



HAL
open science

Entre théorie trophique et données macroécologiques : relations allométriques et réponse fonctionnelle

Laurie Wojcik

► **To cite this version:**

Laurie Wojcik. Entre théorie trophique et données macroécologiques : relations allométriques et réponse fonctionnelle. Sciences du Vivant [q-bio]. 2019. dumas-02421042

HAL Id: dumas-02421042

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-02421042>

Submitted on 20 Dec 2019

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

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

AGROCAMPUS
OUEST

- CFR Angers
 CFR Rennes



Année universitaire : 2018 –2019
Spécialité : Ingénieur agronome
Spécialisation (et option éventuelle) :
Master de Modélisation en Ecologie
(MODE) de l'Université de Rennes 1
(master co-habilité)

Mémoire de fin d'études

- d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
 de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
 d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Entre théorie trophique et données macroécologiques : relations allométriques et réponse fonctionnelle

Par : Laurie WOJCIK

Soutenu à Rennes le 13 / 06 / 2019

Devant le jury composé de :

Président : Cédric Wolf (MC U. Rennes 1)
Enseignant référent : Frédéric Hamelin (MC
AGROCAMPUS OUEST)

Autres membres du jury :
Etienne Sirot (MC U. Bretagne Sud)
Melen Leclerc (CR INRA)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
« Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France »
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Remerciements

Je tenais à remercier mon maître de stage Matthieu Barbier pour sa présence et son aide précieuse que ce soit aussi bien pour mon stage que pour la vie de tous les jours. Je remercie aussi Michel Loreau qui m'a aidée à trouver les idées les plus intéressantes à exposer dans ce mémoire, Yuval Zelnik, Nùria Galliana, Pierre Quévieux, Diego Bocheha, Kévin Liautaud et Kirsten Henderson pour leur gentillesse et mon intégration dans l'équipe nouvellement rebaptisée Linking de la Station d'Ecologie Théorique et Expérimentale de Moulis. Merci à Jérôme Prunier pour ses compétences en statistiques et Vinicius Bastazini pour son aide d'un point de vue administratif et les activités en dehors du cadre du stage, ainsi que sa bonne humeur. Enfin merci à Orlane Scelsi, Jérôme Cavallès et les autres stagiaires pour leur soutien et les bons souvenirs de ce séjour en Ariège.

Sommaire

Introduction	1
Matériels et Méthodes	4
Relation allométrique entre métabolisme et masse corporelle	4
Méta-analyse sur la réponse fonctionnelle	6
Forme mathématique de la réponse fonctionnelle	6
Réponse fonctionnelle et expression du contrôle top-down λ	8
Comparaison des modèles de réponse fonctionnelle	9
Réponse fonctionnelle et dépendances allométriques	10
Résultats	11
Relations allométriques entre m_{ratio} et w_{ratio}	11
Forme mathématique de la réponse fonctionnelle	16
Dépendances en m et w de la réponse fonctionnelle	16
Lien entre λ et m_{ratio}	18
Discussion	19
Relations allométriques entre m_{ratio} et w_{ratio}	20
Forme mathématique de la réponse fonctionnelle	21
Valeurs de λ et indépendance du m_{ratio}	23
Conclusion	24
Bibliographie	26
ANNEXE I : Données des méta-analyses	33
ANNEXE I.1 : Méta-analyse sur les relations allométriques	33
ANNEXE I.2 : Méta-analyse sur la réponse fonctionnelle	33
ANNEXE II : Force du contrôle top-down λ	35

Introduction

Ce manuscrit s'intéresse à une question fondamentale en écologie trophique : pourquoi les populations de proies sont-elles plus ou moins fortement contrôlées par les prédateurs selon les écosystèmes ? Divers auteurs ont tenté d'y répondre via une approche basée sur des traits morphologiques, comme la masse corporelle (SINCLAIR et al., 2003 ; ROSSBERG et al., 2008 ; DELONG et al., 2015), des traits physiologiques, comme le métabolisme (BORER et al., 2005 ; SCHMITZ et al., 2011), des traits comportementaux, comme les stratégies des prédateurs et des proies (LIMA, 2002 ; SCHMITZ et al., 2004), ou des comparaisons entre habitats (PACE et al., 1999 ; CHASE, 2000). Dans la littérature théorique, beaucoup d'articles ont démontré l'importance des relations allométriques (ENQUIST et al., 1998 ; BROSE et al., 2006 ; KARTASCHEFF et al., 2010) et de la réponse fonctionnelle (OATEN et al., 1975 ; SKALSKI et al., 2001 ; KALINKAT et al., 2013) pour étudier le contrôle trophique. De nombreuses preuves empiriques et expérimentales de cette régulation ont été conjointement apportées et sont réunies dans des synthèses macroécologiques (SHURIN et al., 2002 ; BORER et al., 2005 ; HULOT et al., 2014). Or il n'existe pas de consensus quant à l'identification du rôle de traits particuliers ni de véritable lien entre études empiriques, expérimentales et théoriques. Le travail présenté ici a pour but, grâce à des méta-analyses et une confrontation entre données et modèles théoriques, de tester plusieurs hypothèses théoriques en vue d'une synthèse entre modèles mathématiques et résultats macroécologiques.

Les interactions entre espèces, comme la symbiose, le mutualisme, la prédation ou la compétition (BROOKER et al., 1998), jouent un rôle clé dans la persistance (FREEDMAN et al., 1984 ; BERG et al., 2010) et l'abondance des espèces (VOLTERRA, 1926 ; RITCHIE et al., 2009). Les interactions trophiques ont notamment longtemps servi à expliquer le nombre potentiel de consommateurs à un endroit donné en fonction de la distribution des ressources (ELTON, 2001). La prédation décrit un cas particulier d'interaction trophique où des individus d'une même espèce - les prédateurs - tuent et se nourrissent d'une partie de la biomasse d'une ou plusieurs autre(s) espèce(s) - les proies (ABRAMS, 2000). Récemment, l'idée d'un contrôle des proies par les prédateurs s'est révélée essentielle pour la gestion

et la conservation des écosystèmes (prédateur clé de voûte L. S. MILLS et al., 1993, impacts de la pêche et de la chasse sur les prédateurs apex J. A. ESTES et al., 2011). Pour de nombreux écosystèmes, on observe le contrôle des proies par les prédateurs (cascade trophique, effets top-down J. A. ESTES et al., 1998) et le contrôle des prédateurs par les proies (effets bottom-up d'enrichissement FREDERIKSEN et al., 2006). Ces contrôles existent, mais quelle est leur prévalence aux échelles écosystémique et globale ? Quels traits les déterminent ?

