité des espèces aux conditions locales. Lorsque c est large, la sensibilité des espèces

est faible et elles ont toutes plus ou moins la même probabilité de reproduction peu importe leur abondance et la valeur des paramètres β , η et J . D'autre part, lorsque c est petit, les espèces sont particulièrement sensibles aux conditions locales de leur communauté. On observe alors une grande variabilité des probabilités de reproduction, soit localement entre différentes espèces, ou encore entre les populations d'une même espèce situées dans différentes communautés (voir figure 3.11).

La consommation de la ressource externe R suit une forme fonctionnelle de type Holling II s'exprimant en fonction du ratio $R/N(t)$ (Abrams et Ginzburg 2000; Getz 1984). Nous avons choisi cette forme par généralité et simplicité mais nous montrerons au chapitre 4 que ce choix ne change pas le comportement du modèle de façon significative.

Dans l'article présenté au chapitre 4 nous étudions la dynamique basée sur la fonction Φ_i (éq. 3.7) mais dans un contexte non-évolutif et restreint à deux espèces seulement : une proie ($i=0$) et un prédateur ($i=1$). Les paramètres sont définis comme suit :

$$D=128, \quad L=2, \quad \mu=0, \quad F=2, \quad R=200, \quad c=0.06$$

$$\beta = \begin{pmatrix} 0.3 \\ 0.5 \end{pmatrix}, \quad \eta = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.0 \end{pmatrix}, \quad J = \begin{pmatrix} -0.1 & -0.9 \\ 0.9 & -0.1 \end{pmatrix} \quad (3.8)$$

Notons que le coût de la reproduction est inférieur pour la proie, puisque généralement la taille des proies est plus petite que celle de leur prédateur et ainsi elles nécessitent moins d'énergie pour se reproduire. Nous avons aussi sélectionné de fortes valeurs pour les interactions prédateur-proie ($|J_{10}|=|J_{01}|=0.9$) pour exprimer clairement l'influence négative du prédateur sur la proie, et inversement l'influence positive de la proie sur le prédateur. Le choix de la fécondité, $F=2$, s'explique par le même argument de stabilité évoqué à la sous-section 3.2.4.1.

De plus, l'effet du paramètre d'échelle c est étudié pour diverses valeurs dans l'intervalle $[0.01, 0.4]$ mais nous concentrons notre étude sur la valeur $c = 0.06$. Ce choix est basé sur deux considérations écologiques. D'abord, nous exigeons que la probabilité de reproduction d'une seule proie soit de un en absence de prédateurs. Ensuite, nous imposons que la probabilité d'un seul prédateur soit nulle en absence de proies. Bien que toutes les valeurs du paramètre d'échelle c qui sont inférieures à 0.06 garantissent que ces deux conditions soient satisfaites, elles ont le désavantage de produire des probabilités de reproduction trop sensibles aux changements d'abondance des populations (voir figure 3.11). Le choix $c = 0.06$ permet de générer des probabilités de reproduction parfaitement distribuées sur l'intervalle $[0, 1]$.

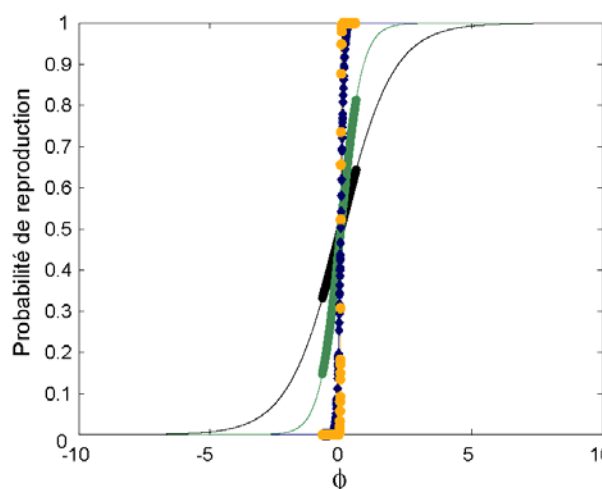


Figure 3.11: Probabilité de reproduction pour différentes valeurs du paramètre d'échelle : $c = 1$ (noir), $c = 0.4$ (vert), $c = 0.06$ (bleu) et $c = 0.01$ (orange). Pour les paramètres utilisés dans le modèle prédateur-proie (équations 3.8) la fonction Φ_i couvre seulement l'intervalle approximatif $[-1, 1]$ de sorte que les probabilités de reproduction générées se trouvent sur la section la plus verticale de la courbe (identifiée par des points plus larges pour les quatre cas représentés). Lorsque le paramètre d'échelle est grand (p. ex $c = 1$ en noir) la probabilité de reproduction correspond à de faibles déviations autour de la valeur 0.5 : toutes les espèces ont plus ou moins la même probabilité de se reproduire peu importe leur abondance. Lorsque le paramètre d'échelle est très faible (p. ex. $c = 0.01$ en orange), la probabilité de reproduction alterne subitement entre 0 (branche du bas) et 1 (branche du haut) suite à de faibles variations de l'abondance des espèces. En revanche pour une valeur intermédiaire ($c = 0.06$) la probabilité de reproduction a un comportement plus réaliste et toutes les valeurs entre 0 et 1 peuvent être sondées également.

L'évolution temporelle de la métacommunauté prédateur-proie est identique à l'évolution de la métacommunauté d'interactions générales (décrite par le pseudo-code de la section 3.2.3) à l'exception de la suppression du processus de mutation. Dans ce scénario prédateur-proie, la règle de dispersion opère de façon à ce qu'une baisse locale de la densité de la proie conduise à une augmentation de la dispersion du prédateur. D'autre part, une augmentation de la densité de prédateur conduit à une augmentation de la dispersion de la proie.

Initialement, les populations sont distribuées aléatoirement sur le territoire. Les populations locales $n_i(x, y, t)$ de la proie et du prédateur peuvent prendre n'importe quelle valeur entre 0 et 200. Les simulations sont répétées sur un ensemble de 100 conditions initiales différentes et ont une durée de 2048 générations. Bien que la dynamique se stabilise généralement après 100 générations, nos analyses sont poursuivies sur les 1024 dernières générations.

4 COMMUNITY-DRIVEN DISPERSAL IN AN INDIVIDUAL-BASED PREDATOR-PREY MODEL

4.1 Avant-propos

Ce chapitre⁴ explore la dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté multi-espèces réduite à un système prédateur-proie comportant uniquement deux espèces. Cette étape est essentielle puisqu'elle nous permet d'étudier la dynamique de la métacommunauté dans sa forme la plus simple. L'analyse d'un système à deux espèces est nettement plus simple que celle d'un système possédant un nombre élevé d'espèces. Ce chapitre vise à comprendre comment la règle de dispersion que nous avons choisie, dite dépendante de la communauté locale, se distingue de la règle de dispersion classique selon laquelle les individus se déplacent suivant une probabilité fixe indépendante de la densité des espèces. Nous comparons ces modes de dispersions sur un territoire homogène et démontrons que les deux dynamiques présentent d'importantes différences. Sous le mode de dispersion dépendant de la communauté locale, la dynamique spatiotemporelle traverse, pour certaines valeurs du niveau de dispersion, un régime complexe qui est absent sous le mode indépendant de la densité. Dans ce régime complexe, la distribution spatiale des populations est caractérisée par l'émergence de patrons fractals et la dynamique temporelle subit de fortes variations.

⁴ Filotas E., Grant M., Parrott L. & Rikvold P. A. (2008) Community-driven dispersal in an individual-based predator-prey model. *Ecological Complexity*. **5**, 238-51.

4.2 Contributions personnelles

L'article présenté dans ce chapitre a été réalisé avec la collaboration de Martin Grant, Lael Parrott et Per Arne Rikvold. J'ai programmé le modèle informatique de la métacommunauté prédateur-proie, exécuté les simulations et l'analyse des résultats. J'ai aussi rédigé le manuscrit dans son entièreté. Les co-auteurs ont agi à titre de superviseurs en m'apportant idées et recommandations tout au long du travail de recherche et en améliorant le manuscrit par leurs conseils et leurs corrections.

4.3 Abstract

We present a spatial, individual-based predator-prey model in which dispersal is dependent on the local community. We determine species suitability to the biotic conditions of their local environment through a time and space varying fitness measure. Dispersal of individuals to nearby communities occurs whenever their fitness falls below a predefined tolerance threshold. The spatiotemporal dynamics of the model is described in terms of this threshold. We compare this dynamics with the one obtained through density-independent dispersal and find marked differences. In the community-driven scenario, the spatial correlations in the population density do not vary in a linear fashion as we increase the tolerance threshold. Instead we find the system to cross different dynamical regimes as the threshold is raised. Spatial patterns evolve from disordered, to scale-free complex patterns, to finally becoming well-organized domains. This model therefore predicts that natural populations, the dispersal strategies of which are likely to be influenced by their local environment, might be subject to complex spatiotemporal dynamics.

4.4 Introduction

During the past 20 years, spatial modeling has gained increased recognition as a theoretical tool to understand and study spatially structured populations (Hogeweg, 1988; Bascompte and Solé, 1995; Hanski, 1998; Bascompte and Solé, 1998). Interest in such models has emerged in parallel with the desire to comprehend how space contributes to population dynamics (Hassell et al., 1994; Bascompte et al., 1997; Ranta et al., 1997; Bjørnstad et al., 1999; Blasius et al., 1999) and to achieve insights into the origin of the many spatiotemporal patterns observed in nature (Bascompte and Solé, 1998; Marquet, 2000; Wootton, 2001).

One central mechanism in spatially explicit models is species dispersal. Unfortunately, it has been difficult to establish regular and common rules governing species dispersal from the numerous empirical studies of individual movements between habitats. This absence of general behavioral rules has often brought theoretical ecologists to adopt the simplest possible assumptions when modeling dispersal processes (Bowler and Benton, 2005). Most spatial models have been designed using a density-independent rate of dispersal, which implies that a constant ratio of the local populations moves in each generation, regardless of local conditions (Solé et al., 1992; Hastings, 1993; Bascompte and Solé, 1994; Hassell et al., 1995; Rohani et al., 1996; Kean and Barlow, 2000; Kendall et al., 2000; Sherratt, 2001). This random or passive dispersal indeed operates on many groups of organisms (some invertebrates, fish, insects and sessile organisms such as plants) that depend on either animal vectors, wind or current for dispersal (Maguire, 1963; Bilton et al., 2001; Nathan, 2006). On the other hand, it is now well recognized that dispersal for many animals largely depends on factors such as local population size, resource competition, habitat quality, habitat size, etc (Johst and Brandl, 1997; Bowler and Benton, 2005). Therefore, recent models have started to incorporate more varied dispersal rules, and results suggest that the dispersal mechanism can significantly influence modeling predictions. One such dispersal rule, which has received great attention, is the use of a density-dependent rate of dispersal (Amarasekare, 1998;

Ruxton, 1996; Doebeli and Ruxton, 1998; Sæther et al., 1999; Ylikarjula et al., 2000; Amarasekare, 2004). A positive rate expresses intra-specific competition, while a negative rate mimics the inconveniences associated with isolation, such as higher predation risk and foraging and mating difficulties. Other condition-dependent dispersal strategies have also been investigated, such as dependence on habitat saturation (South, 1999), the dependence on resource availability (Johst and Schöps, 2003), or migration following the theory of the ideal free distribution (Ranta and Kaitala, 2000; Jackson et al., 2004), to name but a few. For a thorough review see Bowler and Benton (2005). These studies focus on the effect of condition-dependent dispersal on the persistence of populations in space, as well as the stabilization and synchronization of their dynamics.

Here, we explore the effects of a novel community-driven dispersal strategy on the dynamics of spatially structured predator-prey populations using an individual-based model. We measure the impact of the community on its constituent species using a single quantity designed to take into account the effects of interspecific competition, intraspecific competition and resource availability on the individuals of the system. Hence, this quantity, which we name “fitness”, is introduced as a way to quantify the multiple environmental pressures arising from various biotic factors that transcend simple population density. At this point it is important to clarify that the term fitness as used here does not have any evolutionary biology meaning (Ariew and Lewontin, 2004). The fitness of an individual, as used throughout this report, should not be confused with the usual definition of “expected number of offspring”. We associate the term fit with the loose definition of a species being suited to a particular biotic environment and hence being apt to reproduce therein.

The dispersal strategy we adopt in our model encapsulates the idea that dispersal is a means for individuals to enhance their fitness. Here, the fitness of a species is a local quantity evolving in time, which influences the reproduction rate as well as dispersal. Individuals who are unfit to their community, relative to a

predefined fitness tolerance threshold, are free to migrate in the “hope” of finding a more favorable habitat.

We study the spatiotemporal dynamics of this predator-prey model with respect to specific levels of tolerance through a quantitative analysis of the spatial patterns of correlation. We show that three distinct dynamical regimes emerge from this community-driven dispersal model, namely random motion, complex spatiotemporal patterns, and highly organized spatial domains. We also reveal that dynamics of such complexity cannot be generated with the use of density-independent motion.

4.5 Definition of the Model

We use an individual-based model inspired by the Tangled-Nature model (Christensen et al., 2002; Hall et al., 2002; di Collobiano and al., 2003; Jensen, 2004) and a similar model by Rikvold and co-authors (Rikvold and Zia, 2003; Zia and Rikvold, 2004; Sevim and Rikvold, 2005; Rikvold, 2006, 2007; Rikvold and Sevim, 2007), which are both non-spatial models of biological coevolution. In these models, the individuals of the community are identified by their species genotype and interact via a set of fixed species-species interactions. Individuals reproduce asexually according to their fitness and are subject to mutation, which results in the creation of offspring of a different genotype. The fitness of a species varies with the type and strength of its interactions with the species of the community, as well as their respective population sizes. As the diversity and population sizes of species in the ecosystem fluctuate under reproduction and mutation, so does the fitness of each species.

Interest in such models comes from their simplicity and impressive intermittent dynamics over long time scales, which is reminiscent of punctuated equilibria (Eldredge and Gould, 1972). Lawson and Jensen (2006) have investigated the behavior of the Tangled-Nature model when coupled to a spatial lattice under

density-dependent dispersal and found power-law species-area relations over evolutionary time scales. On the other hand, the focus of the present paper is the dispersal dynamics of a predator-prey system. We will therefore explore the behavior of this type of model on ecological time scales and with the addition of spatial degrees of freedom. To this end, we set the mutation rate to zero, and we associate the definition of fitness used in these coevolutionary models to the species reproduction probability, the local measure of a species' suitability to the local ecological community. Moreover, only two species are considered, a predator and its prey. A tacit benefit of using this framework obviously is that it could in the future be generalized to describe a multi-species system with mutation.

Space is modeled as a matrix composed of $L \times L$ cells, each containing a non-spatial version of the model. Two processes control the time development of the model: reproduction, an intra-cell process, and dispersal, an inter-cell one. The probability that an individual of a given species i reproduces is given by f_i , its species' fitness, where i equals v for the prey and p for the predator. Reproducing individuals are replaced by two offspring, while individuals which are not able to reproduce are removed from the ecosystem. This procedure gives rise to non-overlapping generations. Dispersal, on the other hand, is controlled by the parameter p_{motion} , which has identical values for the predator and prey. Dispersing individuals travel to neighboring cells. After one reproduction and one dispersal attempt the process is reiterated. Note that migration is the only means of interaction between cells. Predators and prey are not allowed to feed from neighboring cells. The local population $n_i(x,y,t)$ of species i at cell (x,y) is therefore modified at each time iteration t , first through community-driven reproduction and second through community-driven dispersal.

4.5.1 The fitness

The fitness, f_i , quantifies how well species i is adapted to its current community. The term fitness, as mentioned before, does not have any Darwinian

meaning in this report. Fitness is a characteristic of an entire species and not of a single individual. f_i also represents the reproduction probability of species i and is defined over the interval $[0,1]$. A low fitness value implies that species i lives under harsh biotic conditions and hence its probability of reproduction is low in this specific habitat. Conversely, when f_i is large, species i is suited to the local community and its reproduction probability is consequently high. The fitness of a species i is given by (Rikvold, 2006, 2007; Rikvold and Sevim, 2007):

$$f_i(x, y, t) = \frac{1}{1 + \exp[\Phi_i(x, y, t)]} \in [0,1] \quad (4.1)$$

where

$$\Phi_i(x, y, t) = \frac{1}{c} \left(\beta_i - \frac{R\eta_i / N(x, y, t)}{1 + R\eta_i / N(x, y, t)} - \frac{1}{N(x, y, t)} \sum_j J_{ij} n_j(x, y, t) \right). \quad (4.2)$$

The function $\Phi_i(x, y, t)$ can be thought as measuring the impact of the local (x, y) community on species i at time t . The parameters are defined as follows:

- $n_i(x, y, t)$ is the population size of species i in the cell of coordinates (x, y) and at time t
- $N(x, y, t)$ is the population size of the community located in cell (x, y) at time t ,
i.e. $N(x, y, t) = \sum_{i=1}^p n_i(x, y, t)$
- β_i is the cost of reproduction of species i ; it is a real number between 0 and 1. The higher β_i is, the harder it is for the species to reproduce.
- η_i is the coupling of species i to the external resource. It is also defined on the interval $[0,1]$. In our model, η_i is non-zero only for the prey as the predator does not feed on the external resource.
- J_{ij} are the species-species interactions. Their values range over the interval $[-1,1]$. The off-diagonal elements of the matrix J_{ij} are anti-symmetric. $J_{ij} < 0$ means that j has a negative effect on species i , and $J_{ij} > 0$ means that j has a positive effect on species i . Elements on the diagonal J_{ii} determine intraspecific interactions. Although we confine our study to predator-prey

systems, this formulation also allows for various types and strengths of interaction such as mutualism and competition (Rikvold and Zia, 2003; Sevim and Rikvold, 2005).

- R is the size of the external resource. We fix R to the same value in every cell to represent a homogeneous landscape.
- c is a scaling parameter inversely proportional to the species' sensitivity to local conditions. A large c is associated with low fitness sensitivity. In that case, every individual has more or less the same fitness regardless of their species and community population sizes and of the values assigned to β , η and J . See figure 4.1. On the other hand, a small c will enhance the influence of these parameters and will create higher fitness variability locally between the species and also between populations at different lattice sites.

The fitness is therefore a time, space and species dependent quantity. Consequently, a species can have a low fitness (and hence a low reproduction rate) in one region of the lattice and a higher one some distance away, depending on the present spatial distribution of the populations. Note that the functional response for the prey is a ratio-dependent modification of the common Holling type *II* (Abrams and Ginzburg, 2000; Getz, 1984). This form was chosen because of its simplicity and generality, but it will be shown later that the exact shape of the functional response does not affect the general behavior of the model.

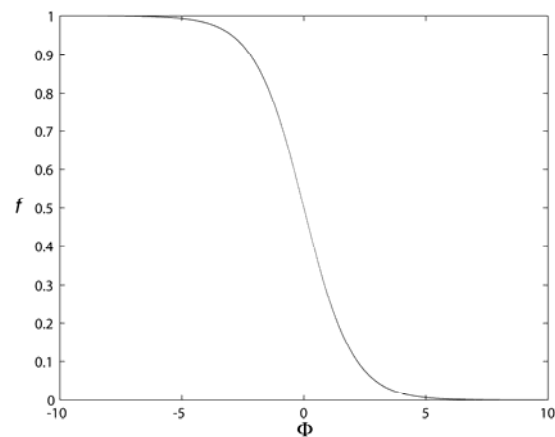


Figure 4.1:The fitness of a species as a function of Φ .

4.5.2 The dispersal process

The dispersal rule in this model is motivated by the fact that dispersal is often seen as a means to improve an individual's condition. We hence allow individuals with low fitness to escape their site in the "hope" of finding a more suitable habitat. Following in philosophy the fitness-dispersal model of Ruxton and Rohani (1999), we set up a tolerance threshold called p_{motion} . An individual whose fitness is less than or equal to this threshold, $f_i(x,y,t) \leq p_{\text{motion}}$, moves randomly to one of its neighboring cells. We choose a square neighborhood containing the individual's initial cell and the 8 immediately adjacent cells (also called a Moore neighborhood (Packard and Wolfram, 1985; Hogeweg, 1988)). Therefore, there is a $1/9$ probability that an individual stays in its original habitat even when its fitness is less than the threshold p_{motion} . While it is possible that the displacement brings the individual to a more favorable environment, there is no guarantee that this goal is achieved. Even if the individual still has a fitness lower than p_{motion} in its new community, it cannot disperse again. Contrary to purely density-dependent dispersal, this rule is clearly dependent upon the community as it does not simply depend on the migrating species' population density, but also on the local population size of the other species ($n_j(x,y,t)$) and on the resource availability (R). Note that while p_{motion} has the same value for the predator and the prey, this does not imply that both species share the same dispersal rate, since the impact of the community on each species is different.

In order to appreciate how community-driven motion affects the predator-prey spatiotemporal dynamics, we compare the model to its density-independent dispersal version. In this classical scenario, the dispersal rule is controlled by the probability parameter $p_{\text{ind}} \in [0,1]$, which is a constant value independent of species, time and space. While it would seem ecologically more realistic to allow the predator and prey species to disperse at different rates, in this study, as it has been done elsewhere (Solé et al., 1992; Lawson and Jensen, 2006), we use a single parameter p_{ind} for both species. This simplistic set-up permits a more direct comparison with the community-

driven dispersal scenario. Therefore, this means that during each iteration of the model, each individual of both species located anywhere on the landscape has the same probability p_{ind} to undergo dispersal, regardless of its fitness in the local community.

Therefore, for both models, the temporal dynamics of the local population $n_i(x,y,t)$ of species i at cell (x,y) is determined first by the community-driven reproduction process, where individuals are removed from the community and replaced or not by two offspring according to the fitness of their species, and second by the dispersal process, which controls the migration flow in and out of cell (x,y) .

4.6 Methods

4.6.1 Simulation details

The spatiotemporal dynamics of the model is investigated as a function of the dispersal parameters p_{motion} and p_{ind} , for the community-driven and density-independent models respectively. The analysis is pursued by varying p_{motion} and p_{ind} from their lowest to their maximum value (0 to 1). Because the focus of this article is the consequence of community-driven dispersal, we fix the other parameters of the model:

$$R = 200 \quad \beta = \begin{pmatrix} 0.3 \\ 0.5 \end{pmatrix} \quad \eta = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.0 \end{pmatrix} \quad J = \begin{pmatrix} -0.1 & -0.9 \\ 0.9 & -0.1 \end{pmatrix} \quad (4.3)$$

where the first coordinate corresponds to prey attributes v while the second coordinate is for the predator p . The parameters are chosen so as to generate an oscillatory predator-prey dynamics, but other selections could have been considered. Notice that we have selected a smaller cost of reproduction for the prey ($\beta_v = 0.3$) as generally prey have smaller body size than their predator and hence require less

energy to reproduce. Moreover, we have set the predator-prey interaction to a high value ($|J_{vp}| = |J_{pv}| = 0.9$) to clearly express the negative impact of the predator on the prey and the converse positive impact of the prey on the predator.

We are also interested in the effect of the scaling parameter c on the spatiotemporal dynamics of the system. The majority of our study is performed with c fixed to 0.06, a choice based on the following ecological considerations. First, we require the fitness of a single prey individual in the absence of predators to be near unity and, second, the fitness of a single predator individual in the absence of preys should be near zero. While any c smaller than 0.06 satisfies these two conditions, such values inconveniently produce a fitness which changes abruptly under small modifications of the population sizes. Indeed, due to the shape of the fitness curve as a function of Φ (figure 4.1), smaller values of c generate fitness values that are mainly distributed on the top (fitness close to one) and bottom (fitness close to zero) branches of the curve with few intermediate fitness values between zero and one. On the other hand, with the intermediate value $c = 0.06$, the fitness of both species has a realistic sensitivity and can cover the entire range $[0,1]$, offering enough variation to generate a rich and diverse dynamics. A detailed analysis of this scenario is pursued with simulations repeated over 100 different initial conditions. An initial condition corresponds to a random spatial distribution of the population, where predator and prey local populations $n_i(x,y,t)$ can take any value between 0 and 200 individuals. In addition, in order to explore how the dynamics fluctuates under fitness sensitivity to the community, we run a smaller number of simulations (20) with other values of c chosen from the interval $[0.01,0.4]$.

The simulations are carried out on a square lattice of side $L=128$ with periodic boundary conditions. Every run lasts 2048 generations. Although the system reaches a statistically stable state generally around 100 iterations, the results presented throughout this article are computed on the last 1024 time steps of the simulations.

During the simulations, we record the temporal evolution of four variables: the average species density and the local species density for each of the two species. The average density $\rho_i(t)$ is a global measure (equation 4.4). It is computed by counting the population size of species i over the entire territory and normalizing by the total number of cells, L^2 . The local density $D_i(x, y, t)$, on the other hand, is computed for each cell as the ratio of the local population size of species i compared to the population size of the local community in that cell (equation 4.5).

$$\rho_i(t) = \frac{1}{L^2} \sum_{x=1}^L \sum_{y=1}^L n_i(x, y, t) \quad (4.4)$$

$$D_i(x, y, t) = \begin{cases} \frac{n_i(x, y, t)}{N(x, y, t)} & \text{if } N(x, y, t) \neq 0 \\ 0 & \text{if } N(x, y, t) = 0 \end{cases} \quad (4.5)$$

4.6.2 Spatial pattern analysis: the structure factor

Previous studies have mainly adopted tools from non-linear dynamics, such as bifurcation graphs and Lyapunov exponents, when analyzing the outcome of their spatial models (Bascompte and Solé, 1994; Doebeli and Ruxton, 1998). Although these methods are useful to identify the presence of chaotic or complex regimes, they do not provide information concerning the spatial structures and the scales of emerging patterns. While the patterns of spatial synchrony produced by population models have been investigated, these analyses consisted in computing the temporal correlation between time series of the population density at different locations in the landscape (Ranta et al., 1997; Kendall et al., 2000). Such analyses do not provide information about the characteristic spatial scales of patterns on the landscape. Moreover, many studies of models that generate interesting complex structures provide only qualitative descriptions (Hassell et al., 1995; Li et al., 2005). This

prevents any detailed comparison to be drawn between models varying in their dispersal strategy.

Here we employ two-dimensional spectral analysis to characterize the model's spatial structure. More precisely, we make use of the structure factor, akin to the R-spectrum, a standard method of analysis in condensed matter physics (Goldenfeld, 1992; Reichl, 1998) and statistical spatial ecology (Platt and Denman, 1975; Renshaw and Ford, 1984). The structure factor is simply the Fourier transform of the spatial autocorrelation function. It gives information about spatial patterns in reciprocal space instead of real space. The structure factor can be understood as the spatial analogue of the power spectrum of a temporal series of data. The power spectrum retrieves the frequencies at which a process varies in time. Similarly, the structure factor finds the wave numbers characterizing the spatial patterns. Just as the period at which a process repeats itself can be obtained as the inverse of the frequency for a time series, the inverse of the wave number gives the length scale of the spatial patterns. Therefore, the structure factor is a convenient tool when spatial structures have synchronous behavior. Moreover, the structure factor is computationally more efficient than the spatial autocorrelation function. Indeed, it is easily computed using the Fast Fourier Transform (FFT). For a landscape of size $L \times L$, this algorithm necessitates only $L^2 \log L^2$ operations compared to the L^4 used to obtain the spatial autocorrelation function (Press et al., 1992). This difference is important when dealing with large territories.

The structure factor is defined in the following way. Let $D_i(x, y, t)$ be the density of species i at cell (x, y) and at time t . The two-dimensional Fourier transform of this quantity is:

$$\hat{D}_i(k_x, k_y, t) = \sum_{x=1}^L \sum_{y=1}^L e^{j2\pi k_x \frac{x}{L}} e^{j2\pi k_y \frac{y}{L}} D_i(x, y, t) \quad (4.6)$$

where j is the imaginary unit. The structure factor is the squared amplitude of $\hat{D}_i(k_x, k_y, t)$, averaged over a large number of initial conditions:

$$S_i(k_x, k_y, t) = \left\langle \left| \hat{D}_i(k_x, k_y, t) \right|^2 \right\rangle \quad (4.7)$$

Because $D_i(x, y, t)$ is isotropic (i.e., patterns in our model do not favor any specific orientation), the structure factor can be averaged over the radial wave number $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$. Moreover, once the initial period is over, the structure factor remains statistically similar in time. We can thus average S over time and write:

$$S_i(k) = \left\langle \left| \hat{D}_i(k) \right|^2 \right\rangle \quad (4.8)$$

Our investigation of the spatial correlations in population densities will hence consist in the analysis and comparison of the structure factors calculated for each simulation under the variation of p_{motion} , for community-driven dispersal, and p_{ind} , for density-independent dispersal.

4.7 Spatiotemporal dynamics

4.7.1 Community-driven dispersal

In this section, we describe the spatiotemporal dynamics of the model when the dispersal depends on the local community. As will become clear in the next section, this dynamics is markedly different from the one emerging from traditional density-independent dispersal. The dynamics passes through three different regimes as p_{motion} varies from 0 (no dispersal) to 1 (total dispersal), giving the appearance of phase transitions, although at this point we cannot say if they are true phase transitions or

just smooth crossovers. Each of these regimes is characterized by specific spatiotemporal patterns, going from disordered to complex to highly organized domains, which can be categorized distinctively by their respective structure factors.

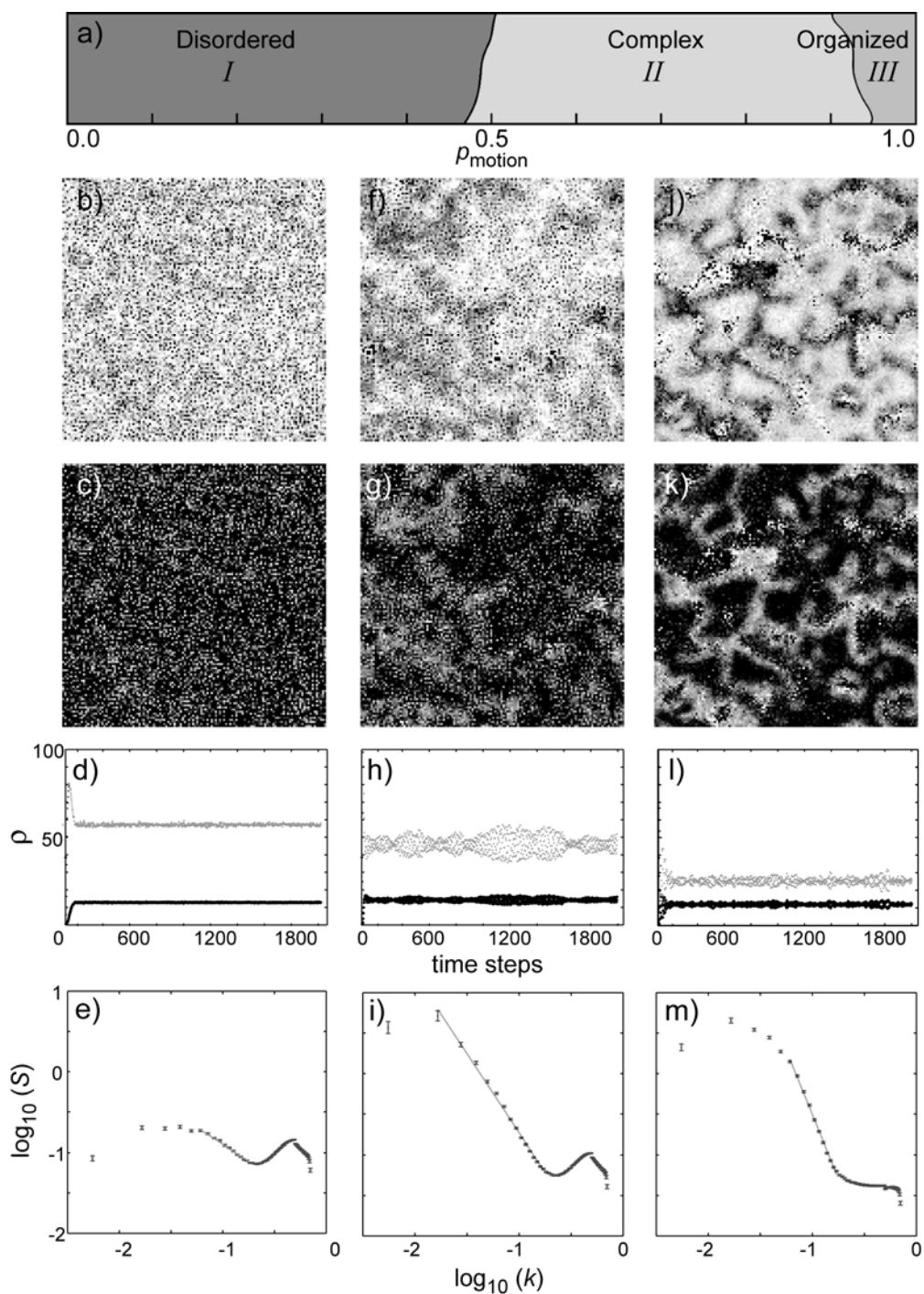


Figure 4.2. a.) Schematic representation of the three dynamical phases of community-driven dispersal: *I* - disordered, *II* - complex and *III* - organized domains (equivalent to figure 4.5a

between $c = 0.05$ and $c = 0.1$). b.) Snapshot of the spatial prey density D_v at $p_{\text{motion}} = 0.3$. c.) Snapshot of the spatial predator density D_p at $p_{\text{motion}} = 0.3$. d.) Temporal evolution of the average density for the prey ρ_v (gray) and for the predator ρ_p (black) at $p_{\text{motion}} = 0.3$. e.) Log-log plot of the structure factor of the spatial prey density at $p_{\text{motion}} = 0.3$ (the structure factor for the predator is not shown since it is very similar to that of the prey). (f-g-h-i) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{motion}} = 0.7$. (j-k-l-m) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{motion}} = 1.0$. All figures are obtained with $c = 0.06$.