Empiriquement, le contrôle des proies par les prédateurs (top-down) est souvent démontré dans le cas de cascades trophiques comme dans l'exemple où des orques (*Orcinus orca*) ont décimé des populations de loutres (*Enhydra lutris*), ce qui a causé l'explosion de la densité d'oursins et la déforestation des macro-algues brunes en Alaska (J. A. ESTES et al., 1998). Le contrôle des prédateurs par les proies (bottom-up) peut être illustré par les biomasses corrélées des niveaux trophiques des oiseaux de mer, des lançons (*Ammodytes marinus*), des copépodes et des diatomées de la Mer du Nord (FREDERIKSEN et al., 2006). D'autres études recensent des systèmes où les deux contrôles agissent simultanément, comme en Alaska où la productivité des mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) est déterminée aussi bien par l'exposition des nids à la prédation que par la disponibilité de poissons à proximité des zones de nidification (SURYAN et al., 2006). Diverses méta-analyses tentent d'expliquer l'intensité des cascades trophiques à l'aide de différents traits et facteurs. SCHMITZ et al. (2000) ont remarqué que les cascades trophiques existent dans différents milieux terrestres et que celles-ci sont plus fréquentes que ce qui était admis. De plus, l'intensité des effets top-down varient avec le type de prédateur, puisque les prédateurs vertébrés ont généralement des effets plus forts que ceux invertébrés par exemple. SHURIN et al. (2002) ont comparé les cascades trophiques en milieux aquatiques et terrestres pour des études expérimentales. Ainsi ils ont montré que l'intensité des cascades est plus forte et que les ratios de biomasses prédateurs-proies sont plus grands en milieux aquatiques. Enfin BORER et al. (2005) concluent que le métabolisme des proies et des prédateurs ainsi que la taxonomie des prédateurs (vertébré ou invertébré) sont des facteurs principaux pour expliquer l'intensité des effets top-down.

La théorie des dynamiques prédateur-proie, qui prend pour origine les travaux de MALTHUS (1798), VERHULST (1838), LOTKA (1925) et VOLTERRA (1926), a beaucoup influencé le concept de contrôle top-down. Pour déterminer les dynamiques, il est nécessaire notamment de connaître la mortalité des proies par prédation, le taux de croissance des prédateurs et les effets d'autorégulation de ces espèces. Tous ces termes déterminent le contrôle top-down, qui s'approxime par le ratio des effets top-down sur les effets bottom-up (BARBIER et al., 2019). Dans ces théories, la composante principale déterminant la dynamique est la réponse fonctionnelle. Celle-ci se définit comme l'impact de la prédation d'un niveau trophique sur celui inférieur. De plus, d'après la vision énergétique le métabolisme et la masse corporelle sont des traits importants pour estimer l'impact d'un niveau trophique sur un autre (JENNINGS et al., 2007 ; TREBILCO et al., 2013 ; HATTON et al., 2015 ; WOODSON et al., 2018). Cette idée vient de la théorie métabolique qui suggère l'existence de relations allométriques entre la biomasse totale d'un niveau trophique (B), la masse corporelle moyenne des individus de ce niveau (w) et leur métabolisme (m) du type : $B \sim w^{-1/4}$ (JENNINGS et al., 2003) et $w \sim m^{-1/4}$ (BROWN et al., 2004). Dans leur article BARBIER et al. (2019) proposent une approche unifiée des visions énergétique et dynamique, dans laquelle le métabolisme est un élément central des modèles prédateur-proie et donc de la réponse fonctionnelle. Ils font notamment l'hypothèse que le contrôle top-down (λ) et la réponse fonctionnelle (F) sont liés au métabolisme par des lois de puissance telles que $F \sim m_1$ ou m_2 et $\lambda \sim m_{ratio}$ (avec m_1 le métabolisme des proies, m_2 le métabolisme des prédateurs et $m_{ratio} = m_2/m_1$).

L'objectif ici est de confronter plusieurs approches théoriques et données macroécologiques, afin de tester certaines hypothèses de ces théories, et pour comprendre si, et comment, ces théories valables à une échelle locale sont adaptables à un contexte macroécologique. D'une part, on s'intéressera à la relation allométrique entre métabolisme et masse corporelle. Dans de nombreux modèles le métabolisme est une composante clé pour déterminer la structure trophique de l'écosystème (BROSE et al., 2006 ; JENNINGS et al., 2007 ; TREBILCO et al., 2013). La masse corporelle est d'ailleurs souvent substituée au métabolisme car

c'est une mesure plus accessible et moins contraignante à estimer (WHITE et al., 2004). Cette substitution semble fonctionner à l'échelle de l'espèce, mais cela se vérifie-t-il toujours avec le ratio proie-prédateur ? On montrera que les relations entre ratios de masse corporelle et métabolique sont valables au sein d'un groupe taxonomique mais pas entre groupes, et ne sont donc pas une contrainte rigide dans les dynamiques trophiques. On cherchera aussi à comprendre si ces relations dépendent de divers facteurs comme les stratégies des proies et prédateurs, la taxonomie ou l'habitat. D'autre part, on étudiera la réponse fonctionnelle. Celle-ci est souvent étudiée empiriquement pour une unique ou un nombre limité de paire(s) d'espèces et pour diverses abondances de proies (SKALSKI et al., 2001 ; JOST et al., 2005 ; VUCIC-PESTIC et al., 2010). Les rares méta-analyses avec un nombre conséquent de paires d'espèces ont peu de résultats significatifs ou utilisent une seule forme de réponse fonctionnelle Holling de type II (RALL et al., 2012). Les théories allométriques supposent une forme universelle de la réponse fonctionnelle et sa dépendance en métabolisme ou masse corporelle (BROSE et al., 2006 ; VUCIC-PESTIC et al., 2010 ; KALINKAT et al., 2013). On testera donc une réponse fonctionnelle effective à l'échelle macroécologique grâce à un grand nombre de paires prédateur-proie de divers écosystèmes. On cherchera quelle forme mathématique de réponse fonctionnelle s'applique à une échelle macroécologique, puis on vérifiera les dépendances en masse corporelle et métabolisme.

Matériels et Méthodes

Relation allométrique entre métabolisme et masse corporelle

Cette première méta-analyse (ANNEXE I.1), regroupe 53 044 paires de proies et de prédateurs comptant 796 espèces de prédateurs et 1425 espèces de proies. Les prédateurs appartiennent à 16 classes différentes (le nombre d'espèces est donné entre parenthèses) : Actinopterygii (319), Aves (238), Mammalia (52), Reptilia (42), Hexanauplia (40), Malacostraca (31), Insecta (21), Cephalopoda (18), Amphibia (17) et 7 autres classes (18). Il y a 17 classes distinctes de proies : Actinopterygii (336), Mammalia (237), Aves (235), Malacostraca (175), Insecta (139), Hexanauplia (95), Reptilia (81), Amphibia (51) et 9 autres classes (76).