4.7.1.1 Spatial analysis

We provide here a detailed description of the three dynamical regimes for the scenario $c=0.06$ (figure 4.2a). Regime *I*, of disordered patterns, corresponds to low fitness threshold values. Only individuals with very low fitness are allowed to disperse, and, as a consequence, few movements happen in the landscape. This dynamics gives rise to random patterns in the spatial population density: dispersal is not high enough to induce correlations between the populations of neighboring cells (figure 4.2b-c). The calculation of the structure factor confirms this absence of spatial structure. In figure 4.2e the structure factor plotted on a log-log scale depends only weakly on the wavenumber k .

One can note however a peak of higher correlation around $k^* \sim 0.5$. This indicates that population densities have similar values on cells at a small separation, $1/k^*$. This peak is caused by the short-range interactions between the neighboring cells. Consistently, the peak emerges at the same wavenumber for every simulation in regime *I* and *II*, regardless of the value of p_{motion} . We have also confirmed (not shown) that as we change our definition of the cell's neighborhood, for example by enlarging it from 9 to 25 cells, the position of the peak also varies in inverse proportion. On the other hand, the other features of the structure factor are unchanged by the modification of the neighborhood's definition. Because it is not related to the general properties of the community-driven dispersal system, we can consider this peak to be an artifact of the model's construction. This peak indeed arises due to the grid representation of the landscape, which does not exist in natural systems. Therefore, it is a weakness of the model in the sense that the model best describes the

general properties of the system only on large length scales ($k \ll k^*$) and not on the scale of single grid cells.

The complex regime *II* is associated with intermediate fitness threshold values. Inside this regime the global population is very well divided between local populations of fitness below and above the threshold value. The motion of individuals in the landscape perturbs the fitness in the local populations: increasing the fitness of some populations (e.g. when predators emigrate from a low prey-density cell), while decreasing the fitness of others (e.g. when prey disperse from a high predator-density cell). A change in the local fitness has a direct effect on the reproduction rates and hence on the size of the local population in the next generation. Therefore, this motion process brings the local populations to a state of high sensitivity to dispersal events. The migration of a single individual may cause new dispersal events in surrounding cells and hence may cause “avalanches” of dispersal. From this mechanism of dispersal emerge highly correlated regions of population density (figure 4.2f-g). The boundaries of these patches are, however, not well defined. Although this system is not purely deterministic, the complex patterns observed are evocative of spatiotemporal chaos in fluids (Cross and Hohenberg, 1993). The structure factors of the spatial population density in this regime indicate the absence of any characteristic length scale at which to describe those patterns. This is visible from the power-law shape of the structure factor when plotted on a log-log scale (figure 4.2i). The exponent of the observed power law has been computed for each value of p_{motion} in this regime and the values are reported in table 1. All exponents in regime *II* have value $-2+\varepsilon$, where ε indicates a small deviation⁵. This result is quite remarkable as the exponent -2 is characteristic of self-similar systems. Indeed, all mean-field theories of systems of two coexisting phases in equilibrium (here low and high population density) yield an exponent -2 (Goldenfeld, 1992; Reichl, 1998). Nevertheless, we cannot guarantee that this behavior will be conserved in systems of size larger than the one investigated here, as changes in scaling regimes have been

⁵ Some of the differences in the values of the exponents from -2 to -3 can be accounted for by a crossover scaling ansatz (Filotas, in preparation).

observed in other simulated and natural systems (Crawley and Herral, 2001; Allen and Holling, 2002; Pruessner and Jensen, 2002) .

Table 4-1: Exponent of the power law for the structure factor as a function of p_{motion} in the model with community-driven dispersal. Every exponent is obtained by finding the slope of a linear fit on a log-log graph of the structure factor (averaged over time and over 100 simulation runs), all give $r^2 > 0.99$.

p_{motion}	Disordered			Complex			Organized	
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
Exponent	-0.85	-1.40	-1.68	-1.92	-1.95	-2.15	-2.37	-3.14
	± 0.03	± 0.13	± 0.07	± 0.06	± 0.04	± 0.05	± 0.11	± 0.23

Regime *III*, of organized domains, corresponds to large fitness threshold values. Surprisingly, the spatial patterns emerging from this type of dispersal are highly structured (figure 4.2j-k). The boundaries separating regions of high and low densities are quite clear. In this regime, p_{motion} is so high that almost every individual on the landscape has fitness inferior to the threshold. As a consequence, all individuals are in constant motion. Populations in each habitat are redistributed evenly amongst the cells of their neighborhood. Dispersal has thus a local homogenization effect. Therefore the reproduction process becomes locally predominant over the dispersal process in generating the patterns of population density. We believe that the structured regions of high and low densities may thus be spatial analogues of the common temporal predator-prey cycles.

The significant distinction between the spatial structures produced in the complex regime *II* and in the organized regime *III* can be easily measured by the structure factor. Once again the structure factor obeys a power law (figure 4.2m), however the exponent is now near -3 (table 4.1). While the scaling region leading to this exponent is narrow, it is large enough to measure the distinct exponent and to corroborate the correspondence between the qualitative change in patterns and the quantitative measurement of their structure factor. The exponent -3 is consistent with

Porod's law (Porod, 1982), a theory in condensed matter physics stating that the structure factors of two-dimensional systems containing two well-separated phases (again the low and high population density) have a $1/k^3$ behavior. Even if patterns of all sizes are present in this regime, too, their smooth shape indicates the absence of complex spatiotemporal patterns.

The power laws arising in the structure factors (regimes *II* and *III*) are seen to be unable to include points of very low wavenumber. This limitation is a consequence of the finite size of the lattice. The modeled landscape has size $L=128$, and thus spatial correlations cannot extend beyond this scale. We can test this suggestion by simulating the model on larger and smaller lattices. Figure 4.3 compares the structure factors obtained at $p_{\text{motion}}=0.7$ for landscapes of size $L=64$, $L=128$ and $L=256$. We notice that the power law is improved on large length scales with the increase of the lattice size. Given this result, we have every reason to believe that for even larger systems the scaling region will be enhanced in the regime we have examined. Because of limited computer power we cannot, however, be sure that other phenomena could not appear in larger systems.

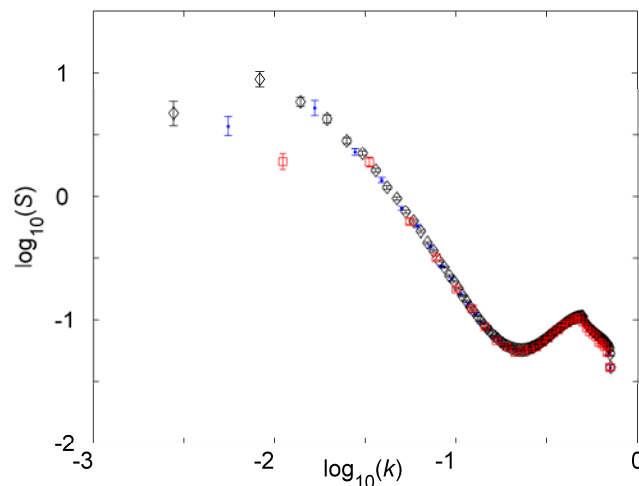


Figure 4.3. Log-log representation of the structure factor for the model with community-driven dispersal for three different lattice sizes: $L=256$ (diamond), $L=128$ (dot) and $L=64$ (square), for $p_{\text{motion}} = 0.7$.

4.7.1.2 Temporal analysis

The temporal behavior of the model can be analyzed through the dynamics of $\rho_i(t)$ (figure 4.2d-h-l). As a first observation, we note that the average density of the prey, $\rho_v(t)$, decreases monotonically with p_{motion} , while the average predator density, $\rho_p(t)$, is almost constant. We suppose that this effect arises from the fact that, for low values of p_{motion} , predator and prey are mostly restricted to their original habitat giving rise to communities of even abundance throughout the landscape. The low predator abundance in each of these communities is an advantage for the prey which depends on the constant external resource for growth, and hence the prey's average population density stays high. As p_{motion} increases, predator and prey become more mobile. The chase-escape motion leads to regions where the prey (predator) population is abundant and the predator (prey) population is small. In the regions where the prey is abundant, the predator population will tend to increase, while in the low prey abundance regions, the predator population will be diminished. On average, these two effects cancel out and explain the lack of change in the predator population density with p_{motion} . On the other hand, the prey are more sensitive to the predator's presence and the decrease of the predator population in certain regions is not enough to compensate for the negative effect of the increase of the predator population on the prey in the other regions.

Moreover, it is of interest to note that the temporal dynamics of the global variable $\rho_i(t)$ corroborates the spatial analysis of the dynamics. Indeed, the three-regime dynamics we have described is also evident from the variation of the average density $\rho_i(t)$ with respect to p_{motion} . In the disordered regime *I*, the temporal evolution of $\rho_i(t)$ oscillates only slightly around a mean value (figure 4.2d), while in the complex regime *II*, these oscillations develop into large fluctuations (figure 4.2h). These extreme variations can be explained by the increase of correlation which synchronizes the oscillatory dynamics of local populations over large areas. In the

organized regime *III*, domains are so well partitioned that they behave independently. This produces out-of-phase dynamics that cancel each other in the computation of the average density $\rho_i(t)$. Hence the fluctuations of $\rho_i(t)$ are reduced when regime *III* is attained (figure 4.2i). This statistical stabilization which reduces global predator-prey cycles is a common phenomenon which has been reported in other models such as the spatial Lotka-Volterra and the spatial Rosenzweig-MacArthur model (Jansen and de Roos, 2000) as well as in a spatial three-species competition model by Durrett and Levin (1998). To gauge the change in the amplitude of the fluctuations we show a graph of the standard deviation of the average density, the time-independent $\sigma(\rho_i)$ (equation 4.9), as a function of p_{motion} (figure 4.4a).

$$\sigma(\rho_i) = \sqrt{\langle \rho_i^2 \rangle - \langle \rho_i \rangle^2} \quad (4.9)$$

This figure shows the resemblance of this dynamics with that of a phase transition. It should be noted, however, that for the investigated system size, we were unable to observe the sharp peak characteristic of a phase transition.

We have also investigated the robustness of the dynamics against modification of the prey's functional response. We replaced the ratio-dependent Holling type *II* response (equation 4.1) with a ratio-dependent Holling type *III* (sigmoid) as well as a general ratio-dependent exponential response:

$$f_{III} = \eta_i \frac{(R/N(x, y, t))^2}{1 + (R/N(x, y, t))^2} \quad (4.10)$$

$$f_e = 1 - \exp(-\eta_i R/N(x, y, t)) \quad (4.11)$$

We find that the general dynamics is unaltered under different functional responses, but the boundaries between the three regimes change. However, for each of these scenarios we recover similar behavior for the standard deviation of the average

density (figure 4.4). The existence of three different spatiotemporal regimes of dynamics is therefore unaffected by the foraging properties chosen for the model.

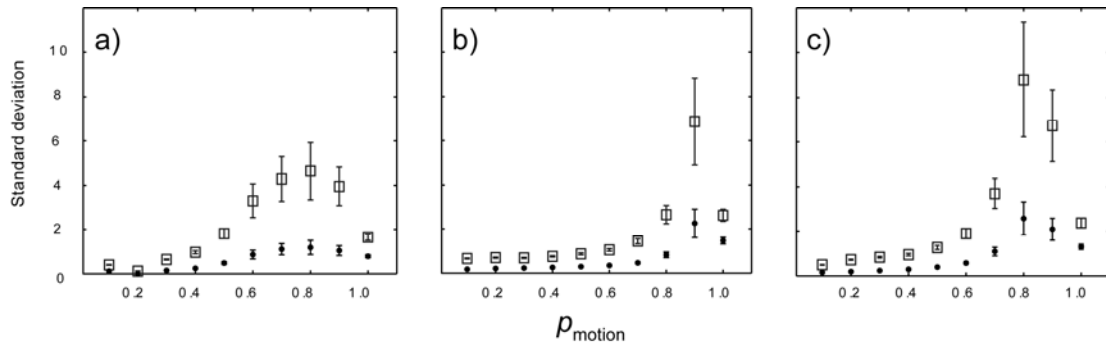


Figure 4.4. Standard deviation of the average population density ρ for the model with community-driven dispersal as a function of p_{motion} for the prey (square) and for the predator (dot). Three ratio dependent functional responses are represented: a.) Holling type II, b.) Holling type III (sigmoidal) and c.) exponential.

4.7.1.3 Impact of the scaling parameter

We have also investigated the variation of the three regimes with the scaling parameter c . Recall that c varies inversely with the degree of the species sensitivity to the local biotic conditions. It hence defines the variability in species fitness in a community. When c is set to a large value, for example above $c=0.4$, the fitness of every species is almost identical to 0.5. Hence, the fitness of a species is not affected by its local community and becomes independent of its position in the landscape. Therefore, the dispersal process cannot produce any increase or decrease of an individual's fitness. The species at every point on the lattice reproduce more or less at the same rate, which precludes any spatial patterns of population density to emerge. Thus the dynamics stays in regime I regardless of changes in p_{motion} (figure 4.5).

At the opposite end of the spectrum, a small c produces large variations in the species' fitness. This means that the fitness is very sensitive to changes in the local population sizes. Therefore, dispersal events, even of the smallest amplitude, modify considerably the local fitness and hence the local population density. As a result, at

every p_{motion} this dynamics generates complex spatial patterns and evolves in regime *II* (see figure 4.5 at $c = 0.01$).

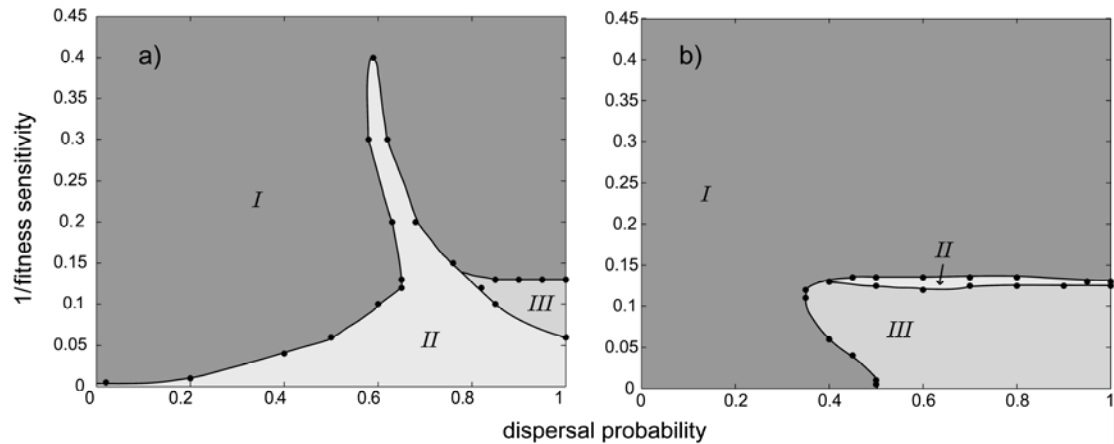


Figure 4.5. Dynamical regimes for a) community-driven dispersal and b) density-independent dispersal. The phase diagrams are expressed as functions of the level of fitness sensitivity (effect of scaling parameter c) and the dispersal probability (p_{motion} in the community-driven case and p_{ind} in the density-independent case). Points drawn on the diagram have been computed through simulations while the position of the phase boundaries has been deduced. Estimated 0.05 and 0.1 error on the dispersal probability should be considered in figure 4.5a and figure 4.5b respectively. As before, regime *I*, *II* and *III* correspond respectively to the disordered, complex and organized regime.

Figure 4.5a depicts the model's behavior with changes in p_{motion} and in c . The emergence of regime *II*, which corresponds to complex spatiotemporal patterns, is what distinguishes community-driven dispersal from density-independent dispersal. Therefore, in an ecosystem where predators and prey will usually have very distinct responses to their local environment (corresponding to c in the range $\sim (0.005, 0.1)$), we expect complex population dynamics to be one of the possible outcomes of community-driven dispersal.

4.7.2 Density-independent dispersal

During dispersal controlled by a density-independent rate p_{ind} , a fixed proportion of individuals leave each cell of the landscape at each iteration of the model. The motion is independent of local fitness, and, as a result, individuals that are perfectly “happy” with their local biotic conditions may be forced to move out of their habitat in an artificial manner. Therefore, the main difference between this type of dispersal and the previously described community-driven motion, is that in each generation, each cell sees its population transformed by migration flow. Every population is obliged to participate in the dispersal process. As the dispersal probability p_{ind} rises from 0 to 1, the participation of each population in the dispersal process increases in a linear fashion.

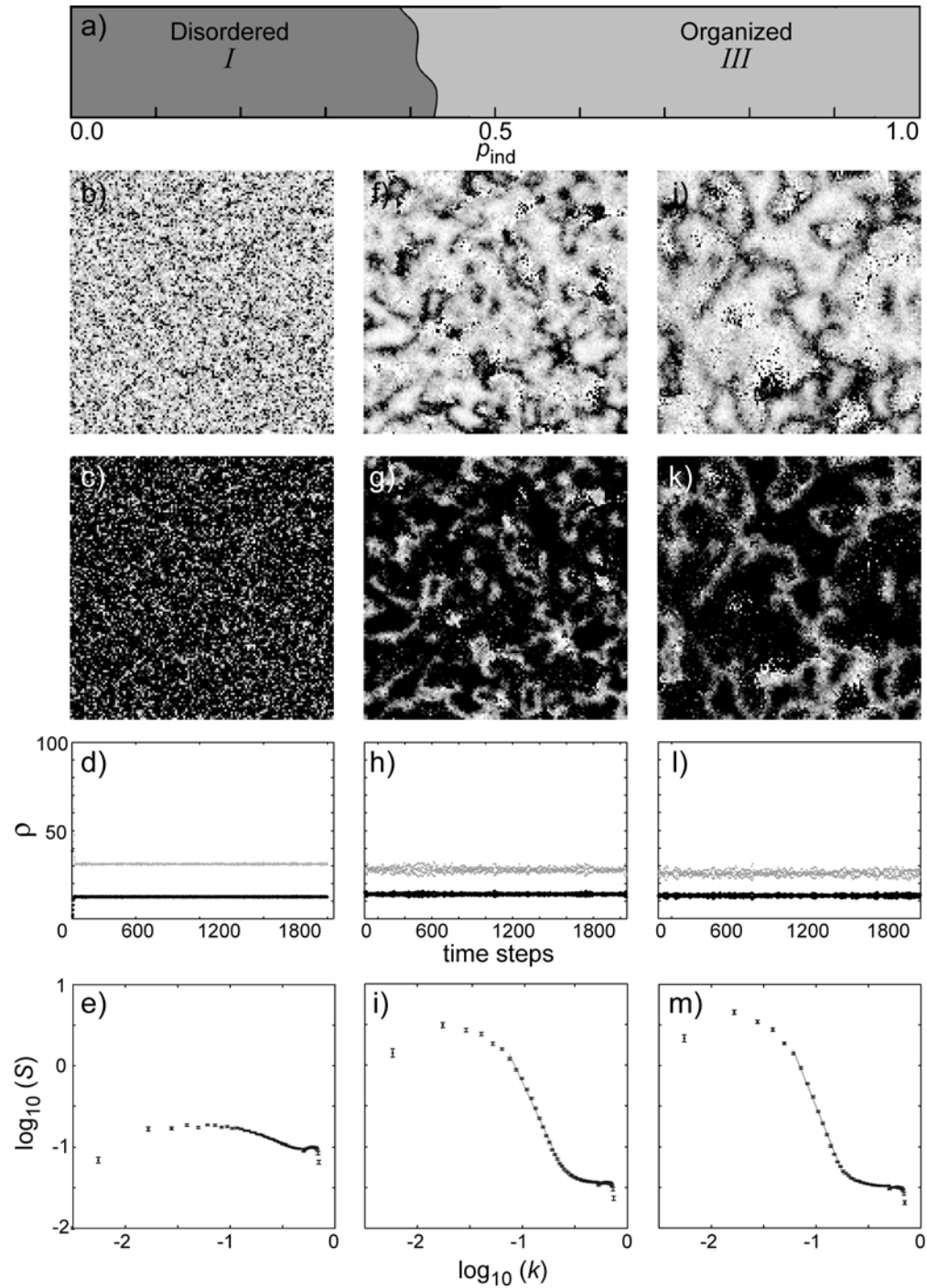


Figure 4.6. a.) Schematic representation of the two dominant dynamical phases for density-independent dispersal: *I* - disordered and *III* - organized domain (equivalent to figure 4.5b between $c = 0.05$ and $c = 0.1$). b.) Snapshot of the spatial prey density D_v at $\rho_{\text{ind}} = 0.1$. c.) Snapshot of the spatial predator density D_p at $\rho_{\text{ind}} = 0.1$. d.) Temporal evolution of the average density for the prey ρ_v (gray) and for the predator ρ_p (black) at $\rho_{\text{ind}} = 0.1$. e.) Log-log plot of the structure

factor of the spatial prey density at $p_{\text{ind}} = 0.1$. (f-g-h-i) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{ind}} = 0.7$. (j-k-l-m) same as (b-c-d-e) but at $p_{\text{ind}} = 1.0$. All figures are obtained at $c = 0.06$.

The spatial patterns produced under this dynamics are consistent with this linear augmentation of the migration rate (figure 4.6a). For example, consider again the case $c=0.06$. When p_{ind} is small, the interactions between the cells are weak, and no spatial structures are apparent (figure 4.6b-c). As p_{ind} is increased, correlations in population density are induced by greater dispersal in the landscape, and small and definite patterns become visible (figure 4.6f-g). As p_{ind} is increased further, those patterns develop into highly organized domains but conserve the same explicit profile (figure 4.6j-k). In fact, the spatial correlation increases in a smooth manner without any abrupt modifications in the structure factors (figure 4.6e,i,m). Note that the cases $p_{\text{motion}} = 1.0$ (figure 4.2j-m) and $p_{\text{ind}} = 1.0$ (figure 4.6j-m) are statistically identical because in both scenarios every individual continually disperses. Accordingly, the structure factor for $p_{\text{ind}}=1.0$ generates the same power law of exponent -3 as we find for $p_{\text{motion}}=1.0$. The exponents of the power laws for the cases $p_{\text{ind}} < 1.0$ and $c = 0.06$ are reported in table 2. It is seen that the exponents increase continually from -2.5 at $p_{\text{ind}} = 0.5$ (as soon as patterns are noticeable) to -3 at $p_{\text{ind}}=1.0$. This dynamics is therefore equivalent to going smoothly from regime *I* to regime *III* without passing through the spatiotemporal complex phase.

Table 4-2. Exponent of the power law for the structure factor as a function of p_{ind} in the model with density-independent dispersal. Every exponent is obtained by finding the slope of a linear fit on a log-log graph of the structure factor (averaged over time and over 100 simulation runs), all give $r^2 > 0.99$.

p_{ind}	Disordered					Organized				
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
Exponent	-0.46	-1.16	-1.74	-2.13	-2.41	-2.66	-2.80	-2.99	-3.07	-3.15
	± 0.04	± 0.07	± 0.04	± 0.10	± 0.18	± 0.11	± 0.04	± 0.04	± 0.09	± 0.08

One should note that the value of the power-law exponent is not the only factor considered when assessing the nature of the dynamical regime as a function of dispersal. First, the entire shape of the structure factor should be taken into account. For example, the value of the exponents for $p_{\text{ind}}=0.3$ and $p_{\text{ind}}=0.4$ is very close to -2 (table 4.2), and one could be tempted to argue that they are part of a complex regime. On the other hand, their structure factors (not shown) have a weak k -dependence and therefore the power law does not span as many decades as the one obtained in the presence of complex spatiotemporal patterns. This indicates that the dynamics of the model at $p_{\text{ind}}=0.3$ and $p_{\text{ind}}=0.4$ seems to be somewhere between a disordered state and a highly-organized one, but should not be confused with the complex phase.

Second, the absence of the complex regime also appears in the variation of the average density $\rho_i(t)$ (figure 4.6 d-h-l and figure 4.7). Density-independent dispersal does not generate large fluctuations of the global population size as correlations cancel out between regions of domain organization.

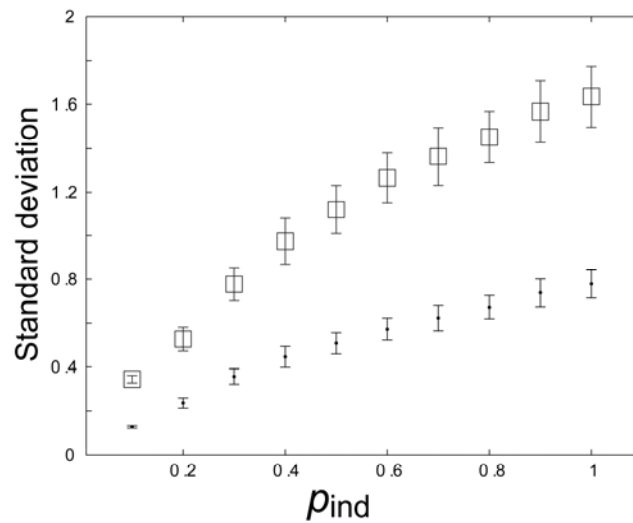


Figure 4.7. Standard deviation of the average population density ρ for the model with density-independent dispersal as a function of p_{ind} for the prey (square) and for the predator (dot). Note the different vertical scale from figure 4.4.

Moreover, in the community-driven model, the average prey density decreases with p_{motion} (figure 4.2d-h-l) while this effect is not observed in the density-independent version (figure 4.6d-h-l) where the prey density stays almost constant with the variation of p_{ind} . This is another consequence of the density-independent motion rule. Predators and prey are allowed to move regardless of their condition in the community, and this enhances the chance of encounters between the two species. As a result, prey highly suited to their community, that remained isolated from their predators in the community-dependent case, become more vulnerable in the density-independent counterpart, and their population density diminishes.

The impact of the scaling parameter c on the density-independent dispersal model is shown in figure (4.5b). For large values of c , the dynamics remains in regime *I*. Spatial patterns do not emerge in a population of poor fitness variability. For low values of c (between 0 and 0.1) the dynamics is similar to that described earlier for $c = 0.06$: a smooth transition between a disordered state (regime *I*) to a highly organized state (regime *III*). In the region bounded by $c = 0.11$ and $c=0.14$, a narrow complex regime emerges. We suspect that for the given values of c , there must be a threshold in the population sizes, around which the fitness fluctuates rapidly to values above and below 0.5. The fitness of the local populations hence becomes quite sensitive to migration events, and as a result, regions of high and low population densities develop in a fractal fashion across the landscape. This complex regime is not found for values of c below 0.11.

We should mention at this point that the boundaries separating the regimes in the phase diagram for the density-independent scenario (figure 4.5b) were harder to deduce than for the community-driven model. The reason is, that the variations of the spatiotemporal patterns, and hence of the structure factors, with dispersal probability occur gradually in the density-independent case with no sudden changes. The boundaries in the density-independent case could therefore represent crossovers between different types of behavior.

There is a notable difference between the phase diagrams of the community-driven and density-independent models. While both scenarios allow complex spatiotemporal patterns to emerge, these two complex regimes do not develop at the same level of fitness sensitivity. An important distinction is that the region of high fitness sensitivity (low c values) in the phase diagram is occupied by the complex regime *II* in the community-driven case but is dominated by the organized regime *III* when dispersal is density-independent. Therefore, the density-independent model is unable to predict self-similar complex patterns of population density at a level of community sensitivity that we expect to find in natural ecosystems.

4.8 Discussion and conclusion

In this paper, we have presented a simple spatial predator-prey model. The model is based on a general hypothesis regarding species interactions, foraging and reproduction. The innovative feature of this model is that it includes the idea that dispersal is dependent on the local community. While it is known that dispersal is a way for individuals to escape communities for which they are poorly adapted, to our knowledge no spatial model so far has employed community-driven dispersal.

We found an interesting spatiotemporal dynamics markedly different from the one obtained using simple density-independent dispersal. This difference manifests itself through the appearance of a large complex regime, which occurs when species are particularly sensitive to the local environment. We expect biotic conditions in natural ecosystems to indeed have a great effect on species life history, and therefore complex population dynamics should be considered as one of the possible outcomes of community-driven dispersal.

The complex regime is caused by the motion rule, which depends on a tolerance threshold, and hence brings the local populations to a state of extreme sensitivity to dispersal events. A single migration event may thus propagate from one

cell to another in a chain of dispersal. The resulting dynamic phase diagram is dominated by a complex (*II*) and a disordered (*I*) phase region, with a small organized phase region (*III*) for large dispersion threshold and intermediate fitness sensitivity, as shown in figure 4.5a. This threshold-based dynamical process cannot develop fully under density-independent dispersal, in which case every population participates equally in the dispersion process, irrespective of its condition in the local community. The result is a dynamic phase diagram dominated by the disordered (*I*) and organized (*III*) phases, with only a very narrow complex phase region (*II*) for intermediate fitness sensitivity, as shown in figure 4.5b.

Emergence of complex or chaotic spatiotemporal patterns is a much discussed topic of the past decades and has been observed in numerous spatial predator-prey models (Segel and Jackson, 1972; Hassell et al. 1991; Solé et al., 1992; Pascual, 1993; Wilson et al., 1993; Hassell et al. 1994; Bascompte et Solé, 1995; Gurney et al., 1998; Savil and Hogeweg, 1999; Sherratt, 2001; Biktashev et al. 2004; Marozov et al. 2004; Li et al. 2005; Marozov et al. 2006). Moreover, criticality in ecosystems undergoing phase like transition which results in the absence of characteristic spatial scale in patterns, has been reported in other studies (Solé et Manrubia, 1995; Malamud, 1998; Kizaki and Katori, 1999; Guichard, 2003; Pascual et Guichard, 2005). It is probable that self-organization is a common phenomenon in models based on growth-inhibition or recovery-disturbance processes and does not depend on the specific model details. On the other hand, not all self-organized patterns are alike, and different dispersal rules, as we have shown, can lead to different types of emerging patterns and hence have different ecological implications.

The conclusion of our study is therefore twofold. First, we demonstrate the relevance of studying spatial models, in which condition-dependent dispersal strategies are incorporated, since such dispersal strategies are common in nature (Bowler and Benton, 2005) and are likely to cause non-trivial dynamics. Second, we emphasize the need for comprehensive investigations on the relation between dispersal processes and spatial patterns. The structure factor provides significant

information about the spatial structure and the scales of emerging patterns. We suggest that this method or similar spatial-correlation based techniques (Bjørnstad et al., 1999; Medvinsky et al., 2002; Morozov et al., 2006) are necessary for detailed comparison to be drawn between models varying in their dispersal strategy.

4.9 Acknowledgments

Funding for this research was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and le Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies. We are thankful to the Réseau Québécois de Calcul de Haute Performance (RQCHP) for providing computational resources. Work at Florida State University was supported in part by U.S. National Science Foundation Grant Nos. DMR-0240078 and DMR-0444051. E. Filotas would like to thank V. Tabard-Cossa for his help on figure editing.

5 FACILITATION AND THE EMERGENCE OF COMMUNITY STRUCTURE IN METACOMMUNITIES

5.1 Avant-propos

Ce chapitre⁶ constitue la partie centrale de la thèse. Nous y analysons en détails la dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté dans sa forme générale multi-espèces sur un territoire homogène. L'objectif de ce chapitre est de comprendre comment les propriétés structurelles et fonctionnelles de la métacommunauté varient en fonction du niveau de dispersion des espèces. Plus précisément, nous investiguons : i) les patrons spatiaux de similarité dans la composition des communautés locales, ii) la diversité locale et régionale ainsi que la distribution locale de l'abondance des espèces, iii) la biomasse, la productivité et la stabilité dynamique aux échelles locale et régionale et iv) la structure locale du réseau d'interactions entre les espèces. Nos résultats démontrent que les propriétés de la métacommunauté subissent une transition de phase abrupte suivant une augmentation du niveau de dispersion des espèces et que la dynamique traverse ainsi deux régimes distincts. Le premier régime correspond aux niveaux faibles de dispersion et favorise l'émergence de communautés locales peu diverses mais distinctes les unes des autres. Ces communautés sont fortement mutualistes et possèdent une grande stabilité. Le second régime correspond aux niveaux forts de dispersion et favorise la diversité locale au profit de la diversité régionale. Les communautés locales sont moins stables mais plus productives. Les espèces y interagissent par l'entremise d'un riche réseau d'interactions interspécifiques comprenant l'exploitation, la compétition et le mutualisme.

⁶ Filotas E., Grant M., Parrott L. & Rikvold P. A. (2009) Facilitation and the emergence of community structure in metacommunities. En revision à *Interface*.

5.2 Contributions personnelles

Le manuscrit présenté dans ce chapitre a été réalisé avec la collaboration de Martin Grant, Lael Parrott et Per Arne Rikvold. J'ai programmé le modèle informatique de la métacommunauté, exécuté les simulations et l'analyse des résultats. J'ai aussi rédigé le manuscrit dans son entièreté. Les co-auteurs ont agi à titre de superviseurs en m'apportant idées et recommandations tout au long du travail de recherche et en améliorant le manuscrit par leurs conseils et leurs corrections.

5.3 Abstract

The significant role of space in maintaining species coexistence and determining community structure and function is well established. However, community ecology studies have mainly focused on simple competition and predation systems, and the relative impact of positive interspecific interactions in shaping communities in a spatial context is not well understood. Here we employ a spatially explicit metacommunity model to investigate the effect of local dispersal on the structure and function of communities in which species are linked through an interaction web comprising facilitation, competition and exploitation. Our results show that function, diversity and interspecific interactions of locally linked communities undergo a sharp phase transition with changes in the rate of species dispersal. We find that low spatial interconnectedness favors the spontaneous emergence of strongly mutualistic communities which are more stable but less productive and diverse. On the other hand, high spatial interconnectedness promotes local biodiversity at the expense of local stability and supports communities with a wide diversity of weak interspecific interactions. We argue that investigations of the relationship between spatial processes and the self-organization of complex

interaction webs are critical to understanding the geographic structure of interactions in real landscapes.

5.4 Introduction

It is well established that space plays a key role in maintaining species coexistence and regulating community dynamics (Ricklefs 1987; Kareiva 1990; Tilman 1994). Recently, metacommunity theory has received increased recognition as an innovative framework to study community structure and function at local and regional scales (Wilson 1992; Forbes and Chase 2002; Mouquet and Loreau 2002; Cottenie et al. 2003; Loreau et al. 2003; Leibold et al. 2004; Ellis et al. 2006). Patterns of species richness, species relative abundances and productivity can be seen as emerging properties of metacommunity dynamics where local communities form a network of coupled communities via the dispersal of organisms (Mouquet and Loreau 2002; Kneitel and Chase 2004; Leibold et al. 2004; Kolasa and Romanuk 2005). Community patterns have been thoroughly investigated for metacommunities based on the neutral (Hubbell 2001), competition-colonization trade-off (Kinzig et al. 1999; Mouquet et al. 2002; Amarasekare et al. 2004), source-sink dynamics (Mouquet and Loreau 2003) and species-sorting (Leibold 1998; Mouquet et al. 2003) perspectives. The metacommunity framework also offers a new lens to look at food web theory (Holt and Hoopes 2005). Conventional food web studies tend to spatially aggregate interspecific interactions even though species dynamics is necessarily spread out in space (Kareiva 1990) where most species have very different degrees of mobility and operate on different spatial scales (van de Koppel et al. 2005). In recent years, both empirical (Post et al. 2000; Brose et al. 2004) and theoretical (Cohen and Newman 1991; Holt 1996; McCann et al. 2005) studies have emphasized the considerable influence of space on the structure and properties of food webs, and the metacommunity has been revealed as a promising conceptual (McCann et al. 2005) and experimental (Holyoak 2000) tool. Despite recognizing that dispersal is essential to understanding how communities emerge amid the plethora of biotic interactions

entangling organisms, metacommunity theory has mainly focused on exploring the interplay between space and communities of species linked by simple competitive or trophic interactions. As a result, the relative impact of positive interspecific interactions in shaping communities in a spatial context is not well understood.

Parallel studies have, however, demonstrated the ubiquitous presence of facilitative interactions in ecosystems and their consequences for biodiversity and stability (Bertness and Callaway 1994; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Thompson 2006; Brooker et al. 2008; Okuyama and Holland 2008; Bastolla et al. 2009). Positive interactions, which are either beneficial for the two species involved (mutualism) or beneficial for one while creating no harm to the other (commensalism), make the local environment more favorable for the associated species by generating, directly or indirectly, nutritional, dispersal or reproduction services or by creating refuges from competitors, predators or physical pressures (Stachowicz 2001). Moreover, mutualism is not restricted to pairwise interactions between two species since many communities contain rich guilds of mutualistic species (Stanton 2003) containing both specialist and generalist associates (Bascompte et al. 2003). Species participating in facilitative interactions are likely to have a significant impact on the structure and function of their community (van der Heijden 1998; Pачepsky et al. 2002; Bascompte et al. 2003; Mulder et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Goudard et Loreau 2008; Okuyama and Holland 2008; Bastolla et al. 2009). Nevertheless, most theoretical work on positive interactions in a spatial setting have focused on a single pair of associated species (Doebeli and Knowlton 1998; Yamamura et al. 2004; Travis et al. 2005), and multi-species models are lacking.

Here we propose a spatially explicit evolving metacommunity model in which species are linked through an interaction web comprising facilitation, competition and exploitation. The evolutionary process in this model should not be equated with realistic biological evolution. Species exist *in potentia* in a regional species pool and evolution serves as an assembly process where mutants are new species randomly

drawn from the subset of the pool that contains genotypic neighbors of existing species and are introduced into the metacommunity at a specific low rate. Realized communities and their interaction webs spontaneously self-organize through local level dispersal dynamics and vary in structural and functional properties with changes in dispersal rate. The principal objective of this report is to assess how variations in the species dispersal rate affect these community properties at the local and regional scales. We report on the change of different community properties with the dispersal rate: i) the similarity in community composition and its spatial correlations, ii) the local and regional diversity and the local species abundance, iii) the local and regional biomass, productivity and dynamical stability, and iv) the structure of the local interaction webs.

5.5 The Method

5.5.1 Model description

The metacommunity model we employ is a spatial generalization of an individual-based community model conceived by Rikvold and co-authors (Rikvold and Zia 2003; Rikvold 2007) and inspired by the Tangled-Nature model (Christensen and al. 2002), both of which are non-spatial models of biological coevolution. Interest in such models comes from their simplicity and impressive intermittent dynamics over long time scales, which is reminiscent of punctuated equilibria (Eldredge and Gould 1972). While these models are based on a minimal representation of the reproduction mechanism, they have enabled rigorous insights into the outcomes of coevolution. Moreover, Lawson and Jensen (2006) have investigated the behavior of the Tangled-Nature model when coupled to a spatial lattice under density-dependent dispersal and found a power-law species-area relationship over evolutionary time. However, the structure and function of the realized communities with variation in dispersal rates have not been explored.

The metacommunity is spatially explicit. It forms a two-dimensional square lattice composed of $D \times D$ communities and has periodic boundary conditions. Each community is composed of locally interacting species and is open to the spontaneous arrival of newly introduced species via “evolution” and to migration from and to neighboring communities. Population dynamics is modeled at the level of individuals to incorporate stochasticity in the demographic processes of reproduction and dispersal in non-overlapping generations. Individuals belong to one of 2^L potential species forming the regional species pool (RSP). Species are represented by a vector of bits of length L , by analogy with a genotype, and are numbered from 1 to 2^L (Eigen 1971; Eigen et al. 1988):

$$\mathbf{S}^i = (S_1^i, S_2^i, S_3^i, \dots, S_L^i) \text{ where } S_v^i = \pm 1 \text{ and } i = 1, 2, \dots, 2^L. \quad (5.1)$$

Individuals of the same species are represented by the same vector of bits (there is no distinction between phenotype and genotype). Not all potential species coexist locally. The dynamics has the effect of sampling the RSP to find stable configurations of species, which depend strongly on how those species interact together.

Species are connected by a fixed interaction matrix \mathbf{J} of dimension $2^L \times 2^L$. The matrix elements are uncorrelated, fully connected and their distribution is triangular, centered on 0 and randomly distributed between -1 and 1 (figure 5.3b). For large values of L , the full matrix \mathbf{J} cannot fit into standard computer memory and we must adopt an algorithm able to generate the matrix entries in a deterministic, chaotic and numerically efficient way. The triangular aspect of the distribution, chosen to account for the predominance of weak interactions in real webs (Paine 1992), is also a result of this procedure (described in detail in appendix A in the electronic supplementary material). J_{ij} represents the effect of species j on species i . It is thus a measure of the biological interaction between the two species which is not restricted to direct trophic interactions. If both elements J_{ij} and J_{ji} are negative, the two species are in competition. If they are both positive, the species are mutualistic partners. Finally, if they have opposite signs, one species gains benefit at the expense of the

other species (as in parasitism or predation). We will call the latter interaction “exploitation”. Intra-species interactions have been set to zero, $J_{ii} = 0$, to emphasize the dynamics resulting from interspecific interactions. The population dynamics follows this sequence:

Reproduction

Reproduction is an intra-community process. At the beginning of a generation, each individual from each community is given the possibility to reproduce. The reproduction probability is a function of how favorable the current community is for the individual’s species. Every individual of the same species has the identical reproduction probability, which is a time and space varying quantity. A species can have a low reproduction rate in some communities but a high one somewhere else in the landscape, depending on the configuration of species living in the community as well as their relative abundance. The probability for an individual of species i , located in community (x,y) in generation t , to give birth to offspring is

$$p_{off_i}(x,y,t) = \frac{1}{1 + \exp[-\Phi_i(x,y,t)]} \in [0,1] . \quad (5.2)$$

p_{off_i} has a simple functional form chosen to ensure a smooth variation between 0 (no reproduction) and 1 (definite reproduction) (see figure 5B1 in appendix 5B of the electronic supplementary material).

The function $\Phi_i(x,y,t)$ can be thought as measuring the impact of the local community at (x,y) on species i at time t , and is given by:

$$\Phi_i(x,y,t) = \frac{1}{N(x,y,t)} \sum_j J_{ij} n_j(x,y,t) - \frac{N(x,y,t)}{N_0} \quad (5.3)$$

where $n_j(x,y,t)$ is the abundance of species j and $N(x,y,t) = \sum_i n_i(x,y,t)$ is the total biomass (or total abundance) of the community at (x,y) . The sum over j in the first

term represents the effects on species i by the other species, j , through the elements of the interaction matrix, J_{ij} . The last term is a growth limiting term (it always decreases the reproduction probability) where N_0 plays the role of a carrying capacity. One must see the system as one in which energetic resources are abundant, although not explicitly represented in equation 5.3. For example, even if there is no direct food supply in this system, it is possible for a single-species population to survive. The local total biomass $N(x, y, t)$ is limited by the abiotic constraint N_0 which expresses a non-energetic limitation such as the availability of space in a given habitat of the metacommunity (e.g. breeding sites). Note that we assume no abiotic heterogeneity in this model, so N_0 takes the same value everywhere in the landscape. Moreover, while for simplicity we suppose that the carrying capacity reduces the reproduction probability of each species in the same manner, some species might be less affected than others depending on the nature and strength of their interspecific interactions. For large positive $\Phi_i(x, y, t)$ the local biotic conditions are favorable to species i , and its individuals almost certainly reproduce. For large negative $\Phi_i(x, y, t)$ the local biotic conditions are harsh, and chances of reproduction for individuals of species i are low. The model mimics non-overlapping generations through asexual reproduction. Individuals who reproduce are replaced by F offspring and individuals who do not are removed from their community (they die). The model does not assume mass-balance, and the total biomass, at the local and regional scales, is allowed to fluctuate stochastically through the individual-based dynamics. Nevertheless, the total biomass is constrained by the carrying capacity N_0 .

Mutation

Offspring produced during reproduction may undergo mutation, whereby each bit of their “genome” can switch from 0 to 1 or 1 to 0 with a small probability p_{mut} . An offspring may therefore acquire a “genome” different from its parent’s. As a result, the mutant either belongs to a new species or contributes to the growth of another existing species and hence must obey a different set of interspecies interactions. Because there are no correlations between changes in a species’

“genome” and the resulting changes in its interspecies interactions, mutation is not interpreted as part of a biological evolutionary process but serves to simulate the spontaneous introduction of a new individual in a community assembly process. However, it differs from immigration (see below) in that the possible mutants in a particular community are limited to genotypic neighbors of the locally existing species (Murase et al. 2009).

Dispersal

Dispersal is an inter-community process. The process of dispersal in this model is motivated by the fact that for many non-sessile organisms dispersal is a means to improve their intrinsic condition based on factors such as local population size, resource competition, habitat quality, habitat size, etc. (Bowler and Benton 2005). We hence allow individuals with low reproductive probability to escape their community in the “hope” of finding a more suitable one. We follow in philosophy the metapopulation model of Ruxton and Rohani (1999) and set up a tolerance threshold called p_d (Filotas et al. 2008), which we will simply refer to as the rate of dispersal. At each generation of the model following the reproduction process, the reproduction probability of each species (equation 5.2) is updated. An individual whose reproduction probability is less than or equal to this threshold, $p_{off_i} \leq p_d$, moves randomly to one of its neighboring communities. We choose a square neighborhood containing the individual’s initial community and the 8 immediately adjacent communities (also called the next-nearest neighbors or the Moore neighborhood (Hogeweg 1988)). Therefore, there is a 1/9 probability that an individual stays in its original habitat, even when its reproductive probability is less than p_d . While it is possible that the displacement brings the individual to a more favorable environment, there is no guarantee that this happens. p_d is a fixed parameter of equal value for all species. Nevertheless, because the reproduction probability of every species is distinct and varies with space and time, the dispersal process is experienced differently by each species. This mode of community-driven dispersal was previously studied for a two-species predator-prey model and compared with the more classical mode based on a density-independent rate of dispersal (Filotas et al. 2008). It was

shown that the former mode produced complex spatial patterns of population density, reminiscent of a continuous phase transition, which could not be reproduced under the density-independent dispersal mode. Dispersal completes one generation of the model, and the described sequence is repeated.

5.5.2 The model dynamics

The local dynamics of the model is intermittent. The system settles into long-lived quasi-stationary communities consisting only of a small subset of the potential species contained in the RSP. Coexistence in this model never consists of a static equilibrium. As a result of new species being introduced into the metacommunity via the assembly process, quasi-stationary communities may get interrupted by rapid periods of reorganization where a new community is sampled from the RSP (Christensen and al. 2002; Rikvold and Zia 2003). Consequently, under the model's dynamics, the abundance $n_i(x, y, t)$ of each species, as well as the diversity and composition of local communities change with time and spatial location. The interactions web linking the species of the realized local communities may therefore have a structure quite different from the interaction matrix \mathbf{J} connecting all potential species together.

5.5.3 Parameter choice and simulation details

In the simulations reported here, we used the following parameters:

$$D = 64, \quad L = 13, \quad N_0 = 2000, \quad F = 4, \quad p_{mut} = 0.001/L. \quad (5.4)$$

Some explanations concerning this choice of parameters are relevant. First, the size of the landscape (containing 4096 communities) was chosen to be small enough for the model to stay numerically tractable yet sufficiently larger than the dispersal neighborhood to allow for possible spatial correlations in the composition of the

communities to occur. Second, the value of the carrying capacity, $N_0 = 2000$, assures that the size of the total population $N(x, y, t)$ in each community is much lower than the number of potential species contained in the RSP (i.e. $2^L = 8192$ species). Third, the value for the fecundity F was determined by a stability analysis of the fixed points of the non-spatial model in the limit where the mutation probability is zero (Rikvold and Zia 2003). Note that in this limit, when the system is composed of a single species, the non-spatial model becomes equivalent to a logistic growth model, and hence a variety of dynamical behaviors are possible. We require that perturbations of the population size away from this single-species fixed point should decrease monotonically and not in an oscillatory or chaotic fashion. This ensures that any non-trivial behavior of the model necessarily results from the interactions amongst the species. This restriction translates to the condition $2 < F < \sim 4.5$, from which we chose $F = 4$ (Rikvold and Zia 2003). Finally, the chosen value for the probability of mutation, p_{mut} , is sufficiently small so as to be inferior to the error threshold (Eigen 1971; Eigen et al. 1988). This choice guarantees that the generated population of individuals at each site is constrained to a few species and does not consist of a broad configuration spanning the RSP in a random diffused manner (di Collobiano et al. 2003).

The initial conditions consist in assigning a population of 100 individuals to one species chosen at random for each site of the landscape. However, the model's dynamics is independent of the initial conditions as long as the initial populations are substantially less than the size of the RSP (Rikvold and Zia 2003). The interaction matrix is created randomly at the beginning of the simulation and stays fixed thereafter. We do not focus here on the dynamics of the metacommunity over evolutionary time scales. Monte Carlo simulations have a duration of 65536 generations and the results are time averaged over 32768 consecutive generations where the system is in a quasi-stationary state. The dynamics of the metacommunity is investigated for values of the dispersal rate p_d between 0 (no dispersal) and 1 (maximum dispersal). Depending on the degree of variability between simulations, 3

or 5 repetitions have been carried out for each value of p_d . Repetitions differ from each other through the interaction matrix and initial conditions.

5.5.4 Measured properties

Throughout the simulations we recorded the temporal evolution of the local (α) and regional (γ) diversity, the total local biomass $N(x, y, t)$ and the local productivity $P(x, y, t)$. We defined the community productivity at time t as the average rate of production of new biomass per capita:

$$P(x, y, t) = \sum_i p_{off_i}(x, y, t) \frac{n_i(x, y, t)}{N(x, y, t)} \quad (5.5)$$

It can also be understood as the average reproduction probability of a community, weighted by the species' relative abundances.

Moreover, we measured the dynamical stability of the communities using the coefficients of variation (CV) of the biomass, $N(x, y, t)$, and of the productivity, $P(x, y, t)$ (Lehman and Tilman 2000). We computed the CVs both at the scale of single communities and at the scale of the entire metacommunity (appendix C in the electronic supplementary material gives details of the calculation of the coefficients of variation).

To assess local species assemblages and local interaction webs, we recorded the abundance of each species in each community of the metacommunity at four distinct times during the simulations. Finally, using local species assemblages, we investigated the spatial patterns of similarity between next-nearest neighbor communities. The degree of similarity between two assemblages of species is calculated using a modified Jaccard index from Chao et al. (2005) that is weighted by the species relative abundances (see appendix 5D in the electronic supplementary material). To produce a spatial map of similarity, we compute for each community of

the lattice the average of the similarity indices obtained by comparing its species assemblage with the assemblages from each of its 8 next-nearest neighbor communities (see figure 5D1 in appendix 5D of the electronic supplementary material). This measure tells us how similar a community is to its surroundings on average.

5.6 Results

5.6.1 Spatial patterns of community similarity

Local dispersal is seen to modify the species assemblages in the metacommunity through a sharp transition. By exchanging individuals, neighboring communities become more and more similar in their species composition. We investigate the spatial patterns of similarity between next-nearest neighbor communities with changes in dispersal rate (figure 5.1). Figure 5.1*a* shows that for low dispersal rates species assemblages are very different from their neighbors, but are extremely similar at the other end of the dispersal spectrum where we observe a homogenization of the similarities over the entire landscape (figure 5.1*c*). Therefore, the metacommunity exhibits a drastic transition in the assemblage of species at the landscape level with increased spatial interconnectedness. This can also be seen by measuring the average spatial similarity (or regional similarity) (figure 5.1*d*), which goes from zero for low p_d to near total similarity for high p_d . At the threshold between these two regimes, marked by the transition point $p_d^* \approx 0.22$, clusters of communities of high similarity emerge in a “sea” of dissimilar communities (figure 5.1*b*). These clusters are also seen to be dissimilar from each other (see appendix D in the electronic supplementary material). Thus, we show that even in the absence of environmental variability, interspecies interactions are sufficient for the emergence of distinct “island” communities on an otherwise homogeneous landscape. Moreover, their size expands with time and their typical size at a given time varies with the size of the lattice. These properties are also signs of what is called a first-order phase

transition in condensed matter physics (Chaikin and Lubensky 1995). This transition is remarkable because communities at this point acquire new biodiversity and functional properties over a very narrow range of p_d .

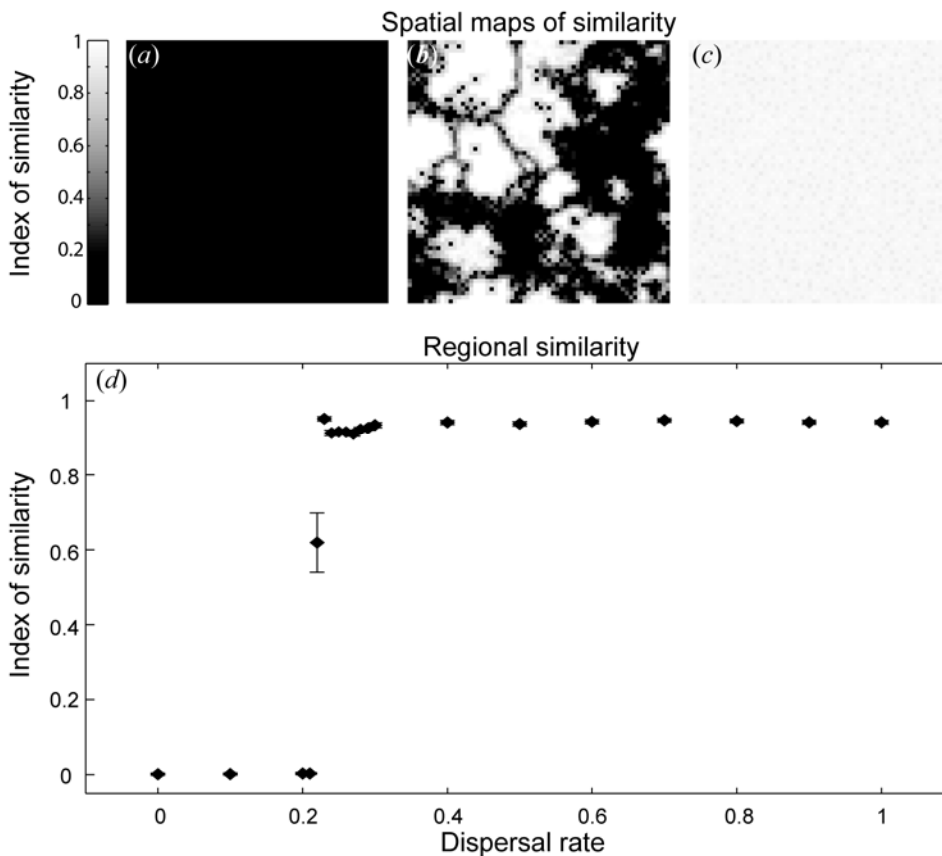


Figure 5.1: Spatial maps of similarity between next-nearest neighbor communities of species obtained for one simulation run at time $t=40960$ for 3 values of the dispersal rate: (a) $p_d = 0$, (b) $p_d = 0.22$ and (c) $p_d = 0.8$. (d) Regional similarity as a function of dispersal rate (p_d) averaged over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). Points in the p_d interval $0.21-0.29$ are averaged over 5 simulation runs, while all other points are averaged over 3 simulation runs.

5.6.2 Biodiversity properties

Increasing the dispersal rate results in one species assemblage prevailing over the entire metacommunity. When dispersal is weak, local (α) diversity is low

whereas regional (γ) diversity is high (figure 5.2a, measured using Shannon diversity (Lande 1996)). Under reduced spatial interconnectedness, communities' dynamics are almost independent from each other due to infrequent exchanges of species. This results in poor local species coexistence (around 8 ± 1 species) but great regional diversity (around 7575 ± 42 species) because different species assemblages exist on different sites. At the transition point $p_d^* \approx 0.22$, neighbor communities start exchanging species of low local reproduction probability which enhances the chance of survival of those species. The local diversity therefore starts to increase and has a direct effect on the regional diversity which reaches a maximum (around 8042 ± 11 species). As spatial interconnectedness increases further past the transition point in p_d , enhanced migration leads to high local diversity (around 152 ± 2 species) but consequently community similarity increases and produces lower regional diversity (around 1791 ± 75 species). Note that the local diversity is still much smaller than the size of the RSP. Regional (γ) and average local (α) Shannon diversities have equivalent values for high dispersal rates (figure 5.2a), indicating that the metacommunity acts as one single large community. However the regional species richness will always be larger than the average local species richness (equivalently the metacommunity will never be totally homogeneous) because of the permanent local introduction of rare species through the assembly process. Moreover, it is interesting to confirm that the Shannon beta diversity (figure 5.2a), defined as $\beta = \gamma - \alpha$ (Lande 1996, Jost 2006), behaves inversely to the regional similarity with changes in dispersal rates (figure 5.1d). This is expected since an increase in similarity is equivalent to a decrease in between-community diversity.

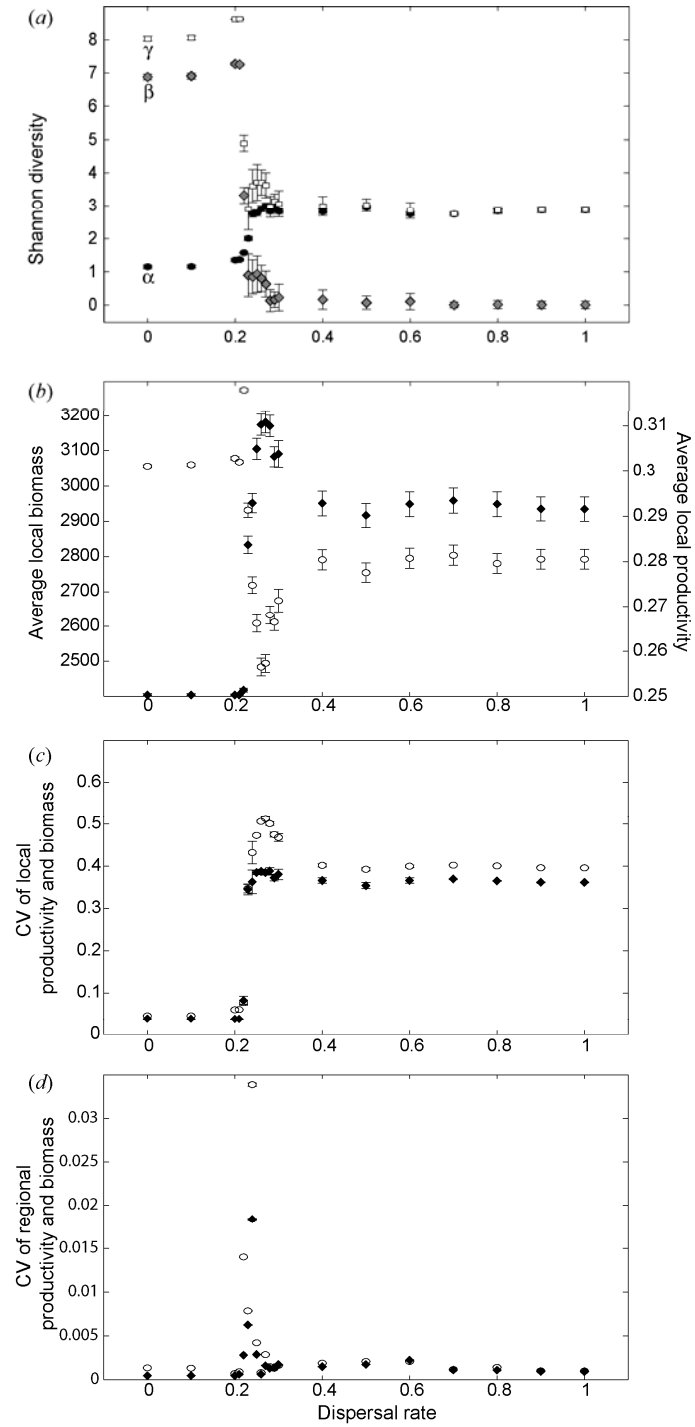


Figure 5.2: Diversity and functional properties as functions of dispersal rate (p_d). (a) Average local (α) (black circles), regional (γ) (open squares) and beta (β) (grey diamonds) Shannon diversities. (b) Average local biomass (open circles) and average local productivity (black diamonds). (c) Coefficients of variation (CV) of the local biomass (open circles) and of the local productivity (black diamonds). (d) CV of the regional biomass (open circles) and of the regional productivity (black diamonds). Shannon diversities are averaged over four different moments

during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations). Average and CV of the biomass and the productivity are averaged over a period of time of 32,768 iterations. All measures are also averaged over 5 simulation runs for points in the p_d interval 0.21-0.29 and over 3 simulation runs for all other points.

It appears that sampling of the RSP at low dispersal rates, which produces communities with spatially uncoupled dynamics, and at high dispersal rates, which produces communities with coupled dynamics, favors different quasi-stable assemblages of species. This dissimilarity in species assemblages below and above the transition also arises in species abundance distributions (the SADs are given in appendix 5E). At low dispersal rates, a typical quasi-stationary community is formed of a core of 3 to 4 highly abundant species. This core contains about 95% of the total biomass of the community (where the biomass is simply the total number of individuals in a community $N(x,y,t)$) while the rest of the biomass is distributed amongst a large number of low-abundance species (below 5% of the total biomass). These low-abundant species are basically mutants with reproduction probability not high enough to invade the assemblage's core. On the other hand, the distribution of species abundances at high dispersal rates consists of a continuous range between the most common species (with a biomass representing about 20% of the total biomass) and the rarer species (of abundance 1) with species of subsequently decreasing intermediate abundances.

5.6.3 Functional properties

Figure 5.2*b* shows that the average local productivity increases while the average local biomass decreases moderately with dispersal rate. For dispersal rates below the transition point, communities have almost isolated dynamics which regulate their biomass to a constant average value of about 3055 individuals. Productivity, which is equivalent to the average reproduction probability in the community, is close to 0.25, and because reproducing individuals give birth to 4 offspring, the biomass is maintained near a constant value. At the point of transition ($p_d^* = 0.22$) the average local biomass is seen to reach a maximum. This peak

corresponds to the maximum observed in the regional diversity (figure 5.2a) which implies that the increase in species coexistence is paralleled by a boost in the local biomass. As the dispersal rate increases further, the biomass is seen to drop to a dramatically lower value around $p_d = 0.27$. This is explained by the fact that even if the local diversity continues to rise for these values of the dispersal rate (figure 5.2a), the community's carrying capacity can no longer support an augmentation in local biomass. Akin to the consequence of a population overshoot, the local biomass thus drops abruptly. At large dispersal rates when the regional and local diversities become equivalent, the average local biomass increases back to about 2780 individuals. We note that the average local productivity has an opposite behavior to the average local biomass. This can be understood by first noticing that in this model, once a community attains a large enough population, biomass has a negative effect on the reproduction probability for all species in the community due to the growth-limiting carrying capacity N_0 (equations. 5.2 and 5.3), which impacts directly and negatively the community productivity (equation 5.5).

At large dispersal rates, coupled communities display significant spatial and temporal heterogeneity in their biomass and productivity caused by the dispersal of individuals. Some communities have a low biomass due to recent emigration and as a result their species have, on average, a respectable reproduction probability. These communities will therefore increase in biomass through reproduction which will directly reduce the overall reproduction probability of their species. The individuals will hence be forced to disperse away, reducing the community's biomass but increasing its neighbors' biomass. This dynamics, similar to logistic growth, has the effect of generating a spatiotemporal mosaic of communities with low and high biomass and equivalently high and low productivity.

The coefficients of variation of the average local biomass and productivity (figure 5.2c) are good indicators of the temporal heterogeneity of these measures produced by the spatial dynamics. It is seen that both coefficients peak around $p_d = 0.27$ above the transition point, suggesting an episode of intense variability, and

remain quite high for increased spatial interconnectedness. Since the coefficient of variation can be used as a standard measure of dynamical stability (Lehman and Tilman 2000), these results suggest that communities at low dispersal rates, which have lower biodiversity and productivity, are more stable than the communities generated at high dispersal rates, which have higher biodiversity and productivity. On the other hand, when the coefficients of variation are measured on the temporal fluctuations of the regional biomass and productivity (figure 5.2*d*), we observe a stabilization of the dynamics for all values of the dispersal rate. This is especially significant for high dispersal rates where the CV is now as low as below the transition point, indicating that while single communities have great temporal fluctuations, these fluctuations probably operate asynchronously at the scale of the entire landscape and hence cancel out to produce a stable metacommunity.