D'après la théorie métabolique (BROWN et al., 2004), la relation liant la masse corporelle (w) et le métabolisme (m) s'écrit sous la forme : $m \sim w^b$. D'après KLEIBER (1932), b vaut $-1/4$ et d'après WHITE et al. (2003), b vaut $-1/3$. A l'échelle de l'espèce cette relation est appuyée par de nombreuses études, mais cela n'est peut-être pas toujours vérifié avec le ratio prédateur-proie. Dans ce but, on réalise des régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante), afin de déterminer la valeur de b pour l'ensemble du jeu de données et pour chaque classe de prédateur séparément. Les classes Mammalia et Aves et les interactions au sein d'une même classe se distinguent des autres données dans l'analyse. Par conséquent, ces cas sont plus précisément étudiées grâce à des régressions linéaires du même type que précédemment pour chaque classe de proie. Une idée répandue dans la littérature est que les prédateurs consomment des proies plus petites et avec un métabolisme plus rapide (COHEN et al., 1993), on s'attend donc à avoir la plupart des systèmes avec des w_{ratio} grands et des m_{ratio} faibles. Les dépendances des stratégies des proies et des prédateurs (prédateur social, actif ou passif, proie avec des défenses) et de l'habitat sont aussi testées car ce sont des facteurs importants dans le contexte top-down. Par exemple, BROSE et al., 2019 ont établi que le type métabolique, le type de mouvement des proies et des prédateurs et l'habitat sont des bons prédicteurs du ratio de masse corporelle. Ainsi on peut faire les hypothèses suivantes : Le m_{ratio} est plus élevé à masse corporelles égales pour les prédateurs actifs, le w_{ratio} est plus petit à taux métaboliques égaux pour les prédateurs sociaux, le w_{ratio} est plus grand à taux métaboliques égaux pour les prédateurs volant, nageant ou vivant à proximité et dans les cours d'eau et les lacs. Pour tester ces dépendances, on effectue des régressions linéaires du même type que précédemment pour chacun des sous-ensembles des données groupés par facteur (types de mouvement des proies et des prédateurs, proies avec défenses, prédateurs actifs ou passifs, prédateurs sociaux).

Méta-analyse sur la réponse fonctionnelle

La seconde méta-analyse (ANNEXE I.2) donne les mesures du taux d'attaque des prédateurs. Elle réunit 107 relations trophiques comptant 34 espèces de prédateurs et 54 espèces de proies. Les prédateurs sont surtout de 3 classes : Mammalia (19), Aves (9) et Reptilia (5). *Galeocerdo cuvier*, le requin-tigre est le seul représentant d'une autre classe, Chondrichthyes. Les classes des proies sont : Mammalia (40), Actinopterygii (8), Aves (5) et Malacostraca (1). Le jeu de données comporte donc surtout des mammifères et des oiseaux qui consomment des mammifères et des poissons. D'autres prédateurs comme les poissons ou les invertébrés ne sont pas inclus car les variations entre les étapes d'histoire de vie de ces organismes sont plus importantes que les mammifères ou les oiseaux. Par exemple, les poissons changent souvent de régime alimentaire en lien avec leur taille lors du passage larvaire au stade adulte. C'est le cas du hareng atlantique (*Clupea harengus*) et du sprat européen (*Sprattus sprattus*) qui passent d'un régime à base de zooplanctons et de crustacés à un régime exclusivement zooplanctivore (ARRHENIUS et al., 1993).

Forme mathématique de la réponse fonctionnelle

Le modèle proie-prédateur simple utilisé est basé sur les équations de Lotka-Volterra et constitué des équations différentielles ordinaires suivantes :

$$\frac{dB_1}{dt} = f_1(B_1, B_2) = g_1 B_1 - D_1 B_1^2 - AB_1 B_2 F(B_1, B_2) \quad (1)$$

$$\frac{dB_2}{dt} = f_2(B_1, B_2) = -r_2 B_2 - D_2 B_2^2 + \epsilon AB_1 B_2 F(B_1, B_2) \quad (2)$$

Ce modèle reprend celui défini par BARBIER et al. (2019) en se limitant à 2 niveaux trophiques considérés et en négligeant les interactions avec d'autres espèces. 1 et 2 font respectivement référence aux proies et aux prédateurs. B_1 et B_2 sont les biomasses, D_1 et D_2 sont les taux d'autorégulation, g_1 est le taux de croissance intrinsèque des proies, r_2 est le taux de mortalité des prédateurs, ϵ est l'efficacité de conversion, A est le taux d'attaque, et $F(B_1, B_2)$ est un facteur qui décrit comment la réponse fonctionnelle diffère de celle de Lotka-Volterra.

Les 4 formes de $F(B_1, B_2)$ étudiées sont présentées dans le TABLEAU I. Ces modèles ont été choisis car d'une part il n'existe pas de consensus quant à l'expression de la réponse fonctionnelle (ABRAMS et al., 2000), et d'autre part car ils présentent tous un intérêt pour cette étude. Le modèle de Lotka-Volterra est un cas classique (ARDITI et al., 2012). Celui de De Angelis-Beddington est la généralisation du modèle de Holling de type II, et ce sont les modèles les plus souvent utilisés (SKALSKI et al., 2001). La réponse fonctionnelle proposée par BROSE et al. (2006) correspond aussi à un cas particulier de Holling de type II incluant l'influence du terme de masse corporelle. Le dernier modèle est une expression phénoménologique proposée théoriquement pour représenter la réponse fonctionnelle agrégée sur une grande échelle spatiale (PASCUAL et al., 2002 ; BARRAQUAND et al., 2013).

Pour le cas de Lotka-Volterra classique, on fait l'hypothèse que la réponse fonctionnelle est proportionnelle à la fois au nombre des proies et des prédateurs. Pour celui de De Angelis-Beddington (1975), on prend en compte les phénomènes de saturation (H) et d'interférence (I). Biologiquement H représente le temps que met un prédateur ayant attrapé une proie pour la consommer et la digérer, et I correspond à la rencontre et la compétition avec d'autres prédateurs. Le modèle de Brose fait les mêmes hypothèses que celui de De Angelis-Beddington à l'exception du terme d'interférence qui est négligé. La dernière forme est basée sur le modèle de Kawatsu et Kondoh (2018) avec l'effet de la saturation (B_1^{a-1}) en plus. a-1 et b-1 représentent la saturation et l'interférence.

TABLEAU I – Modèles de réponse fonctionnelle étudiés

Nom	Abréviation	$F(B_1, B_2)$
Lotka Volterra	LV	1
De Angelis-Beddington	DAB	$\frac{1}{(1+HB_1+IB_2)}$
Brose	BRO	$\frac{w^p}{1+HB_1}$
Lois de puissance	LP	$B_1^{a-1} B_2^{b-1}$

H et a-1 représentent l'effet de saturation. I et b-1 sont les effets de l'interférence. w est le terme de masse corporelle qui s'écrit comme une combinaison des masses corporelles des proies et des prédateurs que l'on déterminera. p est une constante.