5.6.4 Structure of the interaction web

The observed transition in species assemblages is likely to be correlated with changes in how those species interact. We explore the structure of a community's interaction web by considering the sub-web containing the most abundant species (comprising up to 95% of the total biomass). This procedure disregards the rarer species (with abundances of 1 to 8 individuals) which are likely to have an insignificant impact on their community structure and dynamics. We investigate the structure of the interaction sub-webs as a function of dispersal rate by counting the fraction of interaction pairs of each possible sign combination for each community: (+,+) for mutualistic pairs, (+,-) for exploitative pairs and (-,-) for competitive pairs. Figure 5.3*a* gives these fractions for values of p_d between 0 and 1. It appears that low dispersal rates favor the emergence of communities dominated by mutualistic interactions. On the other hand, while mutualism is still the preferred interaction type at high dispersal rates, its fraction has considerably diminished at the expense of competition and exploitation. We note that while increased migration produces a wider variety of interactions, the assemblage of interaction pairs is not random, since

if it were, the fractions would be equal to the ones found in the RSP: 0.5 for exploitation, 0.25 for competition and 0.25 for mutualism.

Figure 5.3*b* gives the distributions of the strengths of the realized interactions in the sub-webs containing 95% of the total biomass at $p_d = 0.0$ (no dispersal) and at $p_d = 0.8$ (high dispersal) in comparison with the distribution of the RSP interaction matrix. We observe that interactions are strongly positive when dispersal is limited. Species are organized into a small core of strongly interacting mutualists each benefiting from the others' presence and gaining maximal reproduction probability. However, with increased dispersal, the distribution is almost equally partitioned between positive and negative weak interactions (with a small bias toward positive interactions) and mostly resembles the triangular distribution of the RSP. Therefore, under reduced spatial interconnectedness, isolated communities developed into a small number of strongly mutualistic species, whereas communities coupled via strong dispersal formed larger ensembles of species linked by weaker but more diverse interactions.

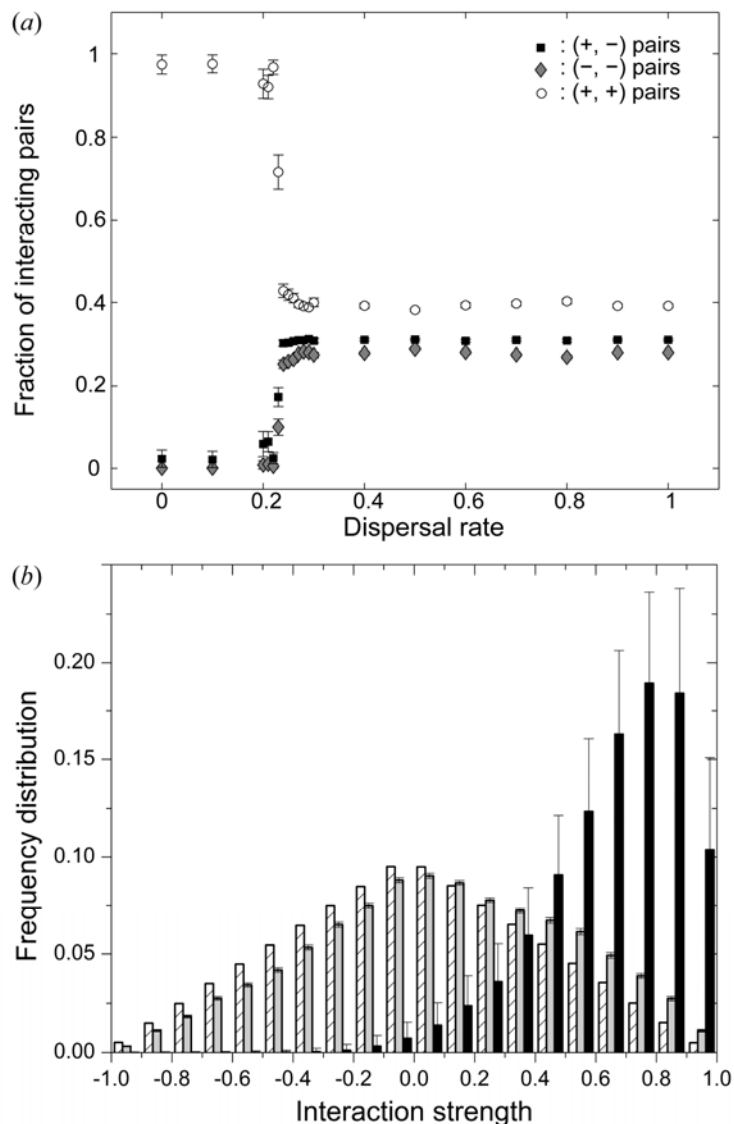


Figure 5.3: (a) Average fractions of interaction pairs of type mutualistic (open circles), exploitative (black squares) and competitive (grey diamonds) as functions of dispersal rate (p_d) for the sub-webs containing the most abundant species comprising up to 95% of the total biomass. (b) Distributions of the interaction strengths at $p_d = 0$ (black), at $p_d = 0.8$ (grey) and in the RSP (stripes). Fractions of interacting pairs are averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 5 simulation runs for points in the p_d interval 0.21-0.29 and over 3 simulation runs for all other points. The frequency distributions are averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 3 simulation runs.

5.7 Discussion

Our results show that community-dependent dispersal strongly affects the biodiversity, productivity and interspecific interactions of locally linked communities. A sharp transition in the way species assemble occurs at a specific dispersal rate. This transition is reminiscent of a first-order phase transition in a physical system (Chaikin and Lubensky 1995). Sharp transitions whereby a system acquires sudden new macroscopic properties under the slight change of an external parameter (here p_d) are common in ecological systems (e.g. forest fire, epidemic, desertification (Malamud et al. 1998; Rietkerk et al. 2004; Pascual and Guichard 2005)) and demonstrate the high sensitivity of these systems to biotic and abiotic perturbations. The transition point in the model discussed here is marked by the spontaneous emergence of distinct spatial clusters containing highly similar species assemblages. These clusters grow in time and are expected to merge in the limit of very long simulations. In this limit, all communities become similar and the metacommunity acquires the properties of the high-dispersal regime. Even if these clusters arise in a narrow range of dispersal rates and are transient in time, their formation, in an otherwise homogeneous landscape, emphasizes that environmental forcing is not a necessary condition to create different species assemblages and that interspecific interactions play a significant role in shaping the geographic distributions of species and more generally of communities (Case et al. 2005).

The transition from the low-similarity regime to the high-similarity regime arises when the number of individuals dispersing becomes large enough to induce homogenization in the species composition of the communities. The occurrence of the transition at the value $p_d^* \approx 0.22$ is linked with the community-based dispersal process employed in this model. Let us recall that the dispersal rule allows individuals with reproduction probability inferior to p_d to migrate to neighbor communities. Therefore, the specific point at which the transition happens is associated with the reproduction probability of the individuals in the metacommunity. An instructive method to understand this relation is by investigating the distribution

of the reproduction probabilities amongst the individuals of the metacommunity. Figure 5.4 gives the cumulative fitness distribution for communities at $p_d = 0$. At $p_d = 0$, about 98% of all individuals have fitness lower than 0.3. We observe that the bin $[0.21, 0.22]$ indeed corresponds to the lowest reproduction probabilities containing a non-trivial amount of individuals; which explains why at $p_d^* \approx 0.22$ changes caused by those dispersing individuals start to appear in the metacommunity. The distribution of probabilities does not change considerably (not shown) with the increase of the dispersal rate. Figure 5.4 also explains why no changes in community properties occur past $p_d = 0.3$: almost all individuals are already dispersing.

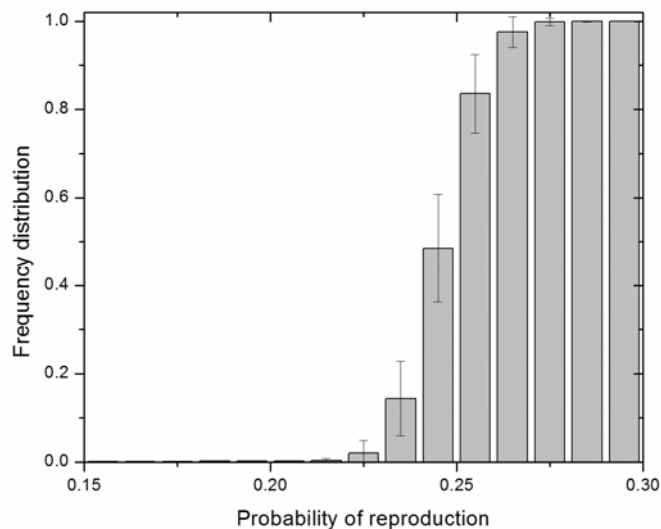


Figure 5.4: Cumulative distribution of the reproduction probabilities of the individuals in a community at $p_d = 0$. Each bin $[x_i, x_{i+1}]$ represents the fraction of individuals with reproduction probability inferior or equal to x_{i+1} . Bins below 0.15 and above 0.3 have not been depicted; their size is 0 and 1 respectively. The distribution has been averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over 3 simulation runs.

Additional simulations (not shown) suggest that the occurrence of the phase transition is robust under changes of parameter values for D , the landscape size, L , determining the size of the RSP, N_0 the carrying capacity, and p_{mut} the mutation

probability per gene (given that it keeps a value below the error threshold). However, the specific dispersal rate at which the transition occurs will change depending on the assigned parameter values. For example, when the carrying capacity is larger than the chosen value $N_0 = 2000$, alleviating the negative effect of this constraint on species' reproduction probabilities (equations 5.2 and 5.3), the transition occurs slightly above $p_d^* = 0.22$. On the other hand, for carrying capacities smaller than $N_0 = 2000$, the transition occurs slightly below $p_d^* = 0.22$ (see appendix 5F in the electronic supplementary material for a specific example). Moreover, because the phase transition is linked with the threshold behavior of the dispersal rule, we believe that it would not persist under a dispersal mode independent of species population density. Based on a previous study comparing both modes of dispersal in a predator-prey system (Filotas et al. 2008), we hypothesize that a crossover between low and high-similarity regimes would also occur using a density-independent dispersal rule, but in a much more gradual fashion. If dispersal in real communities is indeed a function of community-level properties such as density, we can hypothesize that this type of transition also occurs on real landscapes.

At the point of transition, local diversity increases due to improved species coexistence. Following this transition, the local diversity continues to rise at the expense of the regional diversity, and a single assemblage of species is seen to dominate the entire metacommunity. Similar results have been demonstrated in other metacommunity studies (Forbes and Chase 2002; Loreau et al. 2003; Mouquet and Loreau 2003; Cadotte 2006) and in game theory models (Reichenbach et al. 2007) and microbial experiments (Kerr et al. 2002). The results from our model thus indicate that increased spatial connectivity in the absence of abiotic heterogeneity leads to a homogenization of the metacommunity.

The change in local diversity is accompanied by great modifications in the realized interaction matrix. The less diverse communities at low dispersal rates are dominated by mutualistic interactions (figure 5.3a). This feature was also observed in the non-spatial version of the model and is a consequence of the reproduction

probability function (equations 5.2 and 5.3). Indeed, species benefiting from strong positive interactions have higher reproduction probabilities. Consequently, in communities undisturbed by large migration events, species tend to self-organize into webs of three to four mutualistically interacting species. Note that this structure does not correspond to the minimal possible community since single-species populations are also perfectly viable. This result is independent of the triangular form of the RSP distribution of interactions. Rikvold and Zia (2003) have shown that the same mutualistic webs emerge in the non-spatial models when the elements of the RSP interactions matrix are randomly and uniformly distributed over the interval $[-1,1]$. Moreover, this result seems to mimic the predominance of positive interactions observed in habitats under severe environmental pressure (Bertness and Callaway 1994). In fact, the emergence of mutualistic webs when dispersal is low is also a result of the constraint imposed on population growth by the carrying capacity N_0 (equation 5.3). Simulations with higher values of N_0 show that increasing the carrying capacity does indeed relieve this constraint and allows for slightly more non-mutualistic species to coexist. For example, the proportion of mutualistic pairs of interaction is about 0.96 using $N_0 = 3800$, while it is circa 0.98 when $N_0 = 2000$. Likewise, removing the assumption of zero intraspecific interactions limits the growth of abundant mutualistic species and permits the survival of a few species with other interaction types. For example, when intraspecific interactions are uniformly distributed on the interval $[-1,0)$, the fraction of mutualistic interactions decreases to about 0.91. In both cases, however, mutualism still dominates the interaction web.

The highly diverse communities arising at high dispersal rates, on the other hand, have more varied interspecific interactions including mutualism, exploitation and competition (figure 5.3a). While there is no external resource and primary producer per se in this model, one can see the mutualistic web emerging at low dispersal rates as forming the core of the species assemblage which serves to facilitate the establishment of additional species arriving by migration. Hence removing the dispersal limitation allows for the emergence of more complex and organized communities (Holt and Hoopes 2005). Considering mutualistic species as

the community building blocks also explains why under strong dispersal our model still predicts a larger fraction of mutualistic interactions over competition and exploitation. Previous ecological and game theory studies investigating mutualistic interactions between pairs of species in a spatial context have also demonstrated that mutualism subsists better under restricted dispersal (Doebeli and Knowlton 1998; Yamamura et al. 2004; Kefi et al. 2008). This phenomenon is reminiscent of the likely emergence of altruism in single species populations under limited dispersal whereby genetic relatedness between individuals increases (Wilson et al. 1992; West et al. 2002).

The increase in average productivity with dispersal rate (figure 5.2*b*) might be linked with the parallel increase in diversity as predicted by theory (Loreau 2000; Loreau et al. 2001; Mouquet et al. 2002). However, the increase in productivity is minor (7%) compared with the change in local diversity (about 42% when using the local Shannon diversity and about 90% when using the local species richness). This implies that although species poor, communities at low dispersal rates can achieve a high productivity to diversity ratios through their strongly mutualistic interactions. This core of productive mutualistic species therefore constitutes the central contribution to the high productivity found in species-rich communities. The potential for positive interspecific interactions to increase the productivity of a community has also been suggested to explain the positive diversity-productivity relationship in bryophyte communities under harsh conditions where species provide access to other species by ameliorating moisture absorption and retention (Mulder et al. 2001; Rixen and Mulder 2005). Also, the fact that higher local productivity above the transition point is paralleled by a moderate decrease in local biomass (figure 5.2*b*) may seem contradictory but is caused by the spatial dynamics of the metacommunity. Movement of individuals in the landscape causes some communities to decrease in biomass well below the carrying capacity which in turn increases their productivity, while other communities display low productivity due to a sudden increase in biomass. On average, however, because productivity is high only in very low-population communities, the biomass is lower above the transition than below it.

The increase of the CV of the local biomass and productivity above the transition point (figure 5.2c) is paralleled by the sudden increase in local diversity (Figure 5.2a). This decline in local stability might be explained by the large spatiotemporal fluctuations in local biomass and productivity discussed above. In contrast, at the scale of the metacommunity, the temporal variability of the regional biomass and productivity decreases drastically for high dispersal rates probably caused by out-of-phase local dynamics (figure 5.2d). Hence the temporal dynamics of single communities is less stable above the transition point but is more stable when considered collectively at the scale of the entire metacommunity. On the other hand, below the transition point, the biomass and the productivity at both local and regional scales have low variability. This effect is explained by migration not being large enough to induce serious disturbances to the local populations and also by the strong mutualism characterizing these communities which may confer increased stability as has been suggested elsewhere (van der Heijden 1998; Pачepsky et al. 2002). Therefore, by the use of different mechanisms, the two regimes at low and high dispersal rates stabilize the dynamics of the metacommunity, and only when it crosses the transition does the metacommunity become unstable.

5.8 Conclusion

The spatially explicit metacommunity model we have presented displays simple reproduction and dispersal mechanisms centered at the level of individuals and based on interspecific interactions covering a broad spectrum: competition, exploitation and mutualism. The goal was to evaluate how dispersal rates affect the biodiversity and functional properties of the species assemblages. We have evaluated the spatial patterns of similarity, the local and regional diversity, the local distribution of abundances, the local and regional biomass, productivity and dynamical stability, and the structure of the interaction web linking species together. We have found these

properties to undergo a sharp phase transition with changes in the rate of species dispersal.

The dispersal process employed in this model permits species with low reproductive probability to disperse locally to nearby communities and is motivated by the fact that for many non-sessile organisms dispersal is a means to improve their intrinsic condition. Species in real ecosystems certainly adopt more complex and more varied processes of dispersal, which might moreover operate on different temporal and spatial scales. Therefore, the drastic transition that we observe in the metacommunity under changes in the dispersal rates, may not occur in such a sharp manner in real communities. Nevertheless, we predict dispersal to greatly alter species coexistence and in turn to have a direct effect of the organization of communities as well as their biodiversity and functional properties.

Given a pool of sufficiently varied interactions, assembly by random draws from the pool under limited dispersal and limited carrying capacity will favor the emergence of locally distinct and stable mutualistic communities of a few, strongly interacting species. With increased migration between neighboring communities, the metacommunity becomes regionally similar in its species content but also more diverse. Removing the dispersal limitation allows for the emergence of more complex communities (Holt and Hoopes 2005). Vulnerable species can now find refuges and competitors and exploiters can thrive by taking advantage of inferior competitors and weaker species. The species assemblage at high dispersal rates therefore includes a more diverse range of interspecific interactions. On the other hand, mutualism still forms a major component of the interaction web, implying that mutualism plays an underappreciated role in the maintenance and organization of diverse communities and may constitute a building block upon which complex communities can develop (Bertness and Callaway 1994; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Brooker et al. 2008).

Community structure and function cannot be properly understood without reference to the spatial dimension. Species dispersal is likely to contribute significantly to the geographic differences observed between community assemblages, even in the absence of landscape heterogeneity. Given the evolutionary potential of certain species on small timescales (Thompson 1998), species can adapt their interspecific interactions depending on the local species composition, and produce a *Geographic mosaic of coevolution*, as put forward by Thompson and others (Nuismer et al. 1999; Thompson 2005). The results presented here therefore highlight the potential role of dispersal in creating self-organized spatial patterns of different interaction webs at the landscape level and deepens our understanding of the relative influence of facilitation in the spatial organization of communities.

5.9 Acknowledgments

We thank D. L. DeAngelis, A. Gonzalez and anonymous reviewers for helpful comments on the manuscript. Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and le Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies. We are thankful to the Réseau Québécois de Calcul de Haute Performance (RQCHP) for providing computational resources and especially to F. Guertin for designing a parallel computational version of the code. Work at Florida State University was supported in part by U.S. National Science Foundation Grant No. DMR-0802288.

5.10 Appendices

Appendix 5A: Construction of the matrix of interactions

Here we describe the algorithm we use to generate pseudorandom matrix elements J_{ij} for values of L that are too large for the full $2^L \times 2^L$ matrix \mathbf{J} to fit into

computer memory. This method was first reported by Rikvold and Sevim (2007) and is an improved version of the one introduced by Hall et al. (2002) that reduces the correlations between matrix elements involving closely related genotypes. Our discussion closely follows the one given by Rikvold and Sevim (2007).

Let $\mathbf{S}(i)$ be the bit string corresponding to the species decimal label i (its ‘genome’). This string has length L , so there are 2^L different strings, one for each species of the RSP. To generate the matrix element J_{ij} , one first generates a new string of the same length for each pair of interacting species $\mathbf{S}(i,j)=\mathbf{S}(i)\text{XOR}\mathbf{S}(j)$, where XOR is the logical *exclusive or* operator. From this bit string is generated the corresponding new decimal index $K(\mathbf{S}(i,j))$. Next one creates two one-dimensional arrays, X of length 2^L and Y of length 3×2^L , both constituted of random numbers uniformly distributed between -1 and 1. (For simplicity let the starting index for the arrays be zero.) Since $\mathbf{S}(i,j)$ is symmetric in i and j , asymmetric pseudorandom matrix elements are generated as:

$$J_{ij} = [X(K(\mathbf{S}(i,j))) + Y(K(\mathbf{S}(i,j)) + 2(j+1))] / 2. \quad (5.A1)$$

This algorithm gives rise to the triangular distribution of interactions shown in figure 5.3b.

Appendix 5B: Reproduction probability

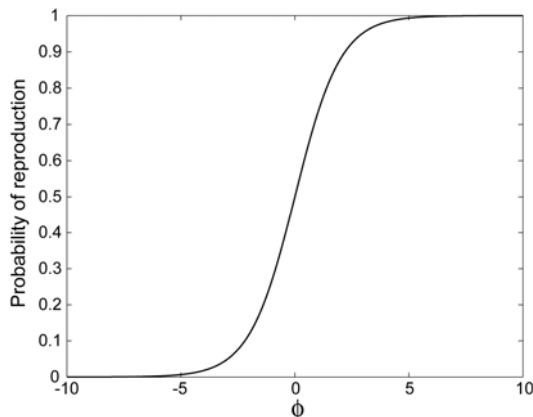


Figure 5.B1: Reproduction probability of a species in the community (x,y) at time t , shown as a function of $\Phi(x, y, t)$ (see equations. 5.2 and 5.3).

Appendix 5C: Coefficient of variation at the local and regional scale

We follow the Lehman and Tilman (2000) procedure to compute the coefficient of variation at the scale of single communities (local) and at the scale of the entire metacommunity (regional). Because of the significant size of the metacommunity (4096 communities) and the large number of species present at any given time, we did not record the temporal abundance of each species on each community of the metacommunity. However the total biomass (the sum of the abundance of each present species) and productivity of each community were recorded. Let $B_i(t)$ be the biomass (or the productivity) of the community i at time t and let \bar{B}_i and $\text{var}[B_i]$ be its mean and variance over a period of time of 32,768 generations respectively.

The average local CV is simply the CV of each community averaged over all $N = 4096$ communities:

$$\text{CV} = \frac{1}{N} \sum_i \frac{\sqrt{\text{var}[B_i]}}{\bar{B}_i} \quad (5.C1)$$

We compute the regional CV by first considering the total average biomass of the metacommunity: $\sum_i \bar{B}_i$. The variance of this sum of biomasses is given by the sum of the variances of individual communities and the sum of the covariances between all pairs of communities. Hence the regional CV is given by:

$$CV = \frac{\sqrt{\sum_i \text{var}[B_i] + \sum_{i \neq j} \text{cov}[B_i, B_j]}}{\sum_i \bar{B}_i} \quad (5.C2)$$

Appendix 5D: Measure of similarity between communities

Index of similarity between pairs of communities

We employ a generalization of the Jaccard similarity index introduced by Chao et al. (2005) that differentiates rare and common species. The similarity index between two communities A and B containing S_A and S_B species, respectively, and sharing S_{AB} mutual species is given by:

$$I_{AB} = \frac{R_A R_B}{R_A + R_B - R_A R_B} \quad (5.D1)$$

where R_A is the sum of the relative abundances of the shared species (numbered as 1, 2, ..., S_{AB}) in community A :

$$R_A = \sum_{i=1}^{S_{AB}} \frac{n_{Ai}}{N_A} \quad (5.D2)$$

and n_{Ai} is the abundance of the i shared species in community A and N_A is the total abundance (shared and unshared species, numbered as 1, 2, ..., S_{AB} , ..., S_A) of community A :

$$N_A = \sum_{i=1}^{S_A} n_{Ai} \quad (5.D3)$$

and with equivalent definitions for R_B , N_B and n_{Bi} by exchanging the label A for B .

Spatial map of similarity

We measure how similar on average a community on a site is to its eight next-nearest neighbor communities. As a first step, we compute the pairwise similarity index I_{Aj} the community A has with each of its eight neighbor communities ($j=1,2,\dots,8$) and we take the average of those eight indices $\langle I_A \rangle$. We repeat this procedure for every site of the landscape to produce the map of similarity. Figure 5.D1 gives an example of this procedure. This method permits identifying regions of the landscape inhabited by highly similar communities. Note the use of periodic boundary conditions in the landscape of figures 5.D1 *c* and *d*.

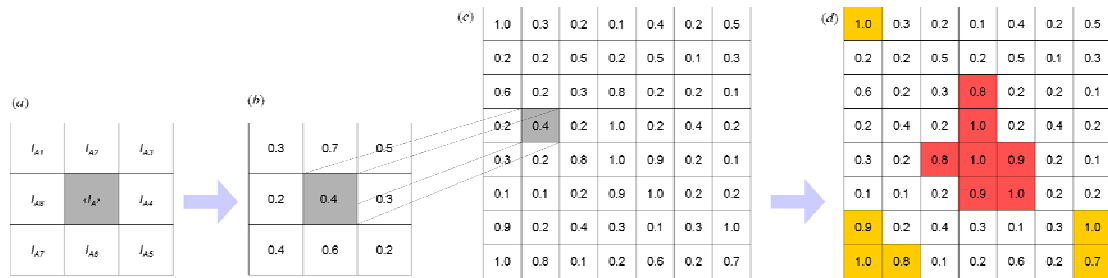


Figure 5.D1: Illustration of the procedure to find the spatial map of similarity and the clusters of high similarity. (a) The local similarity for a given site A is found by averaging the similarity indices obtained individually with its eight next-nearest neighbors. (b) Example of (a) using numbers. (c) Repeating the procedure depicted in (a) for every site of a hypothetical landscape gives the map of similarity for this entire landscape. (d) Identification of clusters by merging all next-nearest neighbor sites of similarity higher or equal to the threshold $T = 0.7$ (colors only serve to differentiate the two clusters).

Identifying the clusters of similarity

We identify clusters of similar communities by choosing a threshold T such that next-nearest neighboring sites with local similarity higher or equal to T are part of the same cluster (figures 5.D1d and 5.D2a). The cluster identification is carried out using the Hoshen-Kopelman algorithm (1976). In our analysis we have set this threshold T to 0.7.

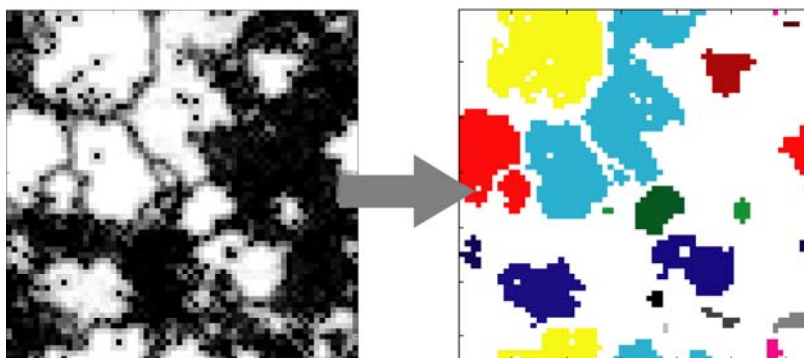


Figure 5.D2: Example of cluster identification at $p_d = 0.22$ and time $t=40960$. The clusters (right) in the spatial map of similarity (left) are identified by merging all next-nearest neighbor sites of similarity higher or equal to the threshold $T = 0.7$ (colors only serve to differentiate the clusters).

Verifying cluster homogeneity

In large clusters, it is possible that communities far apart from each other would be dissimilar. We verify the accuracy of the cluster identification method by computing the pairwise similarity index between all communities belonging to the same cluster. Figure 5.D3b gives the average distribution of similarity index between communities inside each cluster found at the transition point $p_d^* = 0.22$ and confirms the accuracy of the method since almost all pairwise indices are higher than or equal to the chosen threshold T .

Investigating between-cluster similarity

We investigate the degree of similarity between the different clusters emerging at the transition point. To do so in an efficient way, we first chose at random one site in each of the emerged clusters of the landscape. Then we computed the pairwise

similarity index between every community on the chosen sites. Because the cluster identification method accurately assembles similar communities, the randomly chosen community is considered a truthful representation of the other communities belonging to the same cluster. Figure 5.D3b gives the average distribution of similarity index between communities from different clusters and shows that clusters are highly dissimilar from each other.

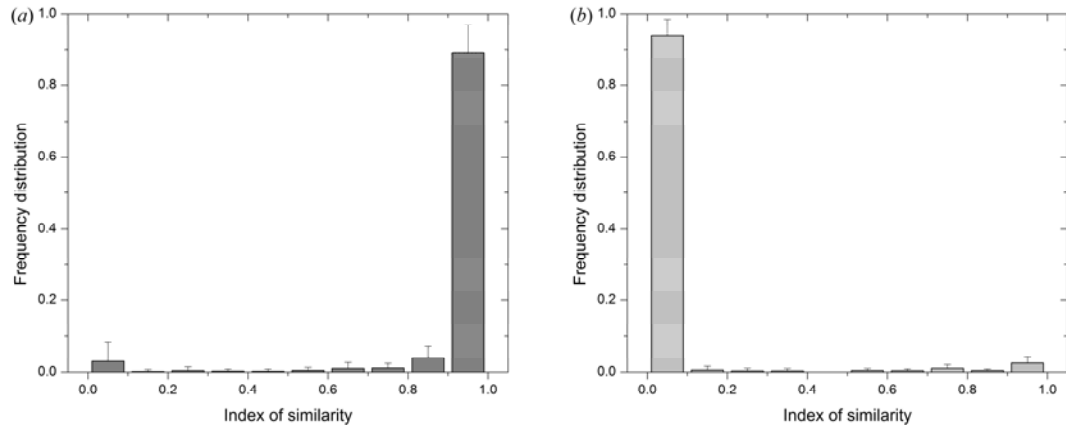


Figure 5.D3: Frequency distributions of the pairwise similarity index (a) between each pair of communities inside one cluster (averaged over all clusters) and (b) between communities from different clusters. The distributions are computed on the clusters at time $t=40960$ generations and averaged over five simulation runs.

Appendix 5E: Species abundance distribution

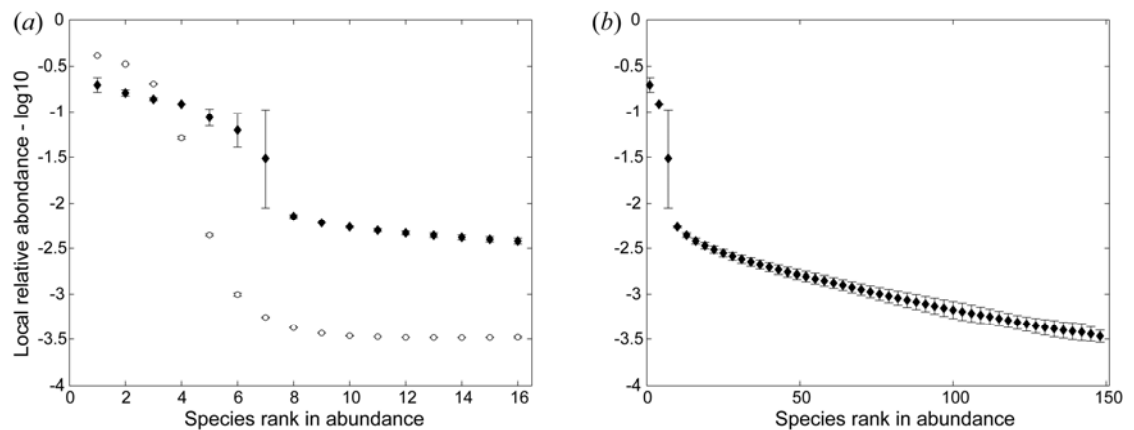


Figure 5.E1: Species abundance distribution, (SAD), are represented as the log of the species relative abundance as a function of species rank (a) at $p_d=0.0$ (open circles) and at $p_d = 0.8$ (black diamonds). The distribution at $p_d = 0.8$ is shortened (representing only the 16 most abundant species) to allow direct comparison with the distribution at $p_d=0.0$. (b) The distribution at $p_d=0.8$ covering the entire range of present species (only points for species of odd rank have been represented to improve clarity). The distributions have been averaged over all 4096 communities of the landscape, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536 generations) and over three simulation runs.

Appendix 5F: Distributions of the reproduction probabilities

We compare in figure 5.F1 the cumulative distributions of the probability of reproduction amongst the individuals in communities with $N_0 = 200$ (stripes), $N_0 = 2000$ (grey) and $N_0 = 3800$ (black) at $p_d = 0$. We notice that for $N_0 = 200$, individuals have, on average, a lower reproduction probability than for $N_0 = 2000$ due to the harsher constraint imposed by the low carrying capacity. As a result, the lowest reproduction probability bin containing a non-trivial amount of individuals is located well below 0.22, and so will the phase transition. On the other hand, with $N_0 = 3800$, the constraint imposed by the carrying capacity is alleviated and individuals have on average a reproduction probability moderately higher than for $N_0 = 2000$. The position of the phase transition will therefore be located slightly above $p_d = 0.22$.

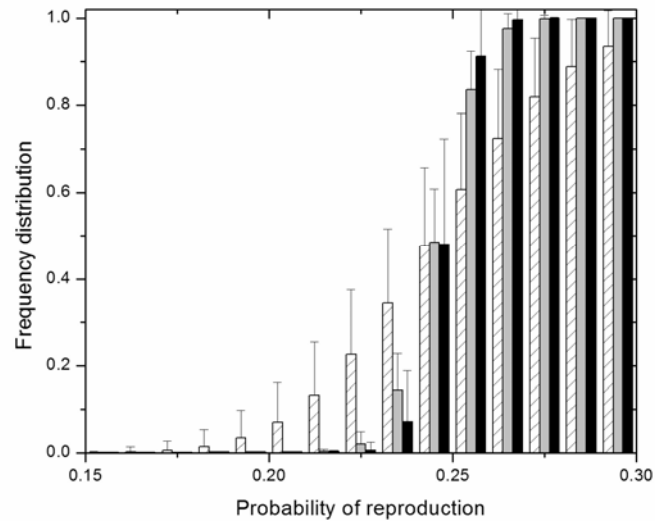


Figure 5.F1: Cumulative distributions of the reproduction probabilities of the individuals in a community at $p_d = 0$ for three different values of the carrying capacity: $N_0 = 200$ (stripes), $N_0 = 2000$ (grey) and $N_0 = 3800$ (black).