Réponse fonctionnelle et expression du contrôle top-down λ

La force du contrôle top-down λ est définie ci-dessous. Par souci de lisibilité, $F(B_1, B_2)$ est noté F et représente une composante principale de λ . Le détail des calculs est disponible en ANNEXE 2.

$$\lambda = \frac{\left(1 + \frac{\partial \log F}{\partial \log B_1}\right) \left(1 + \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2}\right)}{\left(\frac{D_1}{AF} + \frac{B_2}{B_1} \frac{\partial \log F}{\partial \log B_1}\right) \left(\frac{D_2}{\epsilon AF} - \frac{B_1}{B_2} \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2}\right)} \quad (3)$$

A partir de cette équation (3), on peut exprimer λ pour chaque modèle de réponse fonctionnelle (TABLEAU II). Les calculs se trouvent en ANNEXE 2. Or λ résulte du rapport entre effet top-down et effet bottom-up, dont la dernière composante est due à l'autorégulation des populations des espèces étudiées. Cependant il existe très peu de mesures empiriques de l'autorégulation (SKALSKI et al.), il est donc uniquement possible d'obtenir des données pour le terme top-down $F(B_1, B_2)$. Néanmoins pour les modèles DAB et LP, les termes d'interférence et de saturation intègrent en partie les termes d'autorégulation (BARBIER et al., 2019), il est donc possible de négliger D_1 et D_2 dans ces cas. Cela permet de simplifier les analyses par la suite tout en gardant une bonne estimation de λ . Pour les modèles LV et BRO on ne négligera pas ces termes sans lesquels λ prendrait des valeurs infinies.

TABLEAU II – Expressions de λ en fonction de $F(B_1, B_2)$ (noté F).

Modèle	$F(B_1, B_2)$	λ
LV	1	$\lambda_{LV} = \frac{\epsilon A^2}{D_1 D_2}$
DAB	$1/(1 + HB_1 + IB_2)$	$\lambda_{DAB} = - \left(1 - \frac{F^3}{B_1 H}\right) \left(1 - \frac{F^3}{B_2 I}\right)$
BRO	$w^p/(1 + HB_1)$	$\lambda_{BRO} = \frac{\epsilon A (F^2 w^p - B_1 H/F)}{D_2 (D_1 F^2 w^p/A - B_2 H)}$
LP	$B_1^{a-1} B_2^{b-1}$	$\lambda_{LP} = - \frac{ab}{(1-a)(1-b)}$

Comparaison des modèles de réponse fonctionnelle

Pour choisir le modèle le plus adéquat macroécologiquement, il faut comparer les différents modèles de F. Pour cela, on estime les paramètres des modèles de réponse fonctionnelle à partir des valeurs empiriques de F_{obs} . En effet, on part de la relation suivante :

$$F_{obs} B_1 B_2 = C_{12} w_1 N_2 \quad (4)$$

C_{12} est le taux de prédation c'est-à-dire le nombre de proies tuées par un prédateur en 1 an, N_1 et N_2 sont les abondances respectives des proies et des prédateurs. Or, $B_i = N_i w_i$ pour i une espèce. On en déduit donc l'expression :

$$F_{obs} = \frac{C_{12}}{N_1 w_2} \quad (5)$$

Les modèles de F présentés précédemment (TABLEAU I) ont été testé en intégrant les hypothèses de lois d'échelle par l'expression des termes de saturation et d'interférence en fonction du métabolisme et de la masse corporelle. La comparaison a été réalisée à l'aide de différents critères. La qualité de prédiction a d'abord été vérifiée grâce aux critères d'Akaike Index Criterion (AIC) et de Bayesian Index Criterion (BIC). Ces critères permettent de déterminer les variables pertinentes du modèle et se définissent tels que (ANDERSON et al., 2004) :

$$AIC = 2 \left(k + \ln \sum_{i=1}^n (y_i - y_{pred_i})^2 \right) \quad (6)$$

$$BIC = n \ln \sum_{i=1}^n \frac{1}{n} (y_i - y_{pred_i})^2 + k \ln n \quad (7)$$

k est le nombre de paramètres à estimer, y est la valeur observée, y_{pred} est la valeur prédite par le modèle, n est le nombre d'observations.

D'après HURVICH et al. (1995), quand $n / k < 40$, il faut corriger les valeurs d'AIC. Dans cette étude, $n = 107$ et k vaut $\{2; 3; 4\}$ il est donc presque toujours nécessaire d'apporter une correction à l'AIC de la forme :

$$AIC_c = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \quad (8)$$

La meilleure qualité de modèle correspond à des valeurs minimales d'AIC, AICc et de BIC. On privilégiera la minimisation du BIC car celui-ci est meilleur pour la sélection de variables significatives et pénalise plus le nombre de paramètres, alors que l'AIC est meilleur pour la prédiction (RIPLEY, 2003).

Dans un deuxième temps, on vérifie que les paramètres du modèle sont correctement déterminés en s'assurant que la racine carrée des valeurs de la diagonale de la matrice des covariances soit assez faible. Dans le cas opposé, cela signifie qu'il existe une multitude de combinaisons de valeurs de paramètres pour lesquelles la prédiction serait de la même qualité.

Réponse fonctionnelle et dépendances allométriques

Pour le modèle LV traité par BARBIER et al. (2019), on peut faire différentes hypothèses de lois d'échelle entre les paramètres du modèle, le métabolisme et la masse corporelle. D'après les auteurs on peut écrire pour toute espèce i , l'autorégulation $D_i = D m_i$, le taux de croissance $g_1 = G m_1$ et le taux de mortalité $r_2 = -R m_2$, où D , G et R sont des constantes indépendantes de l'espèce. De plus, d'après BROSE et al. (2006), on peut aussi écrire $F(B_1, B_2) \sim m_2$. L'hypothèse sur λ de BARBIER et al. est donc que $\lambda \sim m_{ratio}$ dans le cas des carnivores, avec m_{ratio} le ratio des masses corporelles tel que $m_{ratio} = m_2 / m_1$.

Pour les autres modèles de réponse fonctionnelle, on utilise des paramètres d'interférence et de saturation. Or d'après ALJETLAWI et al. (2004), il existe des lois d'échelle entre le taux d'attaque (A) et la masse corporelle (w), ainsi qu'entre l'effet de saturation (H ou h) et la masse corporelle. Ces relations s'écrivent telles que : $A \sim a w$ et $H \sim s w$, où a et s sont des constantes. On pourra donc aussi chercher à intégrer des termes de masse corporelle et de métabolisme au sein de ces modèles, en modélisant les effets de saturation et d'interférence comme des fonctions de la masse corporelle $H = s w_2$ et $I = i w_1$, où i et s sont des constantes (GUZMAN et al., 2019).