6 FACILITATION AND COMMUNITY STRUCTURE IN A MULTI-SPECIES METACOMMUNITY MODEL ALONG AN ENVIRONMENTAL GRADIENT

6.1 Avant-propos

Dans ce chapitre⁷ nous explorons la dynamique spatio-temporelle de la métacommunauté multi-espèces sur un territoire hétérogène dont la capacité limite augmente le long d'un gradient. Les propriétés structurelles et fonctionnelles des communautés locales évoluent donc à la fois selon le niveau de dispersion des espèces ainsi que selon leur position sur le gradient. Cette étude nous permet d'explorer la contribution relative de la dispersion et des conditions abiotiques locales sur les propriétés de la métacommunauté et constitue donc le prolongement de l'étude présentée au chapitre précédent. Nos résultats démontrent que l'effet de la capacité limite sur la diversité locale et la structure des communautés est similaire à celui de la dispersion des espèces, mais opère plus graduellement et de façon moins significative. Pour une capacité limite faible, tout comme pour un niveau de dispersion limité, les communautés sont peu diverses et dominées par des espèces fortement mutualistes. D'autre part, une augmentation de la capacité limite ou du niveau de dispersion favorisent la coexistence des espèces et permettent l'émergence de communautés plus diverses caractérisées par un réseau comprenant une plus grande variété d'interactions interspécifiques. Nos résultats soutiennent aussi que le mutualisme occupe un rôle central dans l'organisation et le maintien des communautés écologiques riches et complexes.

⁷ Filotas E., Grant M., Parrott L. & Rikvold P. A. (2009) Facilitation and community structure in a multi-species metacommunity model along an environmental gradient. Sera soumis prochainement à *Journal of theoretical biology*.

6.2 Contributions personnelles

Le manuscrit présenté dans ce chapitre a été réalisé avec la collaboration de Martin Grant, Lael Parrott et Per Arne Rikvold. J'ai programmé le modèle informatique de la métacommunauté hétérogène, exécuté les simulations et l'analyse des résultats. J'ai aussi rédigé le manuscrit dans son entièreté. Les co-auteurs ont agi à titre de superviseurs en m'apportant idées et recommandations tout au long du travail de recherche et en améliorant le manuscrit par leurs conseils et leurs corrections.

6.3 Abstract

Positive interactions are widely recognized as playing a major role in the organization of community structure and diversity. As such, recent theoretical and empirical works have revealed the significant contribution of positive interactions in shaping species' geographical distributions, particularly in harsh abiotic conditions. In this report, we explore the joint influence of local dispersal and environmental conditions on the spatial distribution, structure and function of communities containing facilitative interactions. While most previous theoretical efforts were limited to modelling the dynamics of single pairs of associated species being mutualist or competitor, here we employ a spatially explicit multi-species metacommunity model covering a rich range of interspecific interactions (facilitation, competition and exploitation) along an environmental gradient. We find that mutualistic interactions dominate in communities with low diversity characterized by limited species dispersal and poor habitat quality. On the other hand, the fraction of mutualistic interactions decreases at the expense of exploitation and competition with the increase in diversity caused by higher dispersal and/or habitat quality. Our multi-species model exemplifies the ubiquitous presence of mutualistic interactions and the role of mutualistic species as facilitators for the further establishment of species

during ecosystem assembly. We therefore argue that mutualism is an essential component driving the origination of complex and diverse communities.

6.4 Introduction

Positive interactions are ubiquitous in ecosystems and are now widely recognized as playing a major role in the organization of community structure and diversity (Bertness and Callaway 1994; Hacker and Gaines 1997; Stachowicz 2001; Bruno et al. 2003; Brooker et al. 2008; Okuyama and Holland 2008; Bastolla et al. 2009). Recent theoretical and empirical works have revealed the significant contribution of positive interactions in shaping species' geographical distribution, particularly in harsh abiotic conditions, because of their ability to extend the realized niche of their partner(s) (Pugnaire et al. 1996; Callaway et al. 2002; Travis et al. 2005; Maestre and Cortina 2004; Travis et al. 2006; Kéfi et al. 2008). Indeed, positive interactions, which are either beneficial for the two species involved (mutualism) or beneficial for one while creating no harm to the other (commensalism), make the local environment more favorable for the associated species by generating, directly or indirectly, nutritional, dispersal or reproduction services or by creating refuges from competitors, predators or physical pressures (Stachowicz 2001).

Simple two-species models have been used to investigate the environmental factors under which positive interactions should be expected to dominate (Wilson and Nisbet 1997; Travis et al. 2005; Yamamura et al. 2004; Travis et al. 2006). Studies have also explored the relationship between the mechanisms by which mutualistic species provide benefits and the resulting spatial distributions of the interacting species. For example, it has been shown that, even along a smooth gradient of environmental stress, species composition can change abruptly whereby mutualists and competitors dominate different zones of the landscape that differ in extent and location depending on whether mutualism improves chances of survival or reproduction (Travis et al. 2006).

While these prior theoretical efforts have greatly improved our understanding of the correlation between environmental conditions, interspecific interactions and species' spatial distribution, most of the models were limited to representing the dynamics of single pairs of associated species being either mutualists or competitors. However, species rarely coexist in isolated pairs. Natural communities usually form a complex web of many interacting species which are linked to each other through a wide range of possible interactions (Wootton 1994; Polis and Strong 1996). Moreover, mutualism is not restricted to pairwise interactions between two species since communities may contain rich guilds of mutualistic species (Stanton 2003) containing both specialist and generalist associates (Bascompte et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Bastolla et al. 2009). As a result, the contribution of positive interactions in determining the spatial distribution of species is likely to be non-intuitive in multi-species assemblages.

In this report, we extend previous two-species models to investigate the relationship between environmental conditions and the spatial distribution of multi-species communities containing facilitative interactions. We employ a spatially explicit multi-species metacommunity model which covers a rich range of interspecific interactions (facilitation, competition and exploitation) along an environmental gradient. In recent years, metacommunity theory has received increased recognition as an innovative framework to study community structure and function at local and regional scales (Wilson 1992; Forbes and Chase 2002; Mouquet and Loreau 2002; Cottenie et al. 2003; Loreau et al. 2003; Leibold et al. 2004; Venail et al. 2008). Patterns of species richness, species relative abundances and productivity can be seen as emerging properties of metacommunity dynamics where local communities are coupled via the dispersal of organisms. As such, the spatially explicit metacommunity model we use enables us to explore not only the spatial distribution of communities of species but also their diversity and function. The principal objective of this article is to assess the joint influence of local dispersal and heterogeneous environmental conditions on the metacommunity properties. The

effect of local dispersal on this metacommunity was previously studied using a landscape with homogeneous environmental conditions (Filotas et al. submitted and chapter 5). Our investigation here is twofold. First, following closely our prior analysis we review the general effect of local dispersal on the heterogeneous metacommunity by reporting on the average local and regional diversity, the average local productivity and the average structure of the local interaction webs. Second, we explore in detail the change of the community properties along the environmental gradient at specific values of the dispersal rate. More precisely we evaluate: i) the local diversity and local species abundance, ii) the local productivity, biomass and dynamical stability and iii) the structure of the local interaction webs.

6.5 The Method

6.5.1 Model description

The metacommunity model employed is a spatial generalization of an individual-based community model conceived by Rikvold et al. (Rikvold and Zia 2003; Rikvold 2007) and inspired by the Tangled-Nature model (Christensen and al. 2002), both of which are non-spatial models of biological coevolution. The metacommunity is spatially explicit, forming a two-dimensional square lattice composed of $D \times D$ communities of species with periodic boundary conditions. The model includes a regional species pool (RSP) of 2^L potential species. Species are represented by a bit string of length L , by analogy with a genotype, and are numbered from 1 to 2^L (Eigen 1971; Eigen et al. 1988).

$$\mathbf{S}^i = (S_1^i, S_2^i, S_3^i, \dots, S_L^i) \text{ where } S_v^i = \pm 1 \text{ and } i = 1, 2, \dots, 2^L. \quad (6.1)$$

Individuals of the same species are represented by the same vector of bits (i.e. there is no distinction between phenotype and genotype). The individuals interact

locally with other species of their community through a random interaction matrix J , the elements of which will be described later. They reproduce asexually, and their offspring may undergo mutation with a small but fixed probability. Each community is open to the spontaneous arrival of newly introduced species via evolution and to migration from and to neighboring communities. Not all potential species from the RSP coexist locally. The dynamics has the effect of sampling the RSP at a specific low rate to find stable configurations of species which depend strongly on how those species interact together. In a previous report, we investigated the influence of local dispersal, in a homogeneous landscape, on the dynamics of this multi-species metacommunity model (Filotas et al. submitted). We found the realized communities and their interaction webs to spontaneously self-organize through local level dispersal dynamics and to vary in structural and functional properties with changes in dispersal rate. Here we extend this model by introducing an abiotic environmental gradient.

The heterogeneous landscape

Environmental gradients may be associated with abiotic factors, such as disturbance (e.g. wave action or wind), water and nutrient availability, salinity, heavy metal concentration, etc. or biotic factors, such as the presence of competitors, pathogens, predators, etc. (Wilson and Keddy 1988; Damgaard 2003). In theoretical studies, environmental gradients are typically modelled by their direct effect on biotic parameters such as reproduction or growth rate (Travis et al. 2005; Travis et al. 2006), mortality or extinction rate (Travis et al. 2006; Holt and Keitt 2000), or strength of inter-specific interaction (Damgaard 2003). Environmental gradients can also be modelled by their effect on landscape structure such as habitat availability (Holt and Keitt 2000; Roy et al. 2008). In the present investigation, we employ a gradient in carrying capacity. Though we are aware that the concept of carrying capacity can be somewhat vague and mostly theoretical (MacNab 1985; Dhondt 1988; Seidl and Tisdell 1999; del Monte-Luna et al. 2004; Schluter and Weir 2007), we make use of this concept since it permits a simple generalization of the many abiotic factors known to restrict population growth. As previously proposed (Bever and Flather 1999), the carrying capacity in our model is a non-energetic constraint

and can be seen as a limit to the available space in a given habitat of the metacommunity (e.g. breeding sites). The carrying capacity is modelled as having an indirect effect on the species reproduction probability (see below). Each cell (x,y) of the landscape corresponds to a habitat of a given carrying capacity $N_0(x,y)$. The carrying capacity changes from one habitat to the next according to a vertical sinusoidal gradient spanning the interval $[N_0^{\min}, N_0^{\max}]$ (see figure 6.A1 in appendix 6A). The sinusoidal gradient enables the carrying capacity to be varied in a smoother manner than a linear gradient over a landscape with periodic boundaries.

Species interactions

Species in the RSP are connected by a fixed interaction matrix \mathbf{J} of dimension $2^L \times 2^L$. The elements J_{ij} of the interaction matrix represent the effect of species j on species i . It is thus a measure of the biological interaction between the two species which is not restricted to direct trophic interactions and hence does not express an energetic link. If both elements J_{ij} and J_{ji} are negative, the two species are in competition. If they are both positive, the species are mutualistic partners. Finally, if they have opposite signs, one species gains benefit at the expense of the other species (as in parasitism or predation). We will call the latter interaction “exploitation”. Intra-species interactions have been set to zero, $J_{ii} = 0$, to emphasize the dynamics resulting from interspecific interactions. The off-diagonal elements are fully connected, uncorrelated and their distribution is triangular, centered on 0 and randomly distributed between -1 and 1 (figure 6.6b; also see appendix 5A in chapter 5 for a complete description of the matrix construction). For large values of L , the full matrix \mathbf{J} cannot fit into standard computer memory and we must adopt an algorithm able to generate the matrix entries in a deterministic, chaotic and numerically efficient way. The triangular aspect of the distribution, chosen to account for the predominance of weak interactions in real webs (Paine 1992), is also a result of this procedure.

The model dynamics

The population dynamics is modeled at the level of individuals to incorporate stochasticity in the demographic processes of reproduction and dispersal in non-overlapping generations. It follows three steps: reproduction, mutation and dispersal.

Reproduction is an intra-community process. The reproduction probability is a time and space varying function which measures how favorable the current community is for each local species. A species can have a low reproduction probability in some communities but a high one somewhere else in the landscape, depending on the local configuration of species with which it interacts, their relative abundance and the local carrying capacity. In a given community, the probability of reproduction is identical for all individuals of the same species. At the beginning of a generation, each individual from each community is given the possibility to reproduce. The probability for an individual of species i , located in community (x,y) in generation t , to give birth is

$$p_{off_i}(x, y, t) = \frac{1}{1 + \exp[-\Phi_i(x, y, t)]} \in [0, 1] . \quad (6.2)$$

p_{off_i} has a simple functional form chosen to ensure a gradual variation between 0 (no reproduction) and 1 (definite reproduction) (see figure 5.B1, chapter 5, appendix 5B).

The function $\Phi_i(x, y, t)$ measures the impact of the local community at (x,y) on species i at time t , and is given by:

$$\Phi_i(x, y, t) = \frac{1}{N(x, y, t)} \sum_j J_{ij} n_j(x, y, t) - \frac{N(x, y, t)}{N_0(x, y)} \quad (6.3)$$

where $n_j(x, y, t)$ is the abundance of species j , $N(x, y, t) = \sum_i n_i(x, y, t)$ is the total biomass (or total abundance) and $N_0(x, y)$ is the carrying capacity of the community

at (x,y) . The sum over j in the first term represents the effects on species i by the other species, j , through the elements of the interaction matrix, J_{ij} . One must see the system as one in which energetic resources are abundant, although not explicitly represented in equation 6.3. For example, even if there is no direct food supply in this system, it is possible for a single-species population to survive. The local total biomass $N(x,y,t)$ is limited by the abiotic constraint N_0 which expresses a non-energetic limitation such as the availability of space. While for simplicity we assume that the carrying capacity reduces the reproduction probability of each species of a given community in the same manner, some species might be less affected than others depending on the nature and strength of their interspecific interactions. For large positive $\Phi_i(x,y,t)$ the local conditions at (x,y) are favorable to species i , and its individuals almost certainly reproduce. For large negative $\Phi_i(x,y,t)$ the local conditions are harsh, and chances of reproduction for individuals of species i are low. Note that even species benefiting from positive interactions can have a low reproduction probability if the population size exceeds the carrying capacity $N_0(x,y)$. The model mimics non-overlapping generations through asexual reproduction. Individuals who reproduce are replaced by F offspring and individuals who do not are removed from their community (they die). The model does not assume mass-balance and the total biomass, at the local and regional scales, is allowed to fluctuate stochastically through the individual-based dynamics. Nevertheless, the total biomass does not grow unbounded since it is constrained by the carrying capacity $N_0(x,y)$.

Offspring produced during reproduction may undergo mutation, whereby each bit of their “genome” can switch from -1 to 1 or inversely with a small probability p_{mut} . In this process the offspring “genome” may become distinct from the one inherited by its parent. If this is the case, the mutant either enters the community in the form of a new species or adds to the abundance of another existing species. In both instances, the offspring acquires a new set of interspecific interactions. Because there are no correlations between changes in a species’ “genome” and the resulting

changes in its interspecies interactions, mutation is not interpreted as part of a biological evolutionary process but mimics the spontaneous introduction of a new individual in a community assembly process. It differs, however, from immigration (see below) in that the possible mutants in a particular community are limited to genotypic neighbors of the locally existing species.

Dispersal is an inter-community process. We motivate the process of dispersal in this model by the fact that for many non-sessile organisms dispersal is a means to improve their intrinsic condition based on factors such as local population size, resource competition, habitat quality, habitat size, etc. (Bowler and Benton 2005). In our model, individuals with low reproductive probability are allowed to escape from their community in the “hope” of finding a more suitable one. Motivated by the metapopulation model of Ruxton and Rohani (1999), we set up a tolerance threshold called p_d (Filotas et al. 2008), which we simply refer to as the rate of dispersal. At each generation of the model following the reproduction and mutation processes, the reproduction probability of each species (equation 6.2) is updated. An individual whose reproduction probability is less than or equal to this threshold, $p_{off_i} \leq p_d$, moves randomly to one of its neighboring communities. We choose a square neighborhood containing the individual’s initial community and the 8 immediately adjacent communities (also called the next-nearest neighbors or the Moore neighborhood (Hogeweg 1988)). Therefore, there is a 1/9 probability that an individual stays in its original habitat even for $p_{off_i} \leq p_d$. While it is possible that the displacement brings the individual to a more favorable environment, there is no guarantee that this happens. p_d is fixed and of equal value for all species. Nonetheless, each species experiences the dispersal process differently since its reproduction probability is distinct and varies with space and time. This mode of community-driven dispersal was previously studied for a two-species predator-prey model (Filotas et al. 2008) and a multispecies model (Filotas et al. submitted) and shown to produce spatial pattern formation dependent on p_d , even in the absence of environmental inhomogeneity. Dispersal completes one generation of the model, and the above-mentioned sequence is repeated.

The local dynamics produced by this sequence is intermittent. The system settles into long-lived quasi-stationary communities consisting only of a small subset of the potential species contained in the RSP. Coexistence in this model never consists of a static equilibrium. As a result of new species being introduced into the metacommunity via the assembly process, quasi-stationary communities may get interrupted by rapid periods of reorganization where a new community is sampled from the RSP (Christensen and al. 2002; Rikvold and Zia 2003). Consequently, under the model's dynamics, the abundance $n_i(x, y, t)$ of each species, as well as the diversity and composition of local communities change with time and spatial location. The interactions web linking the species of the realized local communities may therefore have a structure quite different from the interaction matrix \mathbf{J} connecting all potential species together.

6.5.2 Parameter choice and simulation details

In the simulations reported here, we used the following parameters:

$$D = 64, \quad L = 13, \quad N_0(x, y) \in [200, 3800], \quad F = 4, \quad p_{mut} = 0.001/L. \quad (6.4)$$

The choice of parameter values is justified as follows. The size D of the landscape was chosen to be small enough for the model to stay numerically tractable yet sufficiently larger than the dispersal neighborhood to allow for possible spatial correlations in the composition of the communities to occur. Similarly, the value for L was chosen large enough for the RSP to include a rich diversity of potential species but was also limited by computational efficiency. The values of the carrying capacity, between 200 and 3800, assure that the size of the local total population $N(x, y, t)$ is much lower than the number of potential species contained in the RSP (i.e. $2^L = 8192$ species). Moreover, for these values the average carrying capacity over the entire landscape is $\overline{N_0} = 2000$. This allows easy comparison with our previous investigation

of this metacommunity in which we employed a homogeneous landscape of carrying capacity $N_0 = 2000$. The fecundity F was determined by a stability analysis of the fixed points of the non-spatial model in the limit where the mutation probability is zero (Rikvold and Zia 2003). Note that in this limit, when the system is composed of a single species, the non-spatial model becomes equivalent to a logistic growth model, and hence a variety of dynamical behaviors are possible. We require that perturbations of the population size away from this single-species fixed point should decrease monotonically and not in an oscillatory or chaotic fashion. This ensures that any non-trivial behavior of the model necessarily results from the interactions among the species. This restriction translates to the condition $2 < F < \sim 4.5$, from which we chose $F = 4$. Finally, the chosen value for the probability of mutation, p_{mut} , is sufficiently small so as to be inferior to the error threshold (Eigen 1971; Eigen et al. 1988). This choice guarantees that the generated population of individuals at each site is constrained to a few species and does not consist of a broad configuration spanning the RSP in a random diffused manner (di Collobiano et al. 2003).

We initially assign a population of 100 individuals to one species chosen at random for each site of the landscape. However, the model's dynamics is independent of the initial conditions as long as the initial populations are substantially less than the size of the RSP (Rikvold and Zia 2003). The interaction matrix is created randomly at the beginning of the simulation and stays fixed thereafter. We do not focus here on the dynamics of the metacommunity over evolutionary time scales. Monte Carlo simulations have a duration of 65536 generations and the results are time averaged over 32768 consecutive generations where the system is in a quasi-stationary state. The dynamics of the metacommunity is investigated for values of the dispersal rate p_d between 0 (no dispersal) and 1 (maximum dispersal). Depending on the degree of variability between simulations, 3 or 5 repetitions have been carried out for each value of p_d . Repetitions differ from each other through the interaction matrix and initial conditions.

6.5.3 Measured properties

Throughout the simulations we recorded the temporal evolution of the local (α) and regional (γ) diversity, the total local biomass $N(x, y, t)$ and the local productivity $P(x, y, t)$. We defined the productivity of the community (x, y) at time t as the average per capita production of new biomass:

$$P(x, y, t) = \sum_i p_{off_i}(x, y, t) \frac{n_i(x, y, t)}{N(x, y, t)} \times F \quad (6.5)$$

It can also be understood as the basic reproduction number and hence gives us an indication of the population growth at (x, y) and at time t . If $P(x, y, t) > 1$, on average the local biomass $N(x, y, t)$ increases, otherwise it decreases.

We also measured the dynamical stability of the communities using the coefficients of variation (CV) of the biomass, $N(x, y, t)$, and of the productivity, $P(x, y, t)$ (Lehman and Tilman 2000). We computed the CVs both at the scale of single communities and at the scale of the entire metacommunity (appendix 5C in chapter 5 gives details of the calculation of the coefficients of variation). Moreover, we recorded the abundance of each species in each community of the metacommunity at four distinct times during the simulations, to assess the local species assemblages and the local interaction webs.

6.6 Results

6.6.1 General impact of local dispersal

Local dispersal modifies the diversity, function and interspecific interactions of the local communities through a sharp transition. This abrupt transition occurs for a

species dispersal rate around $p_d^* = 0.22$ and was first reported and thoroughly analyzed in our previous investigation of this metacommunity using a homogeneous landscape with carrying capacity $N_0 = 2000$ (Filotas et al. submitted and chapter 5). Figure 6.1 presents this transition in three important community properties: the local and regional Shannon diversities (figure 6.1a), the average local productivity (figure 6.1b) and the average local fraction of mutualistic, competitive and exploitative pairs of interaction (figure 6.1c) as functions of the dispersal rate. The spatial averages in figure 6.1 are performed over all communities of the landscape regardless of their position on the carrying-capacity gradient.

We found that for low dispersal rates below the transition, communities are almost isolated from each other due to the infrequent exchanges of individuals. As a result, species coexistence is poor locally but rich regionally because most quasi-stable communities on the landscape exhibit distinct assemblages of species (figure 6.1a). With the increase in the dispersal rate, neighbor communities start exchanging species of low local reproduction probability, which improves the chance of survival of those species and hence enhances local diversity. As the dispersal rate reaches the critical threshold the local diversity rises abruptly at the expense of the regional diversity which drops as the metacommunity becomes increasingly uniform in its species content (figure 6.1a). This increased similarity amongst communities can be seen by the Shannon beta diversity, defined as $\beta = \gamma - \alpha$ (Lande 1996, Jost 2006), dropping to near zero above the transition. Hence, the regional (γ) and average local (α) Shannon diversities become equivalent, indicating that the metacommunity operates as one single large community for high dispersal rates.

The occurrence of the transition is linked with the community-based dispersal process employed in this model. The dispersal rule allows individuals with reproduction probability inferior to p_d to migrate to neighbor communities. At the point $p_d^* \approx 0.22$ the number of individuals having a reproduction probability inferior to p_d , and hence allowed to disperse, becomes large enough to induce a

homogenization in the species composition of the communities. Under a dispersal strategy that does not depend on species density, we expect that a crossover between the low and high diversity regimes would also occur, but in a much more gradual fashion (Filotas et al. submitted).

We found that species-poor communities at low spatial interconnectedness self-organized into an interaction web presenting a high fraction of mutualistic interaction pairs (figure 6.1c; the calculation to find the number of interacting pairs will be explained later). On the other hand, species-rich communities at high spatial interconnectedness have an interaction web supporting a wider diversity of interspecific interactions (figure 6.1c). Moreover, species-rich communities above the transition have a higher productivity than species poor-communities (figure 6.1b).

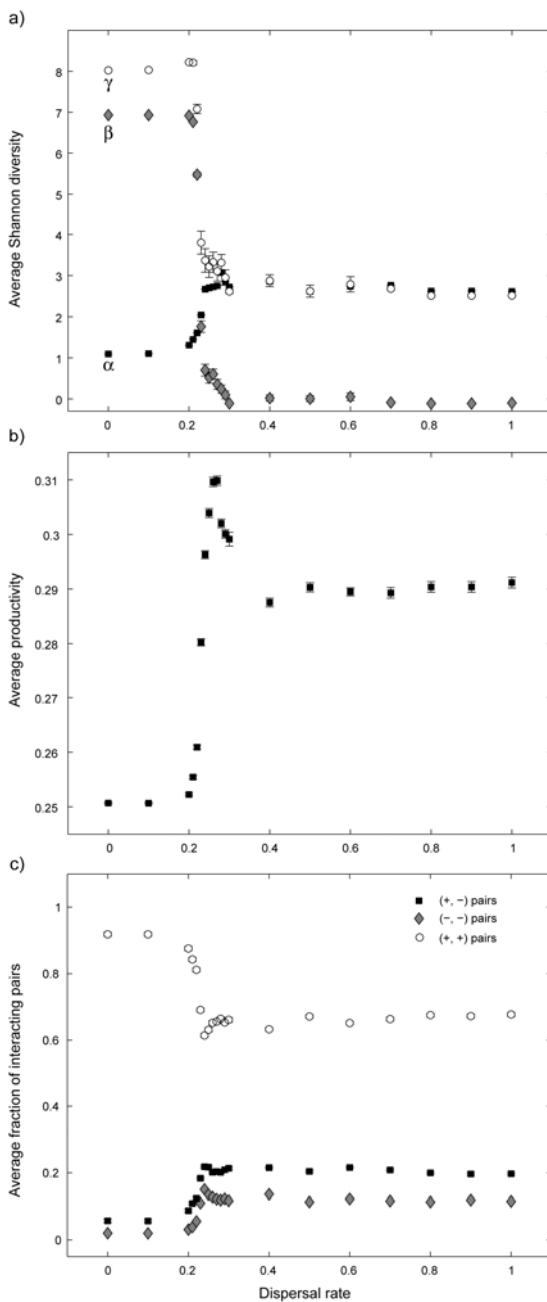


Figure 6.1: Diversity and functional properties as functions of dispersal rate (p_d). a) Average local (α) (black squares), regional (γ) (open circles) and beta (β) (grey diamonds) Shannon diversities. b) Average local productivity. c) Average fraction of interacting pairs of type mutualistic (open circles), exploitative (black squares) and competitive (grey diamonds) for the sub-webs containing species with abundance larger than 8 individuals. Averages are performed over all 4096 communities of the landscape regardless of their carrying capacity. The local diversity and productivity are averaged over a period of time of 32768 generations. The fractions of interacting pairs are averaged over four different moments during one simulation run

($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). All measures are also averaged over 5 simulation runs for points in the p_d interval 0.21-0.29 and over 3 simulation runs for all other points.

6.6.2 Impact of the carrying capacity

The carrying capacity in this model affects the communities in two significant ways: the number of species which can coexist in a given community and their total biomass. As we will show, varying the carrying capacity across the landscape thus has non-trivial effects on the change of diversity, function and structure of the communities with dispersal rates. For simplicity, in the analysis that follows we demonstrate these effects on three typical dispersal rates: $p_d = 0.0$ (below the transition), $p_d = 0.22$ (at the transition) and $p_d = 1.0$ (above the transition). The metacommunity properties as a function of carrying capacities will be presented by averaging over communities of identical carrying capacity. We start by illustrating the spatial distribution along the environmental gradient of the metacommunity properties discussed above. Figure 6.2 gives snapshots at a given moment during a simulation run of the Shannon diversity, productivity and fraction of mutualistic interaction pairs. Throughout this section we will refer to this figure since it displays the spatial aspect of the presented averaged properties.

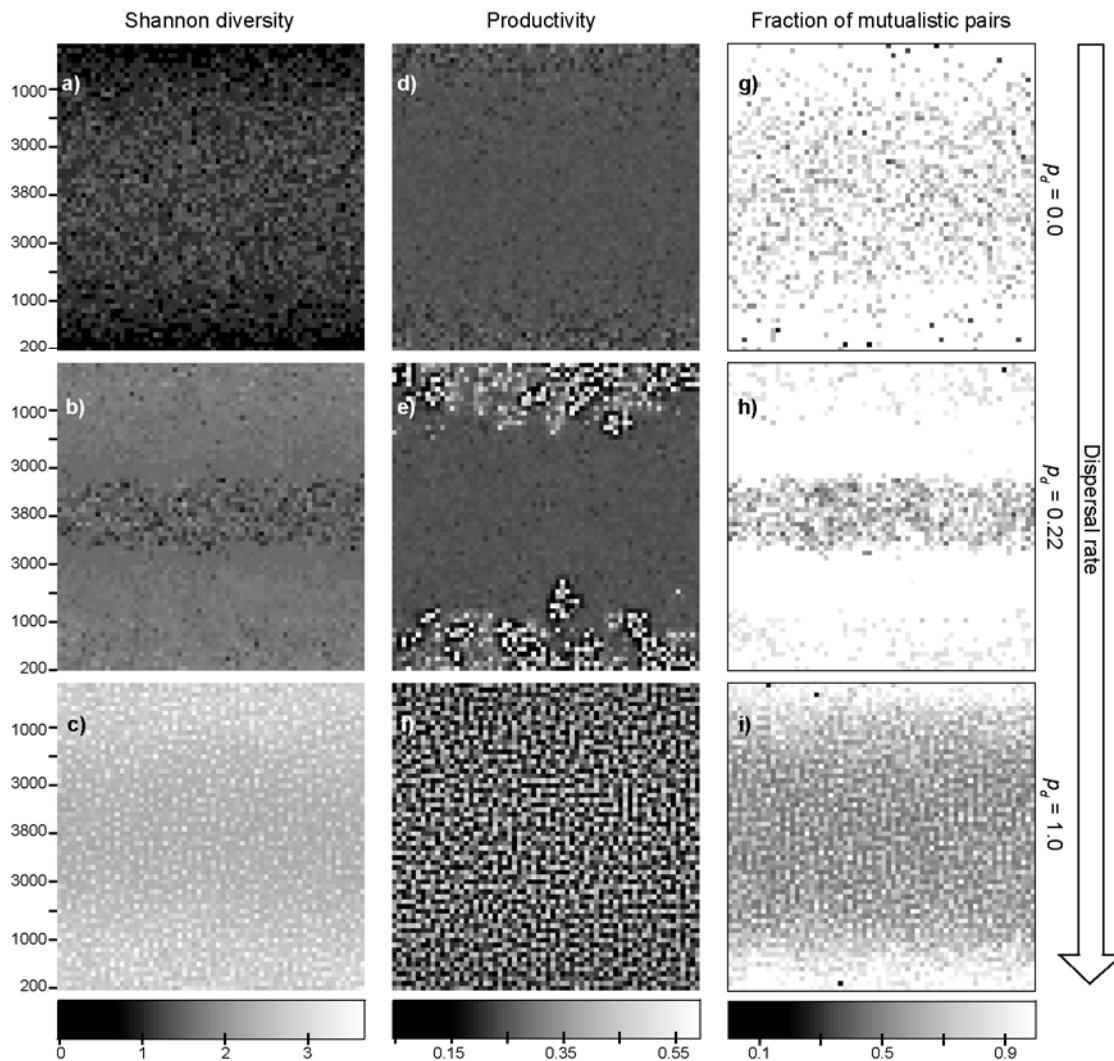


Figure 6.2: Snapshots at one moment during the simulation of the Shannon diversity at a) $p_d = 0.0$, b) $p_d = 0.22$ and c) $p_d = 1.0$. Snapshots of the productivity at d) $p_d = 0.0$, e) $p_d = 0.22$ and f) $p_d = 1.0$. Snapshots of the fraction of mutualistic pairs at g) $p_d = 0.0$, h) $p_d = 0.22$ and i) $p_d = 1.0$.

Diversity patterns along the gradient

Figure 6.3 gives the variation of the local diversity (in species richness, figure 6.3a) and of the Shannon diversity (figure 6.3b) as a function of the carrying capacity (N_0). At $p_d = 0.0$, both curves increase with the augmentation in N_0 (see also figure 6.2a). However, we observe a saturation of the local species diversity for large values of N_0 . We believe this saturation to be caused by the limited number of species which

can be drawn from the RSP to form a stable configuration. At $p_d = 1.0$, species richness and Shannon diversity are much higher everywhere in the landscape than at $p_d = 0.0$, in accordance with figure 6.1a (see also figure 6.2c). However, we observe that contrary to species richness, Shannon diversity decreases with carrying capacity at intermediate and high dispersal rates. This behaviour, as we will explain, can be understood by the change in species abundance distributions with dispersal rates and carrying capacities.