Pour tester l'hypothèse $\lambda \sim m$, on calcule λ pour chaque forme de réponse fonctionnelle. On utilise les estimations des paramètres pour chaque modèle avec le plus faible BIC. Cela permet d'obtenir λ_{DAB} et λ_{LP} (TABLEAU II), car ils s'affranchissent des valeurs de D_1 et D_2 . Malheureusement, on ne peut pas calculer λ_{BRO} (aucune données sur D_1 et D_2), mais pour λ_{LV} il est possible de le déterminer directement grâce aux données empiriques (il sera alors noté λ_{obs}). Pour cela, d'après BARBIER et al. (2019), on calcule f la fraction de production des proies perdue au profit des prédateurs, qui est liée à λ_{obs} .

$$f = \frac{\text{Consommation}}{\text{Production}} = \frac{C_{12}N_2}{365(rp_1 + gr_1)N_1} \quad (9)$$

$$\lambda_{obs} = \frac{f}{(1-f)^2} \quad (10)$$

C_{12} est le taux de prédation qui est le nombre de proies tuées par un prédateur en 1 an, N_1 et N_2 sont les abondances respectives des proies et des prédateurs, rp_1 est le nombre de descendants nés par femelle en un jour et gr_1 est le taux de croissance journalier d'un individu. Ces taux contribuent ensemble à l'accroissement de la biomasse totale des proies, et peuvent être additionnées dans l'hypothèse de 2 processus indépendants.

Résultats

Relations allométriques entre m_{ratio} et w_{ratio}

La FIGURE 1 montre d'abord que de nombreux prédateurs consomment des proies plus grandes (Félinés et Canidés) ou avec un métabolisme plus lent (classe Aves). L'idée que les prédateurs consomment généralement des proies plus petites et avec un métabolisme plus rapide n'est donc pas toujours vraie. Les relations allométriques entre ratios métabolique et de masse corporelle mettent en évidence que les lois d'échelle $m \sim w^b$ diffèrent selon les classes de prédateurs. Les valeurs de b sont toutes négatives sauf pour la classe Aves (0.01). L'intervalle de valeurs de b suggéré par la littérature est [-0.33,-0.25] (KLEIBER, 1932 ; WHITE et al.,

2003), ce qui est proche de celui obtenu empiriquement [-0.33, -0.21] si on exclut les classes Aves (0.01) et Mammalia (-0.13). Le nombre d'interactions pour ces classes (Aves 22 806 et Mammalia 7804) contribuent beaucoup à l'augmentation de b pour l'ensemble des systèmes (-0.17). En effet sans ces 2 classes, l'exposant diminue et devient -0.21, ce qui est plus proche d'une loi de puissance -0.25. Pour comprendre pourquoi les classes Aves et Mammalia présentent des résultats différents, on étudie les systèmes Aves et Mammalia-proies plus précisément.

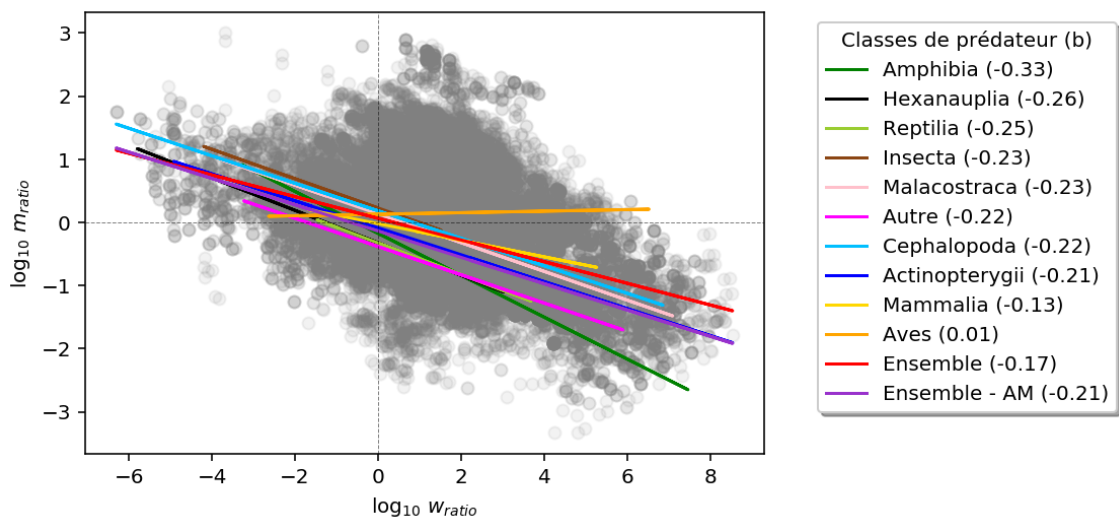


FIGURE 1 – Relations allométriques pour des prédateurs de différentes classes consommant tout type de proies. $m_{ratio} = m_2/m_1$ et $w_{ratio} = w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque classe de prédateur et l'ensemble des données sont placées à côté de la légende. La classe Ensemble - AM désigne les résultats pour toutes les classes des prédateurs sauf celles Aves et Mammalia.

Les FIGURES 2 et 3 présentent les relations allométriques pour des prédateurs des classes Aves ou Mammalia. Les régressions linéaires pour chaque classe de proie montrent des similarités entre ces prédateurs. Les proies des classes Mammalia et Aves suivent les mêmes tendances et se démarquent des autres proies (droite Mammalia + Aves sous celle de Sans Mammalia + Aves). Cela peut d'ailleurs expliquer les valeurs de b dans la FIGURE 1, puisque l'estimation de l'exposant est biaisée par ces tendances différentes. De plus, pour des proies des classes Mammalia et Aves, b s'approche de - 0.33 (-0.36 en FIGURE 2 et -0.28 en FIGURE 3) alors que pour les autres proies b est environ -0.25 (-0.26 en FIGURE 2 et -0.23 en FIGURE 3). On trouve donc des résultats qui s'approchent de ceux attendus par la littérature (KLEIBER, 1932 ; WHITE et al., 2003). Une autre

observation intéressante est que dans le cas des régressions Mammalia + Aves, les droites semblent passer par 0. On va donc tester si cela est valable pour tous les prédateurs consommant des proies de classe identique à la leur.

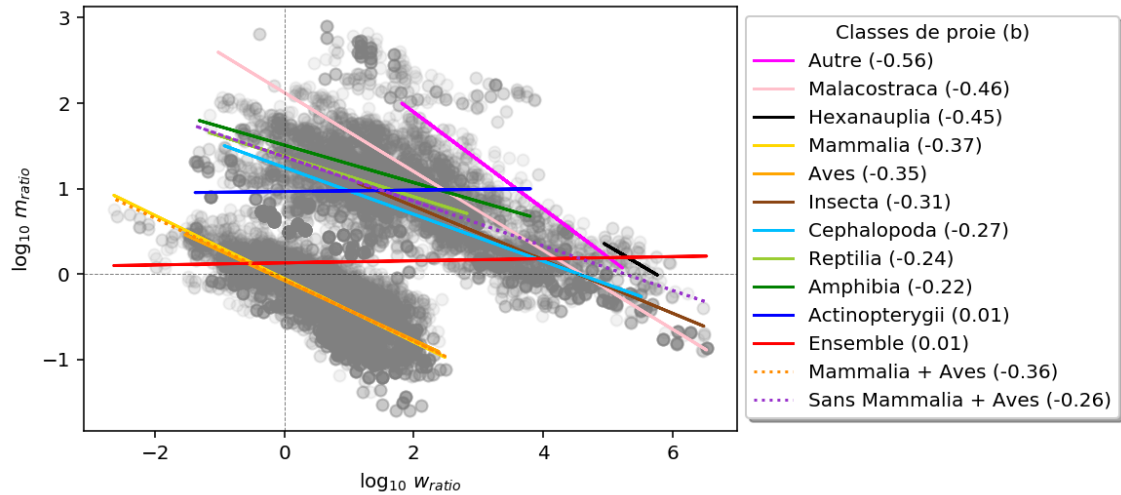


FIGURE 2 – Relations allométriques pour des prédateurs de la classe Aves consommant tout type de proies. $m_{ratio}=m_2/m_1$ et $w_{ratio}=w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque classe de proie et l'ensemble des données sont placées à côté de la légende. Des régressions linéaires ont aussi été réalisées pour des cas avec des proies des classes Mammalia et Aves (Mammalia + Aves) et pour toutes les autres classes exceptées les 2 précédentes (Sans Mammalia + Aves).

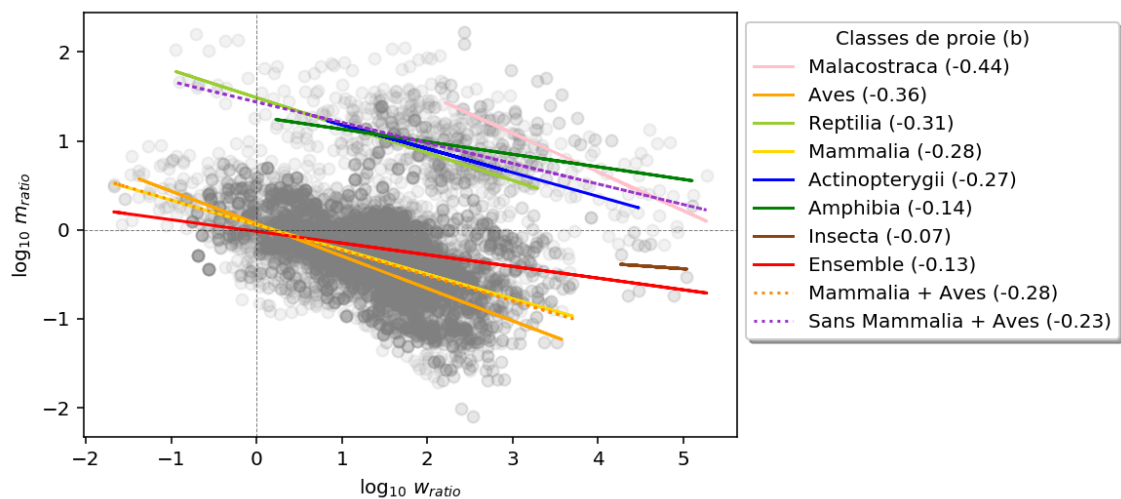


FIGURE 3 – Relations allométriques pour des prédateurs de la classe Mammalia consommant tout type de proies. $m_{ratio}=m_2/m_1$ et $w_{ratio}=w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque classe de proie et l'ensemble des données sont placées à côté de la légende. Des régressions linéaires ont aussi été réalisées pour des cas avec des proies des classes Mammalia et Aves (Mammalia + Aves) et pour toutes les autres classes exceptées les 2 précédentes (Sans Mammalia + Aves).

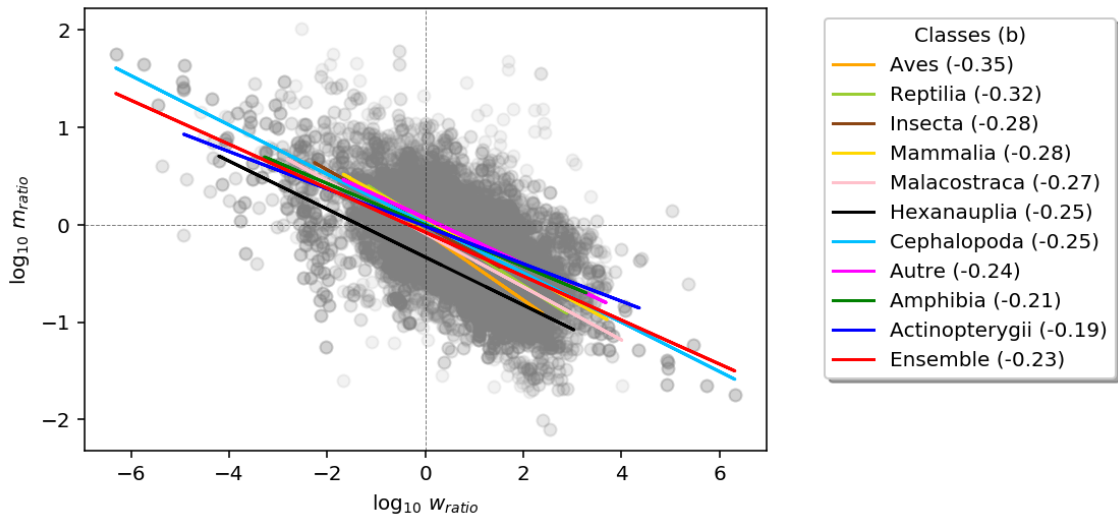


FIGURE 4 – Relations allométriques pour des prédateurs consommant des proies de la même classe qu’eux. $m_{ratio} = m_2/m_1$ et $w_{ratio} = w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque classe et l’ensemble des données sont placées à côté de la légende.

Lorsqu’on s’intéresse aux prédateurs consommant des proies de classe identique (FIGURE 4), les droites des régressions linéaires semblent passer par 0. A l’aide d’un test de Student, on fait l’hypothèse nulle que les ordonnées à l’origine valent toutes 0. Ce test statistique indique qu’on ne peut pas rejeter cette hypothèse (t-statistic -1.18 et p-value 0.27). De plus, quand on prend l’ensemble de ces systèmes, l’exposant b (-0.23) suit presque une loi -0.25 attendue par la littérature (KLEIBER, 1932), on vérifie donc aussi l’hypothèse des relations allométriques entre les ratios métabolique et de masse corporelle.

L’hypothèse concernant les dépendances de l’habitat et des stratégies des proies et des prédateurs sur les relations allométriques n’est pas concluante à l’échelle macroécologique. En FIGURES 5 et 6 sont tracées les régressions pour l’habitat et le type de mouvement des prédateurs. Seules ces FIGURES sont présentées car aucune tendance ne ressort avec les autres stratégies des espèces. En effet, pour les habitats (FIGURE 5) aucun ne montre de tendance particulière. Bien que pour les habitats terrestres b soient différents (-0.03), cela est uniquement dû aux cas particuliers des classes Aves et Mammalia comme vu précédemment. Pour les mouvements des prédateurs (FIGURE 6), on trouve des tendances, mais une analyse plus détaillée en lien avec la taxonomie serait

intéressante (non présentée ici). Or ces résultats sont en contradiction avec une étude récente (BROSE et al., 2019), suggérant que l'habitat et le type de mouvement des prédateurs contraignent les relations allométriques à une échelle macroécologique. Néanmoins les variables considérées par cette étude sont différentes car les lois allométriques recherchées sont entre masses de proie et de prédateur et non entre ratios métabolique et de masse corporelle.

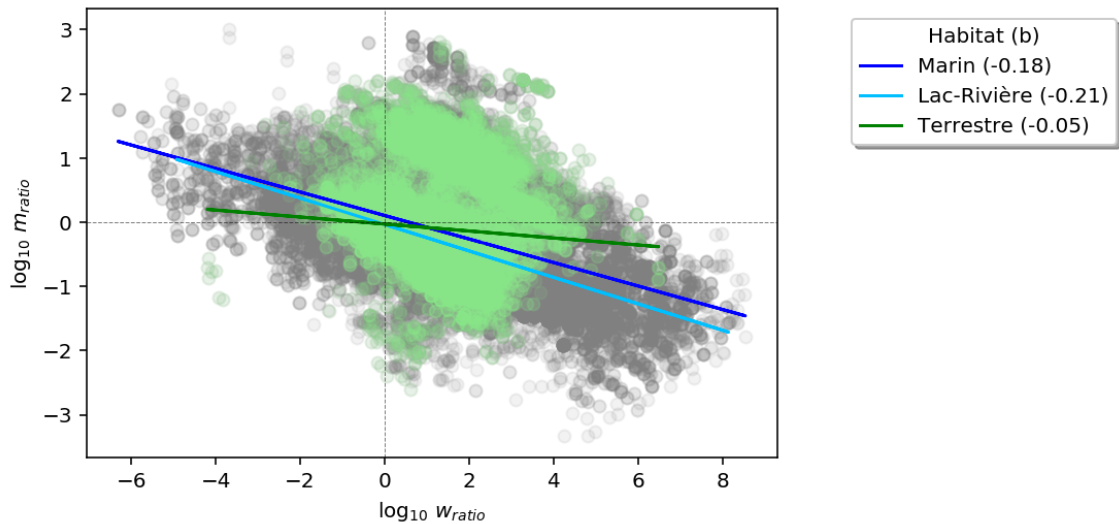


FIGURE 5 – Relations allométriques en fonction de l'habitat. $m_{ratio}=m_2/m_1$ et $w_{ratio}=w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque habitat sont placées à côté de la légende. Les points verts correspondent à l'habitat terrestre.

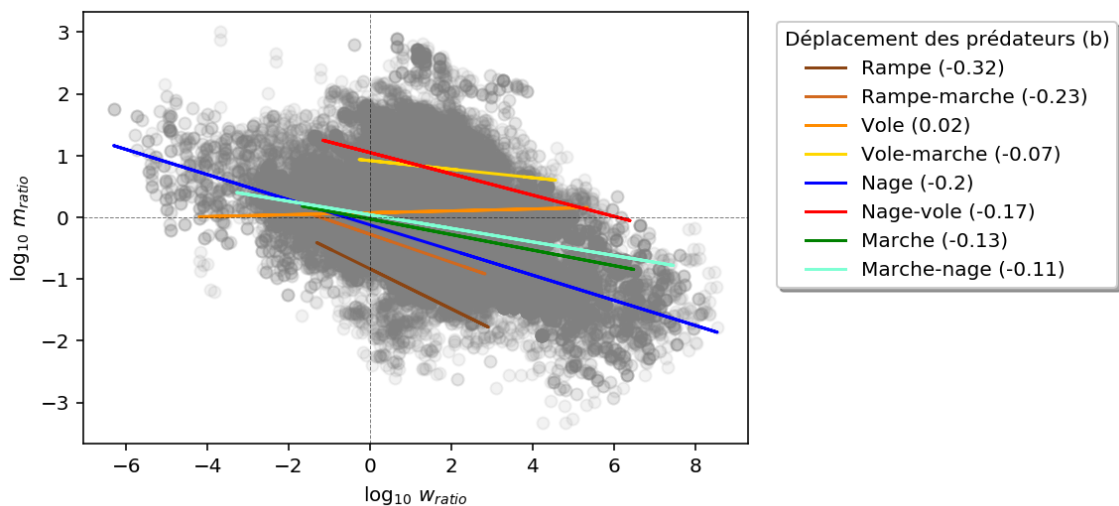


FIGURE 6 – Relations allométriques en fonction du mouvement des prédateurs. $m_{ratio}=m_2/m_1$ et $w_{ratio}=w_2/w_1$. Les droites sont les régressions linéaires de la forme $\log_{10} m_{ratio} = c + b \log_{10} w_{ratio}$ (où c est une constante). Les valeurs de b pour chaque type de mouvement des prédateurs sont placées à côté de la légende.

Forme mathématique de la réponse fonctionnelle

Pour déterminer le modèle de réponse fonctionnelle à une échelle macroécologique, on estime les paramètres et on compare les qualités de prédiction des modèles (TABLEAU III). Le modèle LV n'est pas représenté car il ne prend pas en compte les effets de saturation. Le BIC le plus faible correspond au modèle LP (-38.09), par conséquent le modèle à l'échelle macroécologique ne prend pas une forme classique Holling de type II. Le modèle macroécologique s'écrit donc $F = B_1^{-0.5} B_2^{-0.5}$, et on obtient $A F B_1 B_2 = 10^{-0.51} \sqrt{B_1 B_2}$.

TABLEAU III – Estimation des paramètres et comparaison des modèles de réponse fonctionnelle à l'échelle macroécologique

Modèle	$\log_{10}A$	$\log_{10}H$	$\log_{10}I$	a-1	b-1	AIC	AICc	BIC
BRO	-1.92 ± 0.56	-2.35 ± 0.6				13.39	13.51	11.81
DAB	-1.03 ± 2.91	-2.08 ± 2.94	-0.16 ± 2.96			14.77	15.00	-16.71
LP	-0.51 ± 0.28			-0.47 ± 0.07	-0.54 ± 0.08	14.37	14.60	-38.09

A est le taux d'attaque, H l'effet de saturation dans le modèle DAB et BRO, I l'effet d'interférence dans le modèle DAB, a et b sont respectivement les effets de saturation et d'interférence pour le modèle LP. Pour le modèle BRO, on a pris le cas de $p = 0$ afin de voir si le terme de saturation seul est un bon prédicteur de la réponse fonctionnelle.