At $p_d = 0.22$, the transition from isolated communities of low diversity to rich and similar communities, does not proceed uniformly on all sites of the landscape. Indeed, we note that at this point while local diversity increases on all communities of the landscape (figure 6.3a), the communities with carrying capacity lower than about $N_0 \cong 1500$, which have lower diversity, are subjected to a higher relative increase in species richness than communities with larger carrying capacity (approximately 70% in the former and 40% in the latter). In a way, for that intermediate value of the dispersal rate, half of the landscape (constituted of communities of low N_0) has entered the species-rich phase while the other half (with communities of high N_0) is still in the species-poor phase (figure 6.2b). Hence, as will be confirmed later by the behaviour of other properties, the transition proceeds in a wave-like manner along the carrying capacity gradient, affecting first the communities of low N_0 and then the richer communities of higher N_0 as p_d continues to increase (see inset of figure 6.3a where the local diversity at $p_d = 0.2, 0.21$ and 0.22 has been represented). This is an important difference from the homogeneous case we have previously examined where the transition was drastic, affecting all communities of the landscape at the same dispersal rate. Hence landscape heterogeneity attenuates the severity of the transition.

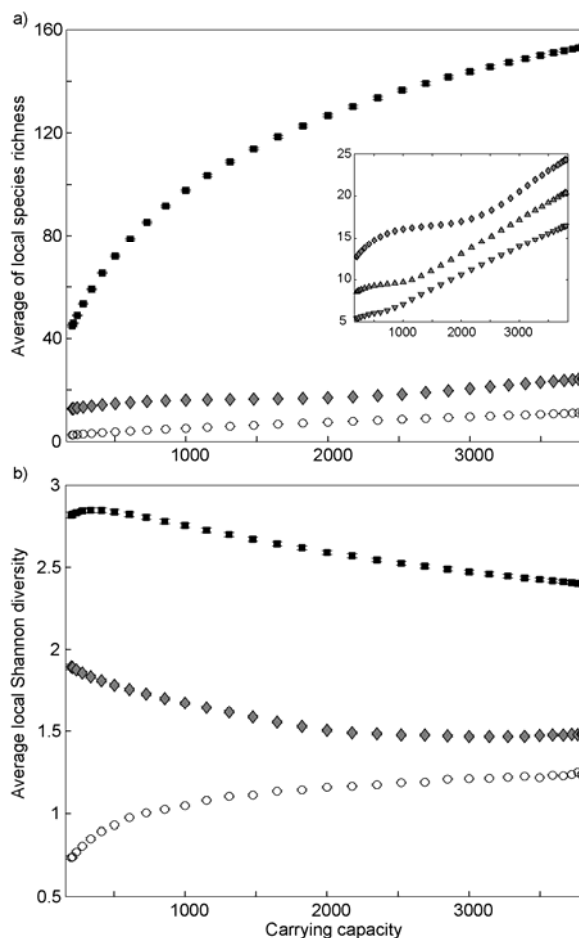


Figure 6.3: a) Average local diversity (in species richness) and b) average local Shannon diversity, as a function of the carrying capacity at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares). Inset of a) represents the average local diversity at $p_d = 0.22$ (grey diamonds) in comparison with $p_d = 0.21$ (upward pointing triangles) and $p_d = 0.2$ (downward pointing triangles). Note how the local diversity increases in a wave-like manner from communities of low carrying capacity to communities of high carrying capacity with the increase in p_d from 0.2 to 0.22. Biodiversity measures are averaged over all communities having the same carrying capacity and over time for a period of 32768 generations. All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and $p_d = 0.21$, and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$, $p_d = 0.2$ and $p_d = 1.0$.

The sampling of the RSP at low dispersal rates, which produces communities with spatially uncoupled dynamics, and at high dispersal rates, which produces communities with coupled dynamics, favors assemblages of species with different

distribution of abundances (figure 6.4). At low dispersal rates, a typical community is formed of a core of 2 ($N_0 = 200$) to 4 ($N_0 = 3800$) highly abundant species constituting most of their community's biomass (figure 6.4a). The rest of the biomass is distributed amongst a large but restricted number of low-abundance species each of which usually does not exceed a population of 8 individuals. These low-abundance species are basically mutants with reproduction probabilities that are not high enough to allow them to successfully invade the assemblage's core. The number of low-abundance species increases slightly with carrying capacity contributing to the diversity augmentation. On the other hand, the distribution of species abundances at high dispersal rates has a different shape and consists of a continuous range between the most common species (with a biomass representing about 20% of the total biomass) and the rarer species (of abundance 1) with species of subsequently decreasing intermediate abundances (figure 6.4b). Hence the biomass of the species' core found at low-dispersal is reduced allowing the communities to accommodate more intermediate and low-abundance species. The number of these additional species increases considerably with carrying capacity. Because the relative abundance of large-population species decreases given the large number of species of lower abundance, the local Shannon diversity (figure 6.3b) therefore decreases slightly along the gradient even if the species richness increases (figure 6.3a).

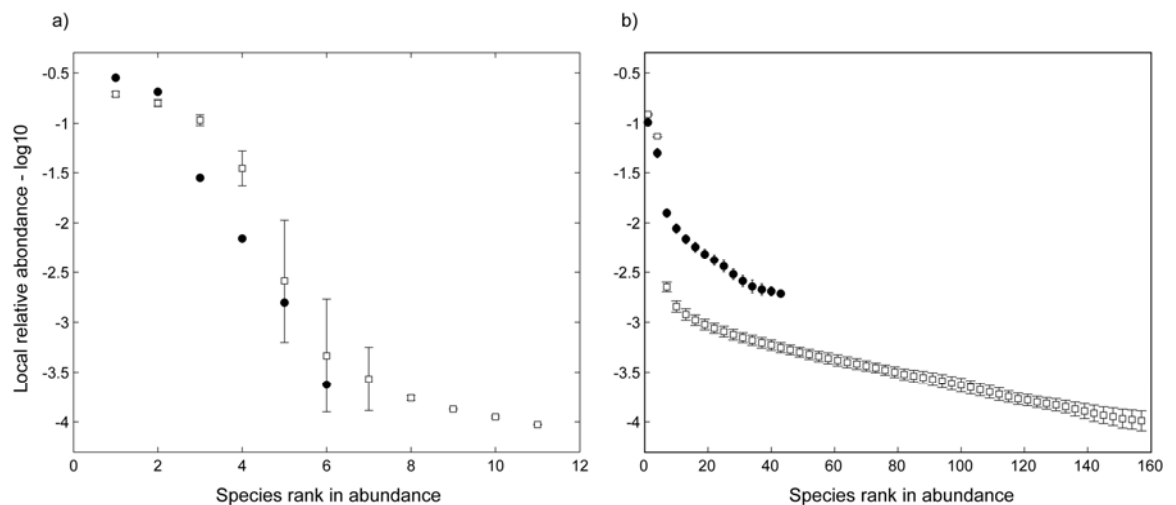


Figure 6.4: Species abundance distribution at: a) $p_d = 0.0$ and b) at $p_d = 1.0$ for $N_0 = 200$

(black) and $N_0 = 3800$ (white). Measures are averaged over all communities having the same carrying capacity, over time for a period of 32768 generations and over 3 simulation runs.

Functional properties

The average local biomass increases linearly with carrying capacity, both below and above the transition point (figure 6.5b). In contrast, the average local productivity decreases with carrying capacity below the transition point and increases with carrying capacity above it (figure 6.5a). One notes that for very low carrying capacities ($N_0 < 500$) the average local productivity is non-monotonic in p_d . Moreover, for a community of a given carrying capacity, the average biomass decreases slightly beyond the transition, while its average productivity increases considerably (figures 6.5 a and b).

To understand this intricate dynamics, first note that in this model the productivity and the biomass have opposite behaviors in communities of large biomass. Indeed, when a community attains a population larger than its carrying capacity (which is possible because of the stochastic nature of the individual-based model), the growth limiting term associated with the carrying capacity in the equation for the reproduction probability (equations 6.2 and 6.3) becomes important compared to the interspecific interaction term. This has the effect of reducing the reproduction probability of every species in the community and as a result of reducing its productivity (equation 6.5) as well.

To explain the behaviors of the productivity and biomass we also rely on their coefficient of variation (CV). CVs are good indicators of the temporal variability produced by the spatial dynamics of the model (Lehman and Tilman 2000). Figure 6.4c gives the CV for the average local biomass (we do not show the CV for the average local productivity since both are comparable (Filotas et al. submitted and chapter 5, figure 5.2c). To illustrate the spatial heterogeneity of the dynamics we also display the spatial distribution of the productivity (figures 6.2d,e,f); again we do not

show the spatial distribution of the biomass since it is very similar to that of the productivity.

At $p_d = 0.0$, communities have isolated dynamics undisturbed by migration events. The average local productivity is close to 1.00 (figure 6.5a), and being equivalent to the basic reproduction number of a community's population, it indicates the stabilization of the local biomass. The local biomass is maintained near a constant value which depends on the carrying capacity of the community (figure 6.5b). This stability in the dynamics is visible in the small CV of the local biomass (figure 6.5c), as well as in the homogeneity of the spatial distribution of the productivity (figure 6.2d). However, we observe that the CV of communities of carrying capacity lower than $N_0 \cong 500$ is slightly higher (figure 6.5c).

At the transition, species with reproduction probability lower than $p_d = 0.22$ have the possibility to disperse. This displacement causes great spatial and temporal variations in the productivity and the biomass of the communities with low carrying capacity (approximately $N_0 < 1500$), for which the proportion of species dispersing is greater than in higher carrying capacity communities. This increased variation can be observed in the snapshot of the spatial distribution of the productivity at $p_d = 0.22$ (figure 6.2e) and also appears in the temporal dynamics as measured by the CV (figure 6.5c). This variance can be explained as follows. Some communities have a low biomass due to recent emigration and as a result their species have, on average, a higher reproduction probability. These communities will therefore increase in biomass through reproduction which will directly reduce the overall reproduction probability of their species. The individuals will hence be forced to disperse away, reducing the community's biomass but increasing its neighbors' biomass. This dynamics, similar to logistic growth, has the effect of generating a spatiotemporal mosaic of communities with low and high biomass and equivalently high and low productivity. On average, in these communities with low N_0 , the productivity becomes higher and the biomass becomes lower than below the transition point. The drop in the average local biomass is caused by the local productivity being high only

in very-low population communities. For communities with $N_0 > 1500$ of high species richness and abundance, the dispersion of individuals is not significant enough to disrupt their dynamics. As a result, these communities act as if they were still isolated and their average productivity stays around 1.00.

At $p_d = 1.0$, the individuals of every species disperse regardless of their reproduction probability. The augmentation of the average local productivity as a function of N_0 (figure 6.5a) seems to follow the increase in local diversity (figure 6.3a) as we will later discuss. The spatiotemporal variation in productivity and biomass observed at $p_d = 0.22$ for low carrying capacity communities is now apparent for communities of all carrying capacities (figure 6.2f and figure 6.5c). Again, because productivity is high only in very-low population communities, the local biomass is lower and the productivity is higher above the transition than below it on almost all communities of the landscape.

We have also computed the CV of the regional biomass as a function of the carrying capacity (figure 6.5c - inset). For a given carrying capacity, the regional biomass corresponds to the total biomass averaged on all communities of the same carrying capacity. It is interesting to observe that while the CV of the local biomass increases with dispersal, the CV of the regional biomass stays small beyond the transition. This indicates that even if single communities have great temporal fluctuations, these fluctuations probably operate asynchronously at the regional scale and cancel out.

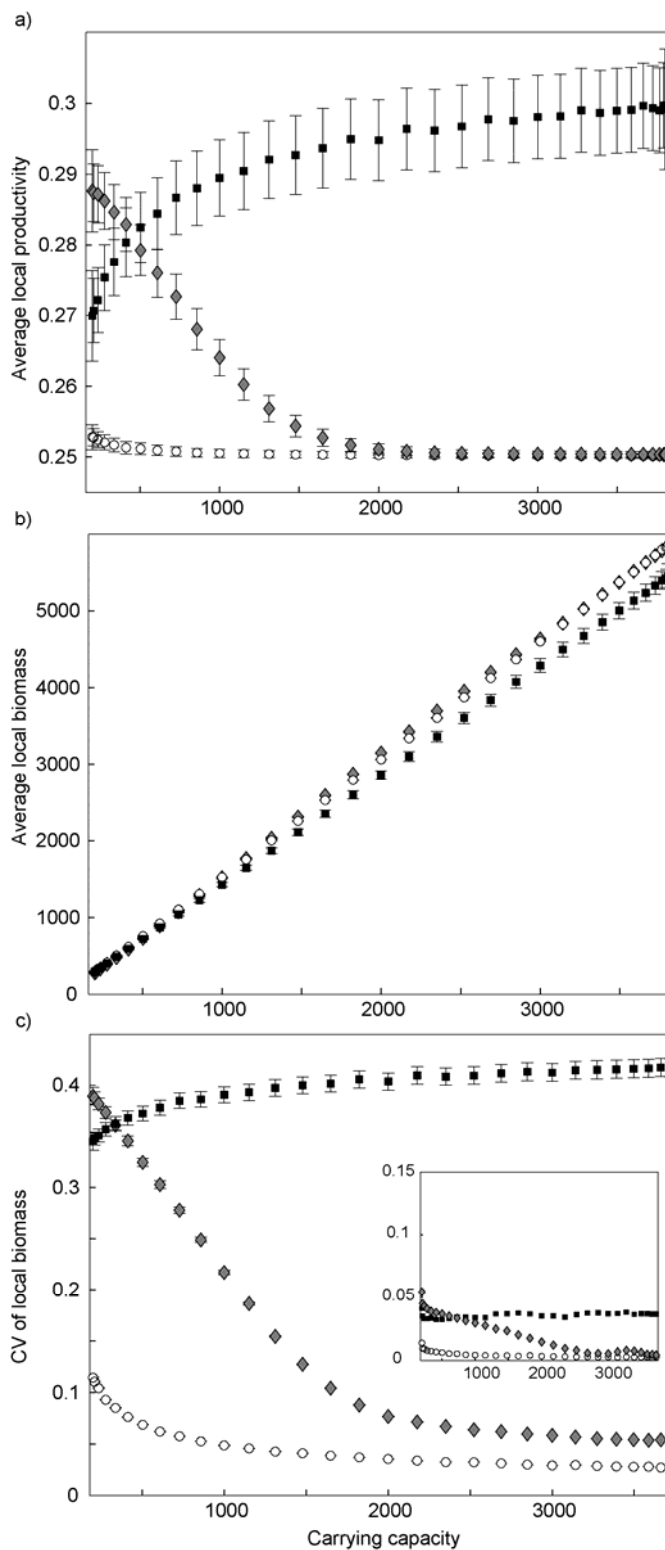


Figure 6.5: Functional properties as a function of the carrying capacity at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares): a) Local productivity, b) local biomass, c) CV of the local biomass and inset of c) CV of the regional biomass. Measures are

averaged over all communities having the same carrying capacity and over time for a period of 32768 generations. All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$.

Community structure

We explore the structure of a community's interaction web by considering the sub-web containing the most abundant species and disregarding the rarer species (with abundances lower than 8 individuals), which are likely to have an insignificant impact on the community structure and dynamics. We investigate the structure of the interaction sub-webs as a function of the local carrying capacity by counting the fraction of interaction pairs of each possible sign combination for each community: (+,+) for mutualistic pairs, (+,-) for exploitative pairs and (-,-) for competitive pairs.

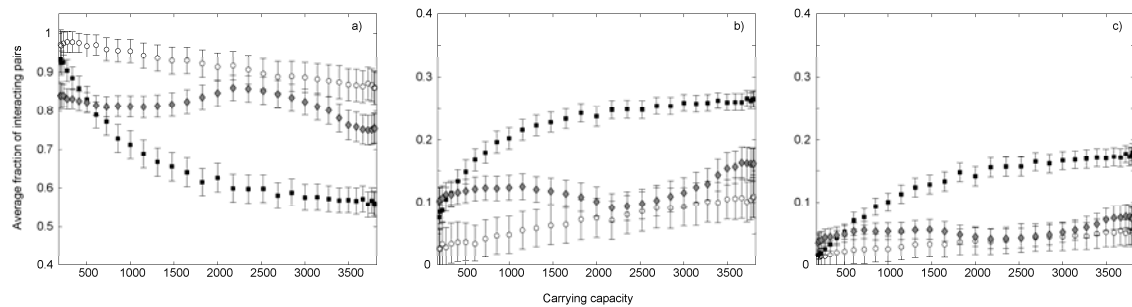


Figure 6.6: Average fraction of interacting pairs of a) type mutualistic, b) exploitative and c) competitive as functions of the carrying capacity, for the sub-webs containing species with abundance larger than 8 individuals at $p_d = 0.0$ (open circles), $p_d = 0.22$ (grey diamonds) and $p_d = 1.0$ (black squares). Note the different scales of the y-axes. The fractions of interacting pairs are averaged over all communities having the same carrying capacity and over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536). All measures are also averaged over 5 simulation runs at $p_d = 0.22$ and over 3 simulation runs at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$.

Figure 6.6 gives these fractions for the three typical dispersal rates ($p_d = 0$, $p_d = 0.22$ and $p_d = 1$). We see that low dispersal rates (open circles) favor the emergence of communities dominated by mutualistic interactions (figure 6.6a), as is

also the case when employing a homogeneous carrying capacity landscape (Filotas et al. submitted and figure 5.3, chapter 5) as well as in the non-spatial version of the model (Christensen et al. 2002; Rikvold and Zia 2003; Rikvold 2007). Nevertheless, we observe a slight decrease in the dominance of mutualism with the increase in carrying capacity (figure 6.6a). We can also see this small reduction in the spatial distribution of the fraction of mutualistic pairs (figure 6.2g).

At $p_d = 0.22$ during the transition (grey diamonds), the average fraction of mutualistic pairs varies in a peculiar fashion along the carrying capacity gradient (figures 6.6a and 6.2h) in a way that seems to follow the changes in local diversity (figures 6.3a-inset and 6.2b). We observe that the fraction of exploitative (figure 6.6b) and competitive pairs (figure 6.6c) follows the inverse trend. The fraction of mutualistic pairs decreases in every community of the landscape following the increase in diversity due to local migration. The decrease is stronger for communities of carrying capacity lower than $N_0 \cong 1500$ which are subjected to a higher relative increase in species richness. However, for communities of carrying capacity ranging from approximately $N_0 \cong 1500$ to 3000, the fraction of mutualistic pairs is only slightly lower than at $p_d = 0.0$ and is higher than everywhere else in the landscape (this is clearly visible from the white bands in figure 6.2h). Communities in this zone are at the boundary between communities with distinct species content ($N_0 > 3000$) and with similar species content ($N_0 < 1500$). We believe that the flux of individuals coming from communities of lower carrying capacity to communities in this zone is not large enough to homogenize the species content of these communities. On the other hand, the few individuals migrating away from distinct communities toward similar communities are likely to find themselves in habitats where the species assemblage is difficult to invade and hence will not survive. As a result, the local diversity in the communities of this zone does not increase much along the gradient (figure 6.3a-inset) and communities conserve their large fraction of mutualistic pairs of interaction. This mechanism does not occur in communities with $N_0 > 2500$ because their large carrying capacity allows them to accommodate a few immigrants without affecting their community structure.

Above the transition at $p_d = 1.0$ (black squares), while mutualism is still the preferred interaction type, its fraction has diminished and is replaced by competition and exploitation (figures 6.6 and 6.2i). The saturation in the decrease of the fraction of mutualistic pairs in communities of large carrying capacity seems to parallel the saturation in local species richness (figure 6.3a). We also note that while increased migration produces a wider variety of interactions, the assemblage of interaction pairs is not random, since if it were, the fractions would be equal to the ones found in the RSP: 0.5 for exploitation, 0.25 for competition and 0.25 for mutualism.

Figure 6.7 gives the distributions of the strengths of the realized interactions in the sub-webs containing all species of abundance higher than 8 in habitats of lowest ($N_0 = 200$) and highest ($N_0 = 3800$) carrying capacity. We observe that interactions are strongly positive when dispersal is limited but their strength decreases with the increase in carrying capacity (figure 6.7a). However, with increased dispersal, the distribution contains an increasing proportion of negative and weak interactions (figure 6.7b). At low carrying capacities the interactions are still markedly strong and positive but at high carrying capacities the bias toward positive interactions decreases and the distribution resembles the distribution of the RSP.

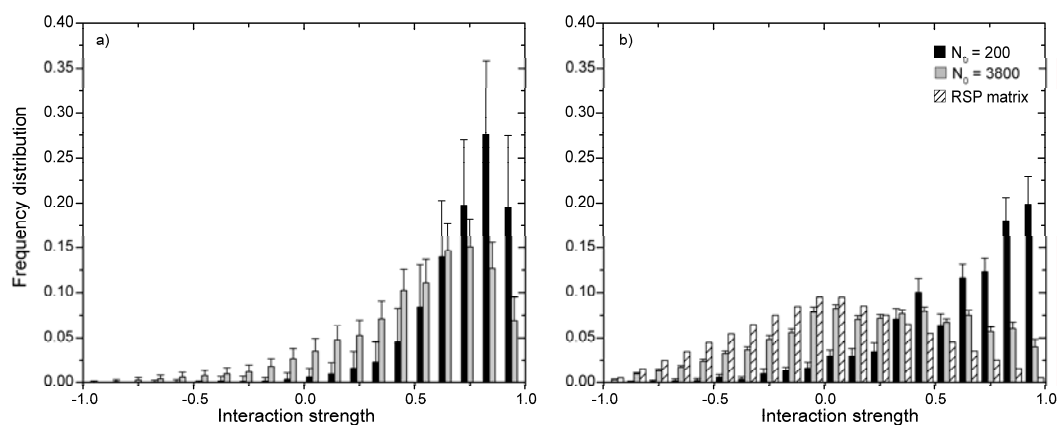


Figure 6.7: Distributions of the interaction strengths at a) $p_d = 0.0$ and b) $p_d = 1.0$ for the communities of carrying capacity $N_0 = 200$ (black) and $N_0 = 3800$ (grey). The distribution of the interaction strengths in the RSP matrix is presented in b) (stripes). The frequency

distributions are averaged over all communities having the same carrying capacity, over four different moments during one simulation run ($t=40960, 49152, 57344$ and 65536) and over 3 simulation runs.

6.7 Discussion

Our results show that local species coexistence increases in the metacommunity as a result of the increase in habitat carrying capacity (figure 6.3) and, in a more drastic manner, as a result of the increase in species dispersal rate (figure 6.1a). This augmentation of the local diversity has considerable consequences for the structure of the species web of interactions: the fraction and strength of positive pairs of interactions diminish with the augmentation of local diversity at the expense of weak competitive and exploitative interaction pairs (figures 6.6 and 6.7). Additional simulations (not shown) suggest that these transformations in community properties are robust under changes of parameter values for D , the landscape size, L , determining the size of the RSP and p_{mut} the mutation probability per gene (given that it keeps a value below the error threshold). The emergence of strong mutualistic webs at low dispersal rate is independent of the triangular form of the RSP distribution of interactions employed in our investigation. Rikvold and Zia (2003) have shown that the same mutualistic webs emerge in the non-spatial version of this model when the elements of the RSP interactions matrix are randomly and uniformly distributed over the interval $[-1,1]$. Moreover, mutualism also dominates in communities formed using an interaction matrix with non-zero intraspecific interactions (Filotas et al. submitted). However, for large dispersal rates the distribution of interactions of the realized webs seems to correspond to the triangular distribution of the RSP.

This dynamics suggests that mutualistic interactions play a determining role in the assemblage of species-rich communities. Mutualist species act as ecological engineers (Crain and Bertness 2006). Without their initial establishment, the habitat cannot support a more complex web comprising competitive or exploitative

interspecific interactions. While the fraction of mutualistic pairs of interactions decreases with the increase in diversity, the number of species participating in mutualistic interactions does not decrease. Figure 6.8 gives a schematic representation of the growth of the species assemblage with the increase in the dispersal rate and carrying capacity for one given local community. Mutualistic species form the core of the assemblage and serve as facilitators for the further establishment of new species. Communities relying on such mutualistic associations abound in nature (Stanton 2003; Thompson 2005) ranging from coral reefs formed by the mutualism between corals and dinoflagellates (Knowlton and Rohwer 2003), to the rich mutualistic networks formed by plant species and their pollinators (Herrera 1988; Elberling and Olesen 1999; Bascompte et al. 2003). The core of mutualistic species can also be exemplified by trees relying on multiple positive interspecific interactions for growth: mycorrhizal fungal for the uptake of nutrients and water, pollinators for reproduction and insects, birds or mammals for seed dispersal (Thompson 2006). In turn, trees create a favourable habitat for numerous other species by providing shade on the forest floor and by altering light and moisture regimes (Bruno et al. 2003). Mutualist foundation species form the basic structure for the development of a more complex community and henceforth influence the dynamics of species at all levels of the trophic web (Hacker and Bertness 1996).

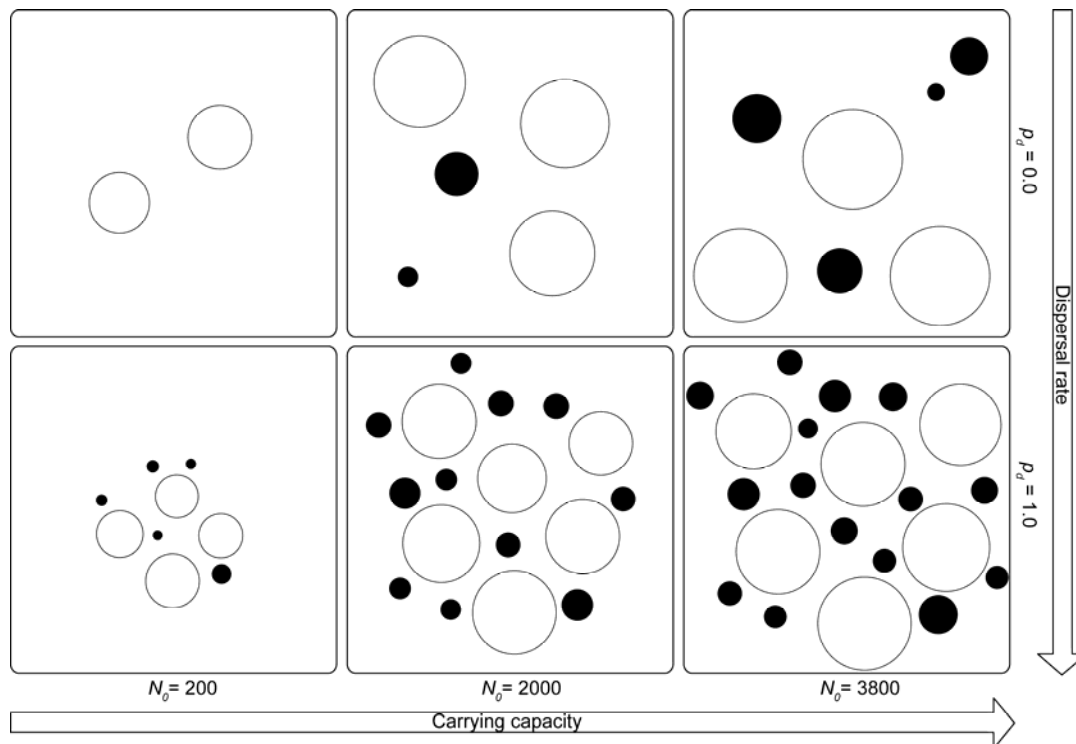


Figure 6.8: Schematic representation of typical local assemblages of species as a function of the carrying capacity and the dispersal rate. Each square box represents one community of the landscape. Each circle represents a species whose abundance (in log 10) is proportional to the circle's radius. Open circles depict the core of species having only mutualistic interactions with each other. Filled circles depict species having at least one negative interaction with one of the species of the core. Note that there is no representation of space at the local community scale in this model; hence the spatial dimension in each box is simply an artifact of the illustration.

The dominance of strong mutualistic species pairs in the habitats with poorest carrying capacity appears to mimic an important feature seen in numerous plant systems characterized by severe environmental conditions, for example in alpine plant communities (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002), salt marsh plants (Bertness and Hacker 1994) or arctic shrub tundra (Shevtsova et al. 1995). This dominance has also been demonstrated in two-species models studying the interplay of positive and negative interactions across a gradient of environmental severity, when mutualism confers a reproductive advantage (Travis et al. 2005; Travis et al. 2006). Mutualist species hence permit competitors and exploiters to extend their spatial range. While the carrying capacity and the severity of a habitat have different

interpretations, both concepts are modeled (here and in the models cited above) so as to reduce the reproduction probability (or rate) of the species and hence it seems reasonable that they engender similar effects at the community level. However, an important difference between these prior studies and ours is that mutualists in our model are never excluded by species with negative interspecific interactions even in domains with favourable environmental conditions. Even if few observations support this prediction (e.g. Barnes and Archer 1996), positive interactions are not necessarily expected to disappear in more clement abiotic conditions. As Brooker and Callaghan (1998) argue, the impact of positive interactions is probably masked in natural systems by the relatively greater impact of competition.

Our results also show that at $p_d = 0.22$ near the transition, mutualist species dominate in communities of intermediate carrying capacity (figures 6.2h and 6.6a), thereby creating a boundary between zones of high and low community similarity which both contain a larger fraction of negative interactions. This pattern is a consequence of the community-dependent dispersal rule employed in this model. During the transition, the flux of dispersing individuals in this zone of the landscape is not large enough to disturb the already existing assemblages of species and hence communities conserve their large fraction of mutualistic pairs of interaction. Even if we do not expect the pattern produced by this specific dispersal rule to be universal, it nevertheless highlights that species dispersal may produce irregular distributions of positive and negative interactions on an environmental gradient. While it has been suggested that the ‘currency’ through which mutualism operates (e.g. by improving fecundity or reducing mortality) may explain the hump-shape distribution of positive interactions along a severity gradient in certain plant communities (Maestre and Cortina 2004; Travis et al. 2006); we propose that in addition to this mechanism, the manner in which species (or their propagules) disperse may also contribute to generating this non-linear pattern.

The increase in average productivity with the dispersal rate (figure 6.1b) and with the increase in the carrying capacity (figures 6.5a and 6.9a), might be linked

with the parallel increase in local diversity (figures 6.1a and 6.3a). Indeed, species-rich communities are composed of a higher fraction of exploited species and inferior competitors which implies that more resources are utilized. The positive impact of diversity on productivity has been predicted by theory (Loreau 2000; Loreau et al. 2001; Mouquet et al. 2002) and observed in natural plant communities (Hector et al. 1999; Tilman et al. 2001). However, the increase in productivity is minor (about 7% between the average local productivities at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$ and 5% at $p_d = 1.0$ between the communities at $N_0 = 200$ and $N_0 = 3800$) compared with the change in local diversity (about 90% between the average local diversities at $p_d = 0.0$ and $p_d = 1.0$ and 55% at $p_d = 1.0$ between the communities at $N_0 = 200$ and $N_0 = 3800$). This implies that although species poor, communities with strong mutualistic interactions at low dispersal rates or in habitats of low carrying capacity, can achieve a high productivity to diversity ratio. This core of productive mutualistic species therefore constitutes the central contribution to the high productivity found in species-rich communities. The potential for positive interspecific interactions to increase the productivity of a community has also been suggested to explain the positive diversity-productivity relationship in bryophyte communities under harsh conditions where species provide access to other species by ameliorating moisture absorption and retention (Mulder et al. 2001; Rixen and Mulder 2005).

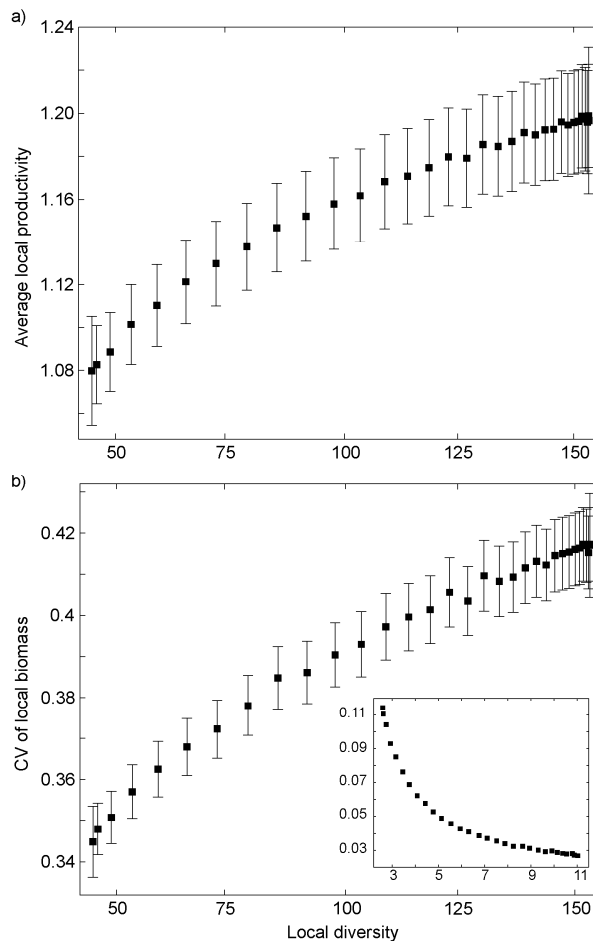


Figure 6.9: Productivity-diversity and stability-diversity relationships. a) Local productivity as a function of the local diversity at $p_d = 1.0$. b) CV of the local biomass as a function of the local diversity at $p_d = 1.0$ and at $p_d = 0.0$ (inset). Local diversity corresponds to the average species richness for communities of a given carrying capacity (same numbers as in figure 6.3a). Measures are averaged over time for a period of 32768 generations and over 3 simulation runs. Error bars on the local diversity are negligible.

The CV of the local biomass and hence the spatiotemporal stability of local communities behaves in non-trivial ways. Below the transition point, the CV of the local biomass decreases with the increase in local diversity along the gradient of carrying capacity (figures 6.5c and 6.9b – inset). This is probably caused by statistical averaging whereby the variability in the temporal dynamics of a community's biomass decreases with the number of species it contains because species' individual contributions cancel out (Doak et al. 1998; Lehman and Tilman 2000). However,

above the transition point at $p_d = 1.0$, the CV of the local biomass is seen to increase drastically compared to its value at $p_d = 0.0$ (figure 6.5c) and to increase with the increase in local diversity along the gradient of carrying capacity (figure 6.9b). This decline in local stability is caused by the dispersal of species inducing important spatiotemporal disturbances to the local populations; which are also visible in the large spatial variability of the productivity (figure 6.2f). Thus large values of the dispersal rate destabilize the dynamics of local communities as well as the dynamics of their species. In contrast, at the scale of the metacommunity the temporal variability of the regional biomass decreases drastically for dispersal rates above the point of transition and for all diversity values. We believe this regional decrease to be caused by the dynamics of local communities being out-of-phase with each other. Therefore by the use of different mechanisms, the two regimes at low and high dispersal rates stabilize the dynamics at the metacommunity level.

6.8 Conclusion

We have presented a spatially explicit multi-species metacommunity model along an environmental gradient in carrying capacity. The model displays reproduction and dispersal mechanisms centered at the level of individuals and based on interspecific interactions covering a broad spectrum: competition, exploitation and mutualism. The model is simple yet general and serves as a mathematical metaphor to evaluate the joint influence of local dispersal and environmental abiotic conditions on the spatial distribution, structure and function of communities containing facilitative interactions. The dispersal process permits species with low reproductive probability to disperse locally to nearby communities and is motivated by the fact that for many non-sessile organisms dispersal is a means to improve their intrinsic condition. Species in real ecosystems certainly adopt more complex and more varied processes of reproduction and dispersal, which might moreover operate on different temporal and spatial scales. Also, the model describes a system in which energetic resources are abundant but are not explicitly represented. As a result, given a pool of

sufficiently varied interactions, assembly by random draws from the pool under limited dispersal and limited carrying capacity, favours the spontaneous emergence of communities of a few strongly interacting mutualistic species which benefit from each other's presence to maintain a stable population. While this can be seen as an unrealistic feature, it creates an advantageous framework to evaluate the conditions under which these mutualistic interactions permit the establishment of additional species and contribute to the development of complex webs of species with various interaction types.

We show that the increase in species dispersal rate and the increase in habitat carrying capacity produce an augmentation of the local species coexistence in the metacommunity and hence permit the creation of species-rich communities. This increase of the local diversity has marked consequences on the structure and function of the local communities. As local webs accumulate new species, the predominance of strongly interacting mutualistic species decreases and benefits the increase of species participating in weak exploitative and competitive interactions. At large dispersal rates, these rich assemblages are less stable, but the mutualistic components at their core confer them a high productivity.

Our model emphasizes that the biodiversity, productivity and structure of multi-species communities relying on facilitative interactions to ameliorate the local conditions can change markedly depending on the level of species dispersal and the severity of those local conditions. In addition, the results from our model are in agreement with previous two-species models (Travis et al. 2005; Travis et al. 2006) predicting the dominance of mutualistic interactions in harsh habitats where species growth is limited. Finally, the multi-species approach we have presented is novel and exemplifies the importance of considering the relative influence of mutualism in a species-rich context beyond the traditional pairwise perspective (Stanton 2003) because of its fundamental role in the assemblage and organization of countless natural communities on Earth.

6.9 Acknowledgments

Funding was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and le Fond Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies. We are thankful to the Réseau Québécois de Calcul de Haute Performance (RQCHP) for providing computational resources and especially to F. Guertin for designing a parallel computational version of the code. Work at Florida State University was supported in part by U.S. National Science Foundation Grant No. DMR-0802288.

6.10 Appendices

Appendix 6A: Sinusoidal carrying capacity

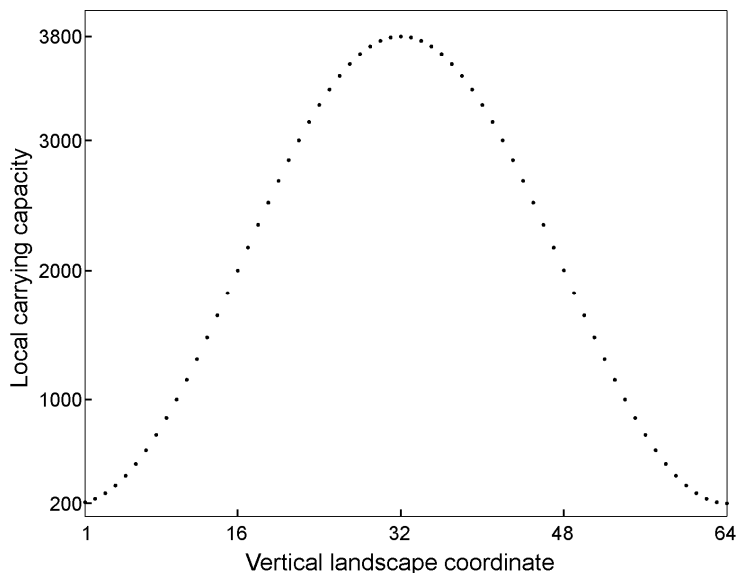


Figure 6.A1: Value of the sinusoidal carrying capacity along the vertical extent of the landscape of size 64x64.

7 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

7.1 Introduction

Cette thèse porte sur le rôle significatif de l'espace dans l'organisation des communautés écologiques. Plus précisément, cette thèse s'interroge sur la relation entre la dispersion spatiale des espèces et la biodiversité, la structure et les fonctions de leur communauté. Ce thème propre à l'écologie des communautés a été abordé par une approche théorique multidisciplinaire s'appuyant sur la théorie des systèmes complexes et de la mécanique statistique. Selon cette approche, les communautés d'espèces sont considérées comme des systèmes complexes dont les propriétés globales émergent des interactions locales entre les organismes qui les composent, et des interactions locales entre ces organismes et leur environnement. Nous avons d'abord développé un modèle de métacommunauté multi-espèces, orienté à l'échelle des individus et répondant à deux critères novateurs : i) la dimension spatiale est explicite et, ii) les interactions interspécifiques sont générales incluant non seulement la compétition et l'exploitation mais aussi le mutualisme. Ce modèle comprend aussi la particularité que les probabilités de reproduction et de dispersion des organismes dépendent des conditions biotiques et abiotiques des communautés locales et varient ainsi en fonction des espèces, du temps et de l'espace. Notamment, la probabilité de reproduction d'un organisme donné dépend des interactions interspécifiques que cet organisme entretient avec les autres espèces de sa communauté locale, de leur abondance relative et de la capacité limite de cette communauté. La probabilité de reproduction peut-être perçue comme une mesure du niveau de satisfaction d'un organisme pour sa communauté locale. La dispersion, quant à elle, est déterminée par un seuil de satisfaction. Elle permet aux individus d'une communauté donnée pour lesquels le niveau de satisfaction de leur espèce est inférieur à un seuil prédéfini de se déplacer localement vers leurs communautés voisines. Par voie de simulations

informatiques de ce modèle, nous avons ensuite évalué l'impact du niveau de dispersion locale des espèces sur un territoire homogène sur diverses propriétés de la métacommunauté : la biodiversité, l'abondance relative des espèces, la productivité, la stabilité et la structure des interactions interspécifiques. Finalement, nous avons examiné l'influence de l'hétérogénéité environnementale sur ces propriétés en utilisant un territoire sur lequel la capacité limite des communautés évolue suivant un gradient.

7.2 Résumé des résultats clés

Cette section résume les résultats principaux des investigations présentées aux chapitres 4, 5 et 6 de la thèse. Au chapitre 4, nous avons étudié l'effet du mode de dispersion choisi sur la dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté. Cette étape était nécessaire dans le but de comprendre comment notre règle de dispersion, dite dépendante de la communauté locale, se distingue de la règle de dispersion classique selon laquelle les individus se déplacent suivant une probabilité fixe indépendante de la densité des espèces. Pour se faire, nous avons simplifié le modèle de métacommunauté multi-espèces à un système prédateur-proie comportant uniquement deux espèces, et avons comparé les deux modes de dispersion dans un environnement homogène. Nous avons démontré que la corrélation spatiale de la distribution de la densité des espèces, mesurée par le facteur de structure, présente d'importantes différences selon le mode de dispersion employée.

Lorsque le mode de dispersion est dépendant de la communauté locale, la corrélation spatiale varie de façon non-linéaire avec l'augmentation du seuil de satisfaction des espèces. La dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté traverse alors trois régimes: désordonné, complexe et organisé (figure 4.2b,f,j). Pour de faibles niveaux de dispersion, les patrons spatiaux de densité de populations sont désordonnés et la corrélation spatiale est faible. Pour de forts niveaux de dispersion, la corrélation spatiale s'étend sur plusieurs échelles de grandeurs et produit des

patrons spatiaux ordonnés formés de domaines distincts dont la dynamique temporelle est asynchrone. Cependant, pour les niveaux intermédiaires de dispersion, la dynamique spatiotemporelle devient complexe. Les patrons de densité sont fractals, la corrélation spatiale est donc indépendante de l'échelle et le facteur de structure suit une loi de puissance dont l'exposant est proche de -2 (figure 4.2i). De plus, la dynamique temporelle des communautés est synchronisée à l'échelle régionale et présente de fortes variations. Ces propriétés du régime complexe sont caractéristiques des phénomènes critiques survenant dans les transitions de phase continues. L'émergence de ce régime complexe est pratiquement inexistante lorsque le mode de dispersion est indépendant de la densité des espèces. Dans ce cas, la corrélation spatiale augmente linéairement avec l'augmentation de la probabilité de dispersion. La dynamique spatiotemporelle passe graduellement du régime désordonné au régime ordonné. L'apparition du régime complexe est donc étroitement liée à la règle de dispersion qui est dépendante de la communauté locale via un seuil de satisfaction des espèces. Pour des valeurs intermédiaires du seuil de satisfaction, cette règle de dispersion rend les populations locales extrêmement sensibles aux déplacements des individus. La migration d'un seul individu peut se propager en chaîne de migration d'une communauté à une autre en affectant leurs conditions locales. Par contre, pour la dispersion indépendante de la densité, le régime complexe ne peut apparaître puisque toutes les populations participent à la dispersion indépendamment de l'impact des conditions locales.

La métacommunauté prédateur-proie, avec un mode de dispersion dépendant de la communauté locale, produit donc une riche diversité de patrons spatiotemporels et comporte un régime critique. Cette dynamique s'apparente à une dynamique basée sur des mécanismes d'activation-inhibition ou de perturbation-récupération. Dans les écosystèmes naturels, on peut s'attendre à ce que les conditions locales, biotiques et abiotiques, aient effectivement un impact considérable sur le comportement des organismes et qu'il en résulte une dynamique spatiotemporelle complexe et hautement sensible aux variations dans le déplacement des organismes.

Au chapitre 5, nous avons investigué la relation entre le niveau de dispersion des espèces et les propriétés structurelles et fonctionnelles de la métacommunauté multi-espèces dans un environnement homogène. Nos résultats démontrent que les propriétés de la métacommunauté ainsi que sa dynamique spatiotemporelle subissent une transition de phase abrupte suivant une augmentation du niveau de dispersion des espèces. La dynamique comporte ainsi deux régimes (figure 5.1). Le premier régime caractérise les niveaux faibles de dispersion. Dans ce cas, le nombre d'individus se déplaçant sur le territoire est insuffisant pour produire une corrélation spatiale soutenue dans la composition des communautés. Chaque communauté est donc formée d'un assemblage distinct et agit comme si elle était isolée de ses communautés voisines. Le second régime caractérise les niveaux élevés de dispersion. Dans ce cas, les communautés voisines échangent un nombre significatif d'individus et leur composition devient similaire. La métacommunauté fonctionne alors comme une seule communauté. La transition entre ces deux régimes, qui apparaît pour une valeur précise p_d^* du niveau de dispersion des espèces, est marquée par la formation spontanée de patrons de corrélation dans le niveau de similarité des communautés locales. En effet au point de transition, des agrégats, formés de plusieurs communautés voisines partageant le même assemblage d'espèces, émergent au sein de la métacommunauté autrement constituée de communautés distinctes. La taille de ces agrégats augmente avec le temps jusqu'à ce qu'un seul assemblage occupe la métacommunauté entière. Ce phénomène de nucléation et le changement abrupt dans la similarité des assemblages locaux de la métacommunauté, sous une faible variation du niveau de dispersion, évoquent une transition de phase de premier ordre.

Dans le premier régime, la diversité locale des communautés est faible mais la diversité régionale de la métacommunauté est considérable (figure 5.2a). L'assemblage des espèces à partir du réservoir régional (RSP) favorise l'émergence de communautés locales stables formées de quelques espèces abondantes entretenant entre-elles des relations fortement mutualistes (figure 5.3a). D'autre part dans le second régime, la diversité régionale diminue considérablement au profit d'une

augmentation de la diversité locale (figure 5.2a). Les communautés locales sont plus productives mais leur stabilité dynamique est réduite due à la migration importante d'individus. Ce régime est aussi caractérisé par des assemblages incluant une plus grande diversité d'interactions interspécifiques. Le réseau d'interactions est toujours dominé par des interactions mutualistes mais on observe une plus grande fraction d'interactions de compétition et d'exploitation (figure 5.3a). Ces résultats suggèrent qu'une augmentation du niveau de dispersion des espèces, et donc du niveau de connectivité entre les communautés locales, permet, par un accroissement de la coexistence des espèces, de former des communautés plus diverses et plus complexes. La dominance du mutualisme indique que dans un environnement défini par une capacité limite restreinte, ces interactions positives jouent un rôle clé dans l'organisation et le maintien de communautés écologiques diverses.

Au chapitre 6, nous avons étudié la métacommunauté multi-espèces sur un territoire hétérogène dont la capacité limite augmente le long d'un gradient dans le but d'explorer la contribution relative de la dispersion et des conditions environnementales sur les propriétés de la métacommunauté. Nous avons déterminé que l'effet de la capacité limite sur la diversité locale et la structure des communautés est similaire à celui de la dispersion des espèces, mais opère plus graduellement et de façon moins significative. Pour une capacité limite faible, tout comme pour un niveau de dispersion limité, les communautés sont peu diverses et sont dominées par des espèces abondantes et fortement mutualistes (figure 6.6). Ce résultat reflète l'observation empirique, aussi soutenue par des modèles simples à deux espèces, que les interactions mutualistes sont prépondérantes dans les habitats marqués par des conditions abiotiques sévères où la croissance des espèces est limitée.

Par ailleurs, une augmentation de la capacité limite ainsi que du niveau de dispersion favorisent la coexistence des espèces et permettent l'émergence de communautés plus diverses (figure 6.3). Ces assemblages sont constitués d'un noyau d'espèces fortement mutualistes, comparable à celui observé lorsque la capacité limite et la dispersion sont réduites, mais dont la biomasse totale est moindre. Ces

espèces mutualistes confèrent aussi une forte productivité à leur assemblage. Autour de ce noyau gravite un large ensemble d'espèces participant à des interactions de compétition et d'exploitation (figure 6.6). Ces résultats appuient l'hypothèse émise précédemment selon laquelle les espèces mutualistes constituent une composante essentielle à la formation de communautés écologiques complexes en facilitant l'intégration de nouvelles espèces dont la présence est possible grâce à une augmentation de la migration et/ou une amélioration de la capacité limite de l'habitat (figure 6.8). Finalement, notre approche exemplifie l'importance de modéliser l'influence du mutualisme dans des communautés multi-espèces au-delà de la perspective traditionnelle considérant simplement des paires d'espèces.

En résumé notre étude démontre que:

- Les communautés écologiques sont extrêmement sensibles aux modes et aux niveaux de dispersion des organismes. Leur dynamique spatiotemporelle, leur biodiversité, leur productivité, leur stabilité et leur structure peuvent subir des changements profonds sous forme de transition significative suivant une faible variation du niveau de dispersion. Ces changements apparaissent aussi par l'émergence de patrons spatiotemporels dans la distribution spatiale des populations qui sont typiques des transitions de phases observées généralement dans les systèmes physiques.
- Une augmentation du niveau de dispersion des organismes permet de coupler les communautés locales entre elles ce qui accroît la coexistence locale et favorise la formation de communautés écologiques plus riches et plus complexes.
- La présence d'espèces mutualistes est fondamentale à l'organisation et au maintien des communautés écologiques. Elles dominent dans les habitats caractérisés par une capacité limite restreinte et servent d'ingénieurs

écologiques en facilitant l'établissement de compétiteurs, prédateurs et opportunistes qui bénéficient de leur présence.

7.3 Perspectives

Le modèle étudié dans cette thèse est basé sur une représentation simple et générale des communautés écologiques et des mécanismes de dispersion, de reproduction et d'interactions. Ce modèle constitue une métaphore mathématique dont l'objectif premier est de développer une meilleure intuition du fonctionnement et de la structure des communautés multi-espèces spatialement distribuées. Cependant, notre modèle fournit une approche conceptuelle intéressante et novatrice pouvant être raffinée afin de correspondre davantage à certains critères de réalisme. Le modèle offre ainsi plusieurs possibilités de recherches futures. Dans la présente section nous abordons quelques suggestions. Nous proposons d'abord des raffinements possibles au modèle présenté. Ensuite, nous discutons de l'utilisation de ce modèle dans le but d'étudier l'effet de la fragmentation du paysage sur la dynamique et l'organisation des communautés multi-espèces.

La dispersion

La règle de dispersion choisie est dépendante du seuil de satisfaction des espèces pour leur communauté locale et correspond ainsi à un mode de dispersion actif. Ce mode est approprié seulement pour les espèces mobiles aillant un certain pouvoir de décision sur leur déplacement. Or, pour de nombreuses espèces (comme certains invertébrés, poissons, insectes et organismes sessiles comme les plantes) la dispersion est un mécanisme passif ou aléatoire, dépendant du vent, des courants marins ou encore de d'autres animaux. Ce mode de dispersion se modélise habituellement par l'utilisation d'une probabilité fixe, indépendante de la densité des espèces et des conditions abiotiques locales (comme le cas traité au chapitre 4 dans le modèle prédateur-proie à deux espèces). Dans une communauté multi-espèces

regroupant une grande diversité d'organismes nous devons nous attendre à ce que les espèces emploient des stratégies de dispersion différentes. Une étude intéressante serait donc de combiner différents modes de dispersion au sein d'un même modèle. Par exemple, il serait envisageable de permettre à une proportion donnée des espèces de se déplacer suivant le mode de dispersion original et au reste des espèces de se déplacer suivant un mode de dispersion indépendant des conditions locales. De même, il serait possible d'inclure un mode de dispersion dépendant uniquement de la biomasse de la communauté, comme cela a été utilisé dans la version spatiale du modèle *Tangled Nature* étudiée par Lawson et Jensen (2006). Puisque la dynamique spatiotemporelle de la métacommunauté est étroitement liée au mode de dispersion employé, comme le révèle l'étude discutée au chapitre 4, il serait intéressant d'investiguer les conséquences d'un scénario impliquant des modes mixtes de dispersion sur les propriétés de la métacommunauté.

Le réalisme du mécanisme de dispersion pourrait aussi être amélioré en définissant différentes tailles du voisinage de dispersion dans le but de représenter les inégalités dans la mobilité et dans la perception de l'échelle spatiale chez les divers organismes des communautés. Il serait concevable qu'une certaine proportion des espèces se déplace sur un voisinage de Moore étendu dont la mesure du rayon est de 2 sites (totalisant 25 habitats plutôt que 9) ou encore de 3 sites (totalisant 49 habitats). La capacité de certains organismes de se déplacer sur de grandes distances permettrait de connecter des communautés éloignées, et de compositions biologiques différentes, qui autrement demeurent isolées pour de faibles valeurs du niveau de dispersion. Ainsi, ce scénario a le potentiel de générer des patrons de biodiversité et de similarité différents de ceux rapportés dans notre étude.

La reproduction

Le mécanisme de reproduction des espèces dans notre modèle est asexué. Or, puisque le modèle est orienté à l'échelle des individus, ce mécanisme peut facilement être complexifié pour décrire une reproduction sexuée. La version originale du modèle *Tangled-Nature* (Christensen et al. 2002) inclus un tel mécanisme de

reproduction sexuée. Ce mécanisme permet aux individus dont les génotypes sont séparés par une faible distance de Hamming de se reproduire entre eux et de former une progéniture par recombinaison de leurs génotypes. Il serait intéressant d'explorer les conséquences d'une reproduction sexuée sur la biodiversité et la structure des communautés spatiales.

Les interactions interspécifiques

Les communautés émergentes dans notre modèle sont formées d'un noyau d'espèces fortement mutualistes. Pour des niveaux élevés de dispersion, nos résultats démontrent que les interactions entre les espèces en périphérie de ce noyau ont une structure dépendante de la distribution triangulaire utilisée pour la matrice globale des interactions. Nos conclusions concernant la structure des communautés sont donc vraisemblables dans la mesure où les interactions faibles sont dominantes au sein des communautés écologiques, comme les études empiriques actuelles semblent le démontrer (Paine 1992). L'influence de la matrice des interactions pourrait être investiguée davantage en adoptant des distributions différentes aillant le potentiel de représenter d'autres structures d'interactions, comme par exemple la structure asymétrique et imbriquée des réseaux mutualistes rapportés récemment (Bascompte et al. 2003; Bascompte et al. 2006; Bastolla et al. 2009).

D'autre part, la définition actuelle de notre modèle n'inclus pas de ressources externes et les interactions entre les espèces ne correspondent pas à des relations énergétiques. Toutefois, il serait possible d'adapter ce schéma pour inclure à la fois des interactions trophiques et non-trophiques. Une option envisageable serait d'introduire une ressource externe et de définir une matrice d'interactions strictement trophiques, similairement au modèle prédateur-proie présenté au chapitre 4. L'effet des interactions non-trophiques, pourrait être représenté en permettant que l'amplitude des paires d'interactions trophiques soit modifiée par la présence d'une tierce espèce. Un schéma analogue de représentation des interactions non-trophiques par modification des interactions trophiques a récemment été suggéré par Goudard et Loreau (2008).

Fragmentation

Une des propriétés fondamentales du modèle développé dans cette thèse est sa représentation explicite de l'espace. Cette caractéristique du modèle le rend particulièrement approprié pour étudier les conséquences d'un paysage hétérogène spatialement structuré sur la persistance et la biodiversité des communautés d'espèces. Par exemple, un problème de grand intérêt en aménagement du territoire et en biologie de la conservation constitue l'impact de la destruction et de la fragmentation du paysage sur la conservation de la biodiversité (Fahrig 2003).

Ce problème pourrait être abordé par l'étude de différents patrons spatiaux de fragmentation du territoire (aléatoire et corrélés) en assignant à certains habitats de la métacommunauté une capacité limite nulle, empêchant ainsi que les organismes puissent s'y établir. L'isolement des communautés conjugué à la dispersion locale des espèces aura un impact certain sur la diversité et la similarité des communautés locales. De plus, les études empiriques démontrent que l'impact de la fragmentation varie selon les espèces en fonction de leur cycle biologique et de leur stratégie de dispersion (Kareiva 1987). Entre autre, les espèces dont la capacité de se mouvoir est limitée sont davantage affectées par la fragmentation. Il serait donc pertinent d'étudier le problème de la fragmentation en connexion avec une définition du voisinage de dispersion incluant diverses échelles spatiales (voir ci-dessus). Un tel scénario pourrait évaluer les conséquences du niveau de destruction des habitats et de la topologie spatiale de la fragmentation (comme l'isolement des habitats et la taille des agglomérats formés d'habitats viables spatialement connectés) sur les autres propriétés des communautés multi-espèces telles la structure des interactions entre les espèces et la stabilité.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrams P.A. & Ginzburg L.R. (2000). The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 337-341.
- Allen C.R. & Holling C.S. (2002). Cross-scale structure and scale breaks in ecosystems and other complex systems. *Ecosystems*, 5, 315-318.
- Alonso D., Bartumeus F. & Catalan J. (2002). Mutual interference between predators can give rise to Turing spatial patterns. *Ecology*, 83, 28-34.
- Amarasekare P. (1998). Interactions between local dynamics and dispersal: Insights from single species models. *Theoretical Population Biology*, 53, 44-59.
- Amarasekare P. (2004). The role of density-dependent dispersal in source-sink dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 226, 159-168.
- Amarasekare P., Hoopes M.F., Mouquet N. & Holyoak M. (2004). Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. *American Naturalist*, 164, 310-326.
- Andow D.A., Levin S., Kareiva P. & Obuko A. (1990). Spread of invading organisms. *Landscape Ecology*, 4, 177-188.
- Andrewartha H.G. & Birch L.C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Bak P., Paczuski M. & Shubik M. (1997). Price variations in a stock market with many agents. *Physica A -Statistical Mechanics and Its Applications*, 246, 430-453.
- Bak P. & Sneppen K. (1993). Punctuated equilibrium and criticality in a simple mode of evolution. *Physical Review Letters*, 71, 4083-4086.
- Bak P., Tang C. & Wiesenfeld K. (1987). Self-organized criticality - an explanation of 1/f noise. *Physical Review Letters*, 59, 381-384.
- Barnes P.W. & Archer S. (1996). Influence of an overstorey tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: Implications for patch dynamics. *Oecologia*, 105, 493-500.
- Bascompte J., Jordano P., Melian C.J. & Olesen J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 9383-9387.

- Bascompte J., Jordano P. & Olesen J.M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431-433.
- Bascompte J. & Solé R.V. (1994). Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 256-264.
- Bascompte J. & Solé R.V. (1995). Rethinking complexity - Modeling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 361-366.
- Bascompte J. & Solé R.V. (1996). Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, 65, 465-473.
- Bascompte J. & Solé R.V. (1998). Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 173-174.
- Bascompte J., Solé R.V. & Martinez N. (1997). Population cycles and spatial patterns in snowshoe hares: an individual-oriented simulation. *Journal of Theoretical Biology*, 187, 213-222.
- Bastolla U., Fortuna M.A., Pascual-Garcia A., Ferrera A., Luque B. & Bascompte J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018-U91.
- Bertness M.D. & Callaway R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193.
- Bertness M.D. & Grosholz E. (1985). Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia-Demissa* - the costs and benefits of an aggregated distribution. *Oecologia*, 67, 192-204.
- Bertness M.D. & Hacker S.D. (1994). Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, 144, 363-372.
- Bevens M. & Flather C.H. (1999). The distribution and abundance of populations limited at multiple spatial scales. *Journal of Animal Ecology*, 68, 976-987.
- Biktashev V.N., Brindley J., Holden A.V. & Tsyganov M.A. (2004). Pursuit-evasion predator-prey waves in two spatial dimensions. *Chaos*, 14, 988-994.
- Bilton D.T., Freeland J.R. & Okamura B. (2001). Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 159-181.
- Bjornstad O.N., Ims R.A. & Lambin X. (1999). Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 427-432.

- Blasius B., Huppert A. & Stone L. (1999). Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature*, 399, 354-359.
- Boltzmann L. (1898). *Vorlesungen über Gastheorie*. Leipzig. English translation, Brush. S.G. (1964) University of California Press, Berkeley.
- Bonabeau, E. (2002). Agent-based modeling: Methods and techniques for simulating human systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 7280-7287.
- Bowler D.E. & Benton T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80, 205-225.
- Bradbury R.H., Reichelt R.E. & Green D.G. (1984). Fractals in ecology: methods and interpretation. *Marine Ecology - Progress Series*, 14, 295-296.
- Brooker R.W. & Callaghan T.V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81, 196-207.
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielborger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schifffers K., Seifan M., Touzard B. & Michalet R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18-34.
- Brose U., Ostling A., Harrison K. & Martinez N.D. (2004). Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature*, 428, 167-171.
- Brown J.H., Gupta V.K., Li B.L., Milne B.T., Restrepo C. & West G.B. (2002). The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 357, 619-626.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. & Bertness M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119-125.
- Cadotte M.W. (2006). Dispersal and species diversity: A meta-analysis. *American Naturalist*, 167, 913-924.
- Callaway R.M., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F.I., Newingham B., Aschehoug E.T., Armas C., Kikodze D. & Cook B.J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

- Carpenter S.R. & Brock W.A. (2006). Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters*, 9, 308-315.
- Case T.J., Holt R.D., McPeck M.A. & Keitt T.H. (2005). The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108, 28-46.
- Casper B.B. & Jackson R.B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 545-570.
- Chaikin P.M. & Lubenski T.C. (1995). *Principles of condensed matter physics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chao A., Chazdon R.L., Colwell R.K. & Shen T.J. (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 148-159.
- Choler P., Michalet R. & Callaway R.M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295-3308.
- Christensen K., di Collobiano S.A., Hall M. & Jensen H.J. (2002). Tangled nature: A model of evolutionary ecology. *Journal of Theoretical Biology*, 216, 73-84.
- Chu D., Strand R. & Fjelland R. (2003). Theories of complexity - Common denominator of complex systems. *Complexity*, 8, 19 - 29.
- Clar S., Drossel B. & Schwabl F. (1996). Forest fires and other examples of self-organized criticality. *Journal of Physics-Condensed Matter*, 8, 6803-6824.
- Cohen J.E. & Newman C.M. (1991). Community area and food-chain length - theoretical predictions. *American Naturalist*, 138, 1542-1554.
- Costantino R.F., Desharnais R.A., Cushing J.M. & Dennis B. (1997). Chaotic dynamics in an insect population. *Science*, 275, 389-391.
- Cottenie K., Michels E., Nuytten N. & De Meester L. (2003). Zooplankton metacommunity structure: Regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology*, 84, 991-1000.
- Couzin I.D., Krause J., Franks N.R. & Levin S.A. (2005). Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433, 513-516.
- Crain C.M. & Bertness M.D. (2006). Ecosystem engineering across environmental gradients: Implications for conservation and management. *Bioscience*, 56, 211-218.
- Crawley M.J. & Harral J.E. (2001). Scale dependence in plant biodiversity. *Science*,

291, 864-868.

- Cross M.C. & Hohenberg P.C. (1993). Pattern-formation outside of equilibrium. *Reviews of Modern Physics*, 65, 851-1112.
- Damgaard C. (2003). Modeling plant competition along an environmental gradient. *Ecological Modelling*, 170, 45-53.
- Deadman P., Brown R.D. & Gimblett H.R. (1993). Modeling rural residential settlement patterns with cellular automata. *Journal of Environmental Management*, 37, 147-160.
- DeAngelis D.L. & Mooij W.M. (2005). Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 147-168.
- del Monte-Luna P., Brook B.W., Zetina-Rejón M.J. & Cruz-Escalona V.H. (2004). The carrying capacity of ecosystems. *Global ecology and biogeography*, 13, 485-495.
- Demetrius L. (1983). Statistical mechanics and population biology. *Journal of Statistical Physics*, 30, 709-753.
- Dewar R.C. & Porte A. (2008). Statistical mechanics unifies different ecological patterns. *Journal of Theoretical Biology*, 251, 389-403.
- Dhondt A.A. (1988). Carrying-capacity - a confusing concept. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis*, 9, 337-346.
- di Collobiano S.A., Christensen K. & Jensen H.J. (2003). The tangled nature model as an evolving quasi-species model. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 36, 883-891.
- Doak D.F., Bigger D., Harding E.K., Marvier M.A., O'Malley R.E. & Thomson D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 151, 264-276.
- Doebeli M. & Knowlton N. (1998). The evolution of interspecific mutualisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 8676-8680.
- Doebeli M. & Ruxton G.D. (1998). Stabilization through spatial pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 1325-1332.
- Dunne J.A., Williams R.J. & Martinez N.D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National*

Academy of Sciences of the United States of America, 99, 12917-12922.