Dépendances en m et w de la réponse fonctionnelle

A présent on ajoute les dépendances en m et w aux modèles de réponse fonctionnelle. Pour cela on multiplie les effets de saturation H et I et le taux d'attaque A par m ou w, comme suggéré par (ALJETLAWI et al., 2004). Le TABLEAU IV donne les expressions des modèles testés et leur notation.

TABLEAU IV – Comparaison des modèles de réponse fonctionnelle

Abbréviation	Modèle avec w	Abbréviation	Modèle avec m
BRO_w	$\frac{A w^p}{1+HB_1}$	BRO_m	$\frac{A m^p}{1+HB_1}$
DAB_w	$\frac{A}{1+H w B_1+I w B_2}$	DAB_m	$\frac{A}{1+H m B_1+I m B_2}$
LP_w	$A w^p B_1^{a-1} B_2^{b-1}$	LP_m	$A m^p B_1^{a-1} B_2^{b-1}$

Pour chaque modèle, on teste des valeurs de masse corporelle (w_{ratio} , w_1 , w_2) et de métabolisme (m_{ratio} , m_1 , m_2) différentes. Les indices w et m désignent les ratios w_2/w_1 et m_2/m_1 . Par exemple si on teste la dépendance en m_1 pour le modèle BRO, le modèle sera désigné par BRO_{m1} .

TABLEAU V – Modèles de réponse fonctionnelle avec dépendances en métabolisme et masse corporelle

Modèle	$\log_{10}A$	$\log_{10}H$	$\log_{10}l$	a-1	b-1	p	AIC	AICc	BIC
BRO_{w1}	-3.61 ± 0.15	-5.16 ± 0.33				-0.36 ± 0.07	15.34	15.57	13.77
BRO_{w2}	-3.18 ± 0.17	-4.47 ± 0.3				-0.4 ± 0.1	15.31	15.54	11.87
BRO_w	-1.77 ± 0.66	-2.2 ± 0.69				-0.06 ± 0.13	15.39	15.62	16.25
DAB_{w1}	-3.26 ± 0.16	-6.69 ± 0.37	-4.1 ± 0.27				15.44	15.67	18.94
DAB_{w2}	-3.13 ± 0.08	-5.71 ± 0.27	-4.19 ± 0.32				15.45	15.68	19.6
DAB_w	-1.11 ± 1.93	-1.95 ± 1.94	-1.02 ± 1.98				16.04	16.27	51.19
LP_{w1}	-0.85 ± 0.34			-0.41 ± 0.08	-0.5 ± 0.08	-0.11 ± 0.06	16.32	16.71	-36.28
LP_{w2}	-0.72 ± 0.31			-0.43 ± 0.07	-0.49 ± 0.08	-0.13 ± 0.09	16.33	16.72	-35.78
LP_w	-0.66 ± 0.32			-0.44 ± 0.07	-0.54 ± 0.08	0.1 ± 0.11	16.36	16.75	-34.29
BRO_{m1}	-4.69 ± 0.18	-5.48 ± 0.3				-1.63 ± 0.21	14.94	15.17	-7.83
BRO_{m2}	-1.8 ± 0.64	-2.11 ± 0.67				-0.52 ± 0.22	15.28	15.52	10.63
BRO_m	-1.87 ± 0.68	-2.3 ± 0.7				-0.02 ± 0.19	15.39	15.62	16.48
DAB_{m1}	$301.11 \pm 1.29.10^5$	$299.73 \pm 1.29.10^5$	$301.47 \pm 1.29.10^5$				15.45	15.69	19.78
DAB_{m2}	-1.29 ± 1.18	-2.9 ± 1.2	-0.38 ± 1.2				15.39	15.62	16.39
DAB_m	-2.21 ± 0.32	-3.62 ± 0.43	-0.95 ± 0.38				15.31	15.55	12.22
LP_{m1}	-1.52 ± 0.45			-0.48 ± 0.07	-0.42 ± 0.08	0.64 ± 0.23	16.22	16.62	-41.34
LP_{m2}	-0.61 ± 0.29			-0.38 ± 0.07	-0.5 ± 0.08	0.27 ± 0.18	16.33	16.72	-35.72
LP_m	-0.6 ± 0.33			-0.45 ± 0.07	-0.54 ± 0.08	-0.07 ± 0.15	16.37	16.76	-33.68

Le TABLEAU V donne les résultats des différentes comparaisons de modèles avec les dépendances en masse corporelle et en métabolisme. Dans un premier temps, on peut voir que les modèles DAB donnent de très mauvaises prédictions (BIC entre 12.22 et 51.19) et que les modèles BRO sont un peu mieux que les modèles DAB mais restent assez mauvais. Les meilleurs modèles restent donc les modèles LP (valeurs de BIC les plus faibles) comme vu précédemment. Le meilleur de tous les modèles est LP_{m_1} avec un BIC de -41.34. On peut voir que les paramètres des effets de saturation et d'interférence sont proches de celles déterminées dans le TABLEAU III. Le modèle LP_{m_1} (BIC : -41.34) est meilleur que le modèle LP (-38.09). On reste donc sur la même forme de réponse fonctionnelle avec en plus une dépendance en m_1 de la forme $A F B_1 B_2 = 10^{-1.5} \sqrt{B_1 B_2} m_1^{0.6}$. Il existe donc une dépendance entre F et m_1 comme on en avait fait l'hypothèse. Le métabolisme des proies contraindrait donc la réponse fonctionnelle.

Lien entre λ et m_{ratio}

A partir des données empiriques, le contrôle top-down (λ_{obs}) a été estimé, ce qui permet de tester l'hypothèse $\lambda_{obs} \sim m_{ratio}$. En FIGURE 7, aucune tendance ne ressort réellement entre λ_{obs} et m_{ratio} , par conséquent l'hypothèse ne semble pas être vérifiée. Des résultats similaires sont obtenus en testant $\lambda_{obs} \sim m_1$ et $\lambda_{obs} \sim m_2$, mais les graphiques ne sont pas présentés dans ce manuscrit. Or le calcul de λ_{obs} a pour hypothèse sous-jacente que le modèle est celui Lotka-Volterra, qui n'est pas le meilleur modèle à l'échelle macroécologique. Il est possible d'estimer λ_{LPm_1} , puisqu'on peut l'exprimer en fonction de a et b $\lambda_{LP} = -\frac{ab}{(1-a)(1-b)}$. Comme a-1 et b-1 valent -0.5 (TABLEAU IV) alors a et b ont pour valeur 0.5, ce qui donne $\lambda_{LP} = -1$. λ_{LP} est donc aussi indépendant de m_{ratio} , comme λ_{obs} . Dans le cas du modèle DAB, on utilise aussi les paramètres préalablement estimés pour le meilleur modèle de cette forme (BIC