- Durrett R. & Levin S. (1994). The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46, 363-394.
- Durrett R. & Levin S. (1998). Spatial aspects of interspecific competition. *Theoretical Population Biology*, 53, 30-43.
- Eigen M. (1971). Selforganization of matter and evolution of biological macromolecules. *Naturwissenschaften*, 58, 465-&.
- Eigen M., McCaskill J. & Schuster P. (1988). Molecular quasi-species. *Journal of Physical Chemistry*, 92, 6881-6891.
- Elberling H. & Olesen J.M. (1999). The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography*, 22, 314-323.
- Eldredge N. & Gould S.J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in paleobiology* (ed. Schops TJM). Freeman, Cooper & Company San Francisco, pp. 82-115.
- Ellis A.M., Lounibos L.P. & Holyoak M. (2006). Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes. *Ecology*, 87, 2582-2590.
- Elton C.S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals - Their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology*, 2, 119-163.
- Engelen G., White R., Uljee I. & Drazen P. (1995). Using cellular automata for integrated modeling of socio-environmental systems. In, pp. 203-214.
- Eubank S., Guclu H., Kumar V.S.A., Marathe M.V., Srinivasan A., Toroczkai Z. & Wang N. (2004). Modelling disease outbreaks in realistic urban social networks. *Nature*, 429, 180-184.
- Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- Filotas E., Grant M., Parrott L. & Rikvold P.A. (2008). Community-driven dispersal in an individual-based predator-prey model. *Ecological Complexity*, 5, 238-251.
- Filotas E., Grant M., Parrott L. & Rikvold P.A. (2009). Facilitation and the emergence of community structure in metacommunities. *En révisión*.
- Fisher R.A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, 7, 355-369.

- Forbes A.E. & Chase J.N. (2002). The role of habitat connectivity and landscape geometry in experimental zooplankton metacommunities. *Oikos*, 96, 433-440.
- Foster J.R. & Reiners W.A. (1986). Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern appalachian spruce-fir forest. *Vegetatio*, 68, 109-114.
- Gallagher R. & Appenzeller T. (1999). Beyond reductionism - Introduction. *Science*, 284, 79-79.
- Gavrilets S. (1999). A dynamical theory of speciation on holey adaptive landscapes. *American Naturalist*, 154, 1-22.
- Getz W.M. (1984). Population dynamics - a per-capita resource approach. *Journal of Theoretical Biology*, 108, 623-643.
- Gibbs J.W. (1902). *Elementary principles of statistical mechanics*. Yale University Press. Reprinted (1981) by Ox Bow Press, Woodbridge.
- Gimblett H.R., Richards M.T. & Itami R.M. (2001). RBSim - Geographic simulation of wilderness recreation behavior. *Journal of Forestry*, 99, 36-42.
- Goldenfeld N. (1992). *Lectures in phase transitions and the renormalization group*. Perseus Books, Readings.
- Goudard A. & Loreau M. (2008). Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: An interaction web model. *American Naturalist*, 171, 91-106.
- Gould S.J. & Eldredge N. (1977). Punctuated equilibria; the temp and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 115-151.
- Gould S.J. & Eldredge N. (1993). Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*, 366, 223-227.
- Green, D.G., & Sadedin, S. (2005). Interactions matter - complexity in landscapes and ecosystems. *Ecological Complexity*, 2, 117-130.
- Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115, 129-148.
- Guichard F., Halpin P.M., Allison G.W., Lubchenco J. & Menge B.A. (2003). Mussel disturbance dynamics: Signatures of oceanographic forcing from local interactions. *American Naturalist*, 161, 889-904.
- Gurney W.S.C., Veitch A.R., Cruickshank I. & McGeachin G. (1998). Circles and spirals: Population persistence in a spatially explicit predator-prey model.

- Ecology*, 79, 2516-2530.
- Hacker S.D. & Bertness M.D. (1996). Trophic consequences of a positive plant interaction. *American Naturalist*, 148, 559-575.
- Hacker S.D. & Gaines S.D. (1997). Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78, 1990-2003.
- Hall M., Christensen K., di Collobiano S.A. & Jensen H.J. (2002). Time-dependent extinction rate and species abundance in a tangled-nature model of biological evolution. *Physical Review E*, 66, 10.
- Hanski I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 151-162.
- Hanski I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski I. & Gilpin M. (1991). Metapopulation dynamics - brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3-16.
- Hanski I. & Gyllenberg M. (1993). Two General metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *American Naturalist*, 142, 17-41.
- Hanski I., Turchin P., Korpimäki E. & Henttonen H. (1993). Population oscillations of boreal rodents - regulation by mustelid predators lead to chaos. *Nature*, 364, 232-235.
- Hassell M.P., Comins H.N. & May R.M. (1991). Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 353, 255-258.
- Hassell M.P., Comins H.N. & May R.M. (1994). Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature*, 370, 290-292.
- Hassell M.P., Miramontes O., Rohani P. & May R.M. (1995). Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models - comment. *Journal of Animal Ecology*, 64, 662-664.
- Hastings A. (1993). Complex interactions between dispersal and dynamics - lessons from coupled logistic equations. *Ecology*, 74, 1362-1372.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S. & Lawton J.H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands.

- Science*, 286, 1123-1127.
- Helbing D., Farkas I. & Vicsek T. (2000). Simulating dynamical features of escape panic. *Nature*, 407, 487-490.
- Herrera C.M. (1988). Variations in mutualisms - The spatio-temporal mosaic of pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 95-125.
- Hildebrand M. & Mikhailov A.S. (1996). Mesoscopic modeling in the kinetic theory of adsorbates. *Journal of Physical Chemistry*, 100, 19089-19101.
- Hogeweg P. (1988). Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Applied Mathematics and Computation*, 27, 81-100.
- Holland J.N. (1995). *Hidden orders: how adaptation builds complexity*. Basic Books, Reading.
- Holt R.D. (1996). Food webs in space: an island biogeographic perspective. In: *Food Webs: Contemporary Perspectives* (eds. Polis GA & Winemiller K). Chapman and Hall New York, pp. 313-323.
- Holt R.D. (2001). Species coexistence. In: *The Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin S). Academic Press San Diego, pp. 413-426.
- Holt R.D. & Hoopes M.F. (2005). Food web dynamics in a metacommunity context: modules and beyond. In: *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (eds. Holyoak M & Leibold MA). The University of Chicago Press Chicago, pp. 68-93.
- Holt R.D. & Keitt T.H. (2000). Alternative causes for range limits: a metapopulation perspective. *Ecology Letters*, 3, 41-47.
- Holyoak M. (2000). Habitat subdivision causes changes in food web structure. *Ecology Letters*, 3, 509-515.
- Hoshen J. & Kopelman R. (1976). Percolation and cluster distribution. 1. Cluster multiple labeling technique and critical concentration algorithm *Physical Review B*, 14, 3438-3445.
- Hubbell S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brien S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J. & de Lao S.L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554-557.
- Huffaker B.C. (1958). Experimental studies on predation: dispersion factors and

- predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27, 343-383.
- Huffaker C.B. (1991). Continuity in natural environments - a citation classic commentary on experimental studies on predation-dispersion factors and predator-prey oscillations by Huffaker, C.B. *Current Contents/Agriculture Biology & Environmental Sciences*, 8.
- Jackson A.L., Ranta E., Lundberg P., Kaitala V. & Ruxton G.D. (2004). Consumer-resource matching in a food chain when both predators and prey are free to move. *Oikos*, 106, 445-450.
- Jansen V.A.A. & de Roos A.M. (2000). The role of space in reducing predator-prey cycles. In: *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity* (eds. Dieckmann U, Law R & Metz JAJ). Cambridge University Press Cambridge, pp. 183-201.
- Jensen H.J. (2004). Emergence of species and punctuated equilibrium in the Tangle Nature model of biological evolution. *Physica a-Statistical Mechanics and Its Applications*, 340, 697-704.
- Johst K. & Brandl R. (1997). The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modelling*, 104, 87-101.
- Johst K. & Schops K. (2003). Persistence and conservation of a consumer-resource metapopulation with local overexploitation of resources. *Biological Conservation*, 109, 57-65.
- Jost L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363-375.
- Judson O.P. (1994). The rise of individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 9-14.
- Kaneko K. (1984). Period-doubling of kink-antikink patterns, quasiperiodicity in antiferro-like structures and spatial intermittency in coupled logistic lattice - Toward a prelude of a "Field Theory of Chaos". *Progress of Theoretical Physics*, 72, 480-486.
- Kareiva P. (1987). Habitat fragmentation and the stability of predator prey interactions. *Nature*, 326, 388-390.
- Kareiva P. (1990). Population-dynamics in spatially complex environments - theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 330, 175-190.
- Kauffman S.A. (1993). *The origins of order: Self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press, Oxford.

- Kean J.M. & Barlow N.D. (2000). The effects of density-dependence and local dispersal in individual-based stochastic metapopulations. *Oikos*, 88, 282-290.
- Kefi S., van Baalen M., Rietkerk M. & Loreau M. (2008). Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *American Naturalist*, 172, E1-E17.
- Keitt T.H. & Marquet P.A. (1996). The introduced Hawaiian avifauna reconsidered: Evidence for self-organized criticality? *Journal of Theoretical Biology*, 182, 161-167.
- Keitt T.H. & Stanley H.E. (1998). Dynamics of North American breeding bird populations. *Nature*, 393, 257-260.
- Kendall B.E., Bjornstad O.N., Bascompte J., Keitt T.H. & Fagan W.F. (2000). Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *American Naturalist*, 155, 628-636.
- Kerr B., Riley M.A., Feldman M.W. & Bohannan B.J.M. (2002). Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors. *Nature*, 418, 171-174.
- Kinzig A.P., Levin S.A., Dushoff J. & Pacala S. (1999). Limiting similarity, species packing, and system stability for hierarchical competition-colonization models. *American Naturalist*, 153, 371-383.
- Kizaki S. & Katori M. (1999). Analysis of canopy-gap structures of forests by Ising-Gibbs states - Equilibrium and scaling property of real forests. *Journal of the Physical Society of Japan*, 68, 2553-2560.
- Klausmeier C.A. (1999). Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science*, 284, 1826-1828.
- Kneitel J.M. & Chase J.M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7, 69-80.
- Knowlton, N. (1992). Thresholds and multiple stable states in coral-reef community dynamics. *American Zoologist*, 32, 674-682.
- Knowlton N. & Rohwer F. (2003). Multispecies microbial mutualisms on coral reefs: The host as a habitat. *American Naturalist*, 162, S51-S62.
- Kolasa J. & Romanuk T.N. (2005). Assembly of unequals in the unequal world of a rock pool metacommunity. In: *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* (eds. Holyoak M, Leibold MA & Holt RD). The University of Chicago Press Chicago, pp. 212-232.
- Kot M., Lewis M.A. & vandenDriessche P. (1996). Dispersal data and the spread of

- invading organisms. *Ecology*, 77, 2027-2042.
- Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., Oneill R.V. & Coleman P.R. (1987). Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48, 321-324.
- Kubo T., Iwasa Y. & Furumoto N. (1996). Forest spatial dynamics with gap expansion: Total gap area and gap size distribution. *Journal of Theoretical Biology*, 180, 229-246.
- Lande R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5-13.
- Lawson D. & Jensen H.J. (2006). The species-area relationship and evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 241, 590-600.
- Lehman C.L. & Tilman D. (2000). Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist*, 156, 534-552.
- Lehman J.T. & Scavia D. (1982). Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science*, 216, 729-730.
- Leibold M.A. (1998). Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95-110.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- Letcher B.H., Priddy J.A., Walters J.R. & Crowder L.B. (1998). An individual-based, spatially-explicit simulation model of the population dynamics of the endangered red-cockaded woodpecker, *Picoides borealis*. *Biological Conservation*, 86, 1-14.
- Levin S. (1999). *Fragile Dominion: Complexity and the commons*. Perseus Book, Reading.
- Levin S.A. & Paine R.T. (1974). Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71, 2744-2747.
- Levin S.A. & Segel L.A. (1976). Hypothesis for origin of planktonic patchiness. *Nature*, 259, 659-659.
- Levins R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237-240.

- Li Z.Z., Gao M., Hui C., Han X.Z. & Shi H.H. (2005). Impact of predator pursuit and prey evasion on synchrony and spatial patterns in metapopulation. *Ecological Modelling*, 185, 245-254.
- Loehle C., Li B.L. & Sundell R.C. (1996). Forest spread and phase transitions at forest-prairie ecotones in Kansas, USA. *Landscape Ecology*, 11, 225-235.
- Loreau M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3-17.
- Loreau M., Mouquet N. & Gonzalez A. (2003). Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 12765-12770.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001). Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1963). Equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-&.
- MacNab J. (1985). Carrying capacity and related slippery shibboleths. *Wildlife Society Bulletin*, 13, 403-410.
- Maestre F.T. & Cortina J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? - A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, S331-S333.
- Maguire B. (1963). Passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs*, 33, 161-&.
- Malamud B.D., Morein G. & Turcotte D.L. (1998). Forest fires: An example of self-organized critical behavior. *Science*, 281, 1840-1842.
- Manneville P. (2005). Spatio-temporal chaos. In: *Encyclopedia of non-linear science* (ed. Alwyn S). Taylor & Francis Group New York.
- Manson S.M. (2001). Simplifying complexity: a review of complexity theory. *Geoforum*, 32, 405-414.
- Maron J.L. & Harrison S. (1997). Spatial pattern formation in an insect host-parasitoid system. *Science*, 278, 1619-1621.
- Marquet P.A. (2000). Ecology - Invariants, scaling laws, and ecological complexity. *Science*, 289, 1487-1488.

- Martinez N.D. (1991). Artifacts of attributes - effects of resolution on the little-rock lake food web. *Ecological Monographs*, 61, 367-392.
- Maxwell J.C. (1871). *Theory of heat*. London. Reprinted (2001) by Dover Publications, Mineola.
- May R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities* (eds. Cody ML & Diamond JM). The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, pp. 81 - 120.
- May R.M. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261, 459-467.
- May R.M. (1988). How many species are there on earth. *Science*, 241, 1441-1449.
- McCann K., Hastings A. & Huxel G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798.
- McCann K.S., Rasmussen J.B. & Umbanhowar J. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8, 513-523.
- McKane A.J. & Newman T.J. (2005). Predator-prey cycles from resonant amplification of demographic stochasticity. *Physical Review Letters*, 94.
- Medvinsky A.B., Petrovskii S.V., Tikhonova I.A., Malchow H. & Li B.L. (2002). Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *Siam Review*, 44, 311-370.
- Mills L.S., Soule M.E. & Doak D.F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43, 219-224.
- Montoya J.M. & Sole R.V. (2003). Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos*, 102, 614-622.
- Morozov A., Petrovskii S. & Li B.L. (2004). Bifurcations and chaos in a predator-prey system with the Allee effect. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 1407-1414.
- Morozov A., Petrovskii S. & Li B.L. (2006). Spatiotemporal complexity of patchy invasion in a predator-prey system with the Allee effect. *Journal of Theoretical Biology*, 238, 18-35.
- Mouquet N. & Loreau M. (2002). Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, 159, 420-426.
- Mouquet N. & Loreau M. (2003). Community patterns in source-sink

- metacommunities. *American Naturalist*, 162, 544-557.
- Mouquet N., Moore J.L. & Loreau M. (2002). Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, 5, 56-65.
- Mulder C.P.H., Uliassi D.D. & Doak D.F. (2001). Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 6704-6708.
- Nathan R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313, 786-788.
- Nekola J.C. & Brown J.H. (2007). The wealth of species: ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecology Letters*, 10, 188-196.
- Neuhauser C. (2001). Mathematical challenges in spatial ecology. *Notices of the American Mathematical Society*, 48, 1304-1314.
- Neutel A.M., Heesterbeek J.A.P., van de Koppel J., Hoenderboom G., Vos A., Kaldeway C., Berendse F. & de Ruiter P.C. (2007). Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 449, 599-U11.
- Newman M.E.J. (1996). Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 1605-1610.
- Newman M.E.J. & Eble G.J. (1999). Power spectra of extinction in the fossil record. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266, 1267-1270.
- Newman M.E.J. & Palmer R.G. (2003). *Modeling Extinction*. Oxford University Press, Oxford.
- Nuismer S.L., Thompson J.N. & Gomulkiewicz R. (1999). Gene flow and geographically structured coevolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266, 605-609.
- Okuyama T. & Holland J.N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11, 208-216.
- Pachepsky E., Taylor T. & Jones S. (2002). Mutualism promotes diversity and stability in a simple artificial ecosystem. *Artificial Life*, 8, 5-24.
- Packard N.H. & Wolfram S. (1985). Two-dimensional cellular automata. *Journal of Statistical Physics*, 38, 901-946.

- Paine R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100, 65-&.
- Paine R.T. (1992). Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature*, 355, 73-75.
- Parrott L. (2002). Complexity and the limits of ecological engineering. *Transactions of the Asae*, 45, 1697-1702.
- Parrott L. (2005). Quantifying the complexity of simulated spatiotemporal population dynamics. In, pp. 175-184.
- Parrott L. & Kok R. (2000). Incorporating complexity in ecological modelling. *Complexity International*, 7.
- Parrott L. & Kok R. (2002). A generic, individual-based approach to modelling higher trophic levels in simulation of terrestrial ecosystems. *Ecological Modelling*, 154, 151-178.
- Pascual M. (1993). Diffusion-induced chaos in a spatial predator-prey system. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 251, 1-7.
- Pascual M. & Guichard F. (2005). Criticality and disturbance in spatial ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 88-95.
- Petraitis P.S. & Latham R.E. (1999). The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology*, 80, 429-442.
- Platt T. & Denman K.L. (1975). spectral analysis in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 189-210.
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846.
- Porod G. (1982). General theory. In: *Small angle X-ray scattering* (eds. Glatter O & Kratky L). Academic Press New York, pp. 17-51.
- Post D.M., Pace M.L. & Hairston N.G. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405, 1047-1049.
- Press W.H., Flannery B.P., Teukolsky S.A. & Vetterling W.T. (1992). *Numerical recipes in C: The art of scientific computing*. 2nd edn. Cambridge University Press, New York.
- Pruessner G. & Jensen H.J. (2002). Broken scaling in the forest-fire model. *Physical*

Review E, 65, 8.

- Pugnaire F.I., Haase P. & Puigdefabregas J. (1996). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77, 1420-1426.
- Pulliam H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132, 652-661.
- Ranta E. & Kaitala V. (1997). Travelling waves in vole population dynamics. *Nature*, 390, 456-456.
- Ranta E. & Kaitala V. (2000). Resource matching and population dynamics in a two-patch system. *Oikos*, 91, 507-511.
- Ranta E., Kaitala V. & Lundberg P. (1997). The spatial dimension in population fluctuations. *Science*, 278, 1621-1623.
- Reichenbach T., Mobilia M. & Frey E. (2007). Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games. *Nature*, 448, 1046-1049.
- Reichl L.E. (1998). *A modern course in statistical physics*. 2nd edn. Wiley - Interscience, New York.
- Renshaw E. & Ford E.D. (1984). The description of spatial patterns using two-dimensional spectral-analysis. *Vegetatio*, 56, 75-85.
- Ricklefs R.E. (1987). Community diversity - relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171.
- Rietkerk M., Dekker S.C., de Ruiter P.C. & van de Koppel J. (2004). Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 305, 1926-1929.
- Rietkerk M. & Van de Koppel J. (2008). Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 169-175.
- Rietkerk M. & vandeKoppel J. (1997). Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos*, 79, 69-76.
- Rikvold P.A. (2007). Self-optimization, community stability, and fluctuations in two individual-based models of biological coevolution. *Journal of Mathematical Biology*, 55, 653-677.
- Rikvold P.A. & Sevim V. (2007). Individual-based predator-prey model for biological coevolution: Fluctuations, stability, and community structure. *Physical Review E*, 75, 051920.
- Rikvold P.A. & Zia R.K.P. (2003). Punctuated equilibria and 1/f noise in a biological

- coevolution model with individual-based dynamics. *Physical Review E*, 68, 03913.
- Rikvold P.A. & Zia R.K.P. (2004). Flicker noise in a model of coevolving biological populations. In: *Computer simulation studies in condensed matter physics XVI* (eds. Landau DP, Lewis, SP & Schuttler, H-B). Springer-Verlag, pp. 34-37.
- Rixen C. & Mulder C.P.H. (2005). Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia*, 146, 287-299.
- Rohani P., May R.M. & Hassell M.P. (1996). Metapopulations and equilibrium stability: The effects of spatial structure. *Journal of Theoretical Biology*, 181, 97-109.
- Roy M., Harding K. & Holt R.D. (2008). Generalizing Levins metapopulation model in explicit space: Models of intermediate complexity. *Journal of Theoretical Biology*, 255, 152-161.
- Ruxton G.D. (1996). Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58, 643-660.
- Ruxton G.D. & Rohani P. (1999). Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequences for persistence and synchrony. *Journal of Animal Ecology*, 68, 530-539.
- Saether B.E., Engen S. & Lande R. (1999). Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 266, 113-118.
- Savill N.J. & Hogeweg P. (1999). Competition and dispersal in predator-prey waves. *Theoretical Population Biology*, 56, 243-263.
- Schaffer W.M. (1984). Stretching and folding in lynx fur returns - evidence for a strange attractor in nature. *American Naturalist*, 124, 798-820.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C. & Walker B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- Scheffer M. & Carpenter S.R. (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 648-656.
- Schelling T.C. (1971). Dynamic models of segregation. *Journal of Mathematical Sociology*, 1, 143-186.
- Schindler D.E., Johnson B.M., Mackay N.A., Bouwes N. & Kitchell J.F. (1994). Crab-snail size-structured interactions and salt-march predation gradients.

- Oecologia*, 97, 49-61.
- Schluter D. & Weir J. (2007). Explaining latitudinal diversity gradients - Response. *Science*, 317, 452-453.
- Schreckenberg M., Schadschneider A., Nagel K. & Ito N. (1995). Discrete stochastic models for traffic flow. *Physical Review E*, 51, 2939-2949.
- Segel L.A. & Jackson A.L. (1972). Dissipative structure - explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology*, 37, 545-559.
- Seidl I. & Tisdell C.A. (1999). Carrying capacity reconsidered: from Malthus' population theory to cultural carrying capacity. *Ecological Economics*, 31, 395-408.
- Sevim V. & Rikvold P.A. (2005). Effects of correlated interactions in a biological coevolution model with individual-based dynamics. *Journal of Physics a - Mathematical and General*, 38, 9475-9489.
- Sherratt J.A. (2001). Periodic travelling waves in cyclic predator-prey systems. *Ecology Letters*, 4, 30-37.
- Shevtsova A., Ojala A., Neuvonen S., Vieno M. & Haukioja E. (1995). Growth and reproduction of dwarf shrubs in a sub-arctic plant community - annual variation and aboveground interactions with neighbors. *Journal of Ecology*, 83, 263-275.
- Sibly R.M. & Hone J. (2002). Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1153-1170.
- Silvertown J., Holtier S., Johnson J. & Dale P. (1992). Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process. *Journal of Ecology*, 80, 527-534.
- Skellam J.G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, 196-218.
- Sneppen, K. (1995). Extremal dynamics and punctuated coevolution. *Physica A - Statistical Mechanics and Its Applications*, 221, 168-179.
- Solé R.V. & Bascompte J. (1995). Measuring chaos from spatial information. *Journal of Theoretical Biology*, 175, 139-147.
- Solé R.V. & Bascompte J. (1996). Are critical phenomena relevant to large-scale evolution? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 161-168.

- Solé R.V. & Bascompte J. (1998). Emergent phenomena in spatially extended model ecosystems. In: *Modelling Spatiotemporal Dynamics in Ecology* (eds. Bascompte J & Sole RV). Springer-Verlag Berlin, pp. 1-26.
- Solé R.V. & Bascompte J. (2006). *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- Solé R.V., Bascompte J. & Valls J. (1992). Stability and complexity of spatially extended 2-species competition. *Journal of Theoretical Biology*, 159, 469-480.
- Solé R.V. & Goodwin B. (2000). *Signs of life - How complexity pervades biology*. Basic Books, New York.
- Solé R.V. & Manrubia S.C. (1995). Are rain-forest self-organized in a critical state. *Journal of Theoretical Biology*, 173, 31-40.
- Solé R.V. & Manrubia S.C. (1996). Extinction and self-organized criticality in a model of large-scale evolution. *Physical Review E*, 54, R42-R45.
- Solé R.V., Manrubia S.C., Benton M. & Bak P. (1997). Self-similarity of extinction statistics in the fossil record. *Nature*, 388, 764-767.
- Solé R.V., Valls J. & Bascompte J. (1992). Spiral waves, chaos and multiple attractors in lattice models of interacting populations. *Physics Letters A*, 166, 123-128.
- South A. (1999). Dispersal in spatially explicit population models. *Conservation Biology*, 13, 1039-1046.
- Stachowicz J.J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience*, 51, 235-246.
- Stanton M.L. (2003). Interacting guilds: Moving beyond the pairwise perspective on mutualisms. *American Naturalist*, 162, S10-S23.
- Stone L. & Ezrati S. (1996). Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology*, 84, 279-291.
- Sugihara G. & May R.M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 79-86.
- Thompson J.N. (1998). Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 329-332.
- Thompson J.N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. The University of

Chicago Press, Chicago.

- Thompson J.N. (2006). Mutualistic webs of species. *Science*, 312, 372-373.
- Tilman D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2-16.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T. & Lehman C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843-845.
- Tokeshi M. (1999). *Species Coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Travis J.M.J., Brooker R.W., Clark E.J. & Dytham C. (2006). The distribution of positive and negative species interactions across environmental gradients on a dual-lattice model. *Journal of Theoretical Biology*, 241, 896-902.
- Travis J.M.J., Brooker R.W. & Dytham C. (2005). The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. *Biology Letters*, 1, 5-8.
- Turing A.M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 237, 37-72.
- Turner M., Gardner R. & O'Neill R. (2001). *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer, New York.
- Van de Koppel J., Bardgett R.D., Bengtsson J., Rodriguez-Barrueco C., Rietkerk M., Wassen M.J. & Wolters V. (2005). The effects of spatial scale on trophic interactions. *Ecosystems*, 8, 801-807.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69-72.
- van Langevelde F., van de Vijver C., Kumar L., van de Koppel J., de Ridder N., van Andel J., Skidmore A.K., Hearne J.W., Stroosnijder L., Bond W.J., Prins H.H.T. & Rietkerk M. (2003). Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84, 337-350.
- Van Nes E.H. & Scheffer M. (2007). Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift (Vol 169, pg 738, 2007). *American Naturalist*, 170, 660-660.

- Venail P.A., MacLean R.C., Bouvier T., Brockhurst M.A., Hochberg M.E. & Mouquet N. (2008). Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, 452, 210-U57.
- von Hardenberg J., Meron E., Shachak M. & Zarmi Y. (2001). Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 87.
- West S.A., Pen I. & Griffin A.S. (2002). Conflict and cooperation - Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296, 72-75.
- Wilson D.S. (1992). Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73, 1984-2000.
- Wilson D.S., Pollock G.B. & Dugatkin L.A. (1992). Can altruism evolve in purely viscous populations. *Evolutionary Ecology*, 6, 331-341.
- Wilson S.D. & Keddy P.A. (1988). Species richness, survivorship, and biomass accumulation along an environmental gradient. *Oikos*, 53, 375-380.
- 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.
- Wilson W.G. & Nisbet R.M. (1997). Cooperation and competition along smooth environmental gradients. *Ecology*, 78, 2004-2017.
- With K.A. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16, 1192-1203.
- 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. (2001). Local interactions predict large-scale pattern in empirically derived cellular automata. *Nature*, 413, 841-844.
- Wu J.G. & David J.L. (2002). A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological Modelling*, 153, 7-26.
- Yamamura N., Higashi M., Behera N. & Wakano J.Y. (2004). Evolution of mutualism through spatial effects. *Journal of Theoretical Biology*, 226, 421-428.
- Ylikarjula J., Alaja S., Laakso J. & Tesar D. (2000). Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *Journal of Theoretical Biology*, 207, 377-387.

Zia R.K.P. & Rikvold P.A. (2004). Fluctuations and correlations in an individual-based model of biological coevolution. *Journal of Physics a-Mathematical and General*, 37, 5135-5155.

APPENDICE 1 - CALCUL DE LA VALEUR DE LA FÉCONDITÉ

Nous reproduisons ici l'analyse de Rikvold et Zia (2003) permettant de déterminer la valeur de la fécondité F . Cette analyse est basée sur l'approximation du champ moyen de l'évolution temporelle des populations dans la version non-spatiale du modèle. L'approximation du champ moyen ignore les fluctuations statistiques de la dynamique orienté-individus. Elle constitue un ensemble de 2^L équations de différences (une pour chacune des espèces potentielles du système) :

$$n_i(t+1) = n_i(t)p_{off_i}(t)F(1-\mu) + (\mu/L)F \sum_{k(i)} n_{k(i)}p_{off_{k(i)}} + o(\mu^2), \quad i \in 1, 2, \dots, 2^L. \quad (1)$$

Où :

- μ est le taux de mutation par individus et μ/L est le taux de mutation par gène.
- la sommation $\sum_{k(i)}$ s'effectue sur les L espèces $k(i)$ qui diffèrent de l'espèce i par la mutation d'un seul gène.
- Le terme de corrections $o(\mu^2)$ correspond aux mutations multiples chez un seul individu.

La probabilité de reproduction de l'espèce i est obtenue en combinant les équations (3.2) et (3.3):

$$p_{off_i}(t) = \frac{1}{1 + \exp \left[-\sum_j J_{ij} \frac{n_j(t)}{N(t)} + \frac{N(t)}{N_0} \right]} \in [0,1] \quad (2)$$

L'équation (1) prend la forme d'une application logistique dans un espace de dimensions 2^L . Les applications logistiques admettent généralement à la fois des points fixes et des cycles limites. Afin de déterminer les points fixes du système ainsi que leur stabilité, on fixe d'abord le taux de mutation à zéro ($\mu = 0$). L'équation (1) devient :

$$n_i(t+1) = F n_i(t) p_{off_i}(t) \quad (3)$$

Les points fixes de ce système, dénotés par $n_i^* = n_i^*(t+1) = n_i^*(t)$, permettent d'obtenir les relations suivantes:

$$\begin{aligned} F &= 1 / p_{off_i}^* \\ F - 1 &= \exp\left(-\sum_j J_{ij} \frac{n_j^*}{N^*} + \frac{N^*}{N_0}\right) \\ \ln(F - 1) &= -\sum_j J_{ij} \frac{n_j^*}{N^*} + \frac{N^*}{N_0} \end{aligned} \quad (4)$$

La valeur de la fécondité F est déterminée de façon à assurer que les fluctuations temporelles de la dynamique hors des points d'équilibres décroissent de façon monotone et non de façon oscillante ou chaotique. Cette condition signifie que :

$$0 < \left. \frac{\partial n_i(t+1)}{\partial n_j(t)} \right|_{n_i^*} < 1 \quad (5)$$

Il s'agit donc d'évaluer la dérivée de l'équation (3) aux points fixes. En utilisant l'équation (2), cette dernière prend la forme suivante:

$$\left. \frac{\partial n_i(t+1)}{\partial n_j(t)} \right|_{n_i^*} = \delta_{ij} F p_{off_i}^* - F \frac{n_i^*}{N^*} (p_{off_i}^*)^2 \left[-J_{ij} + \sum_k J_{ik} \frac{n_k^*}{N^*} + \frac{N^*}{N_0} \right] \exp \left(-\sum_k J_{ik} \frac{n_k^*}{N^*} + \frac{N^*}{N_0} \right) \quad (6)$$

En utilisant (4), cette expression devient :

$$\begin{aligned} \left. \frac{\partial n_i(t+1)}{\partial n_j(t)} \right|_{n_i^*} &= \delta_{ij} - \frac{n_i^*}{N^*} \left(1 - \frac{1}{F} \right) \left[-J_{ij} + \sum_k J_{ik} \frac{n_k^*}{N^*} + \frac{N^*}{N_0} \right] \\ &= \delta_{ij} - \frac{n_i^*}{N^*} \left(1 - \frac{1}{F} \right) \left[-J_{ij} + 2 \sum_k J_{ik} \frac{n_k^*}{N^*} + \ln(F-1) \right] \end{aligned} \quad (7)$$

Nous évaluons cette expression (7) dans la limite où le point fixe est constitué d'une seule espèce. Dans ce cas nous avons:

$$\begin{aligned} N^* &= n_i^* \\ J_{ii} &= 0 \end{aligned} \quad (8)$$

La dernière équivalence vient du fait que les interactions intraspécifiques sont nulles.

En utilisant (8), l'expression (7) devient :

$$\left. \frac{\partial n_i(t+1)}{\partial n_j(t)} \right|_{n_i^*} = 1 - \left(1 - \frac{1}{F} \right) \ln(F-1) \quad (9)$$

Ainsi, la condition de stabilité (5) se traduit par :

$$0 < 1 - \left(1 - \frac{1}{F}\right) \ln(F-1) < 1 \quad (10)$$

$$2 < F \sim 4.5 \quad (11)$$

Suivant cette inégalité nous choisissons la valeur $F = 4$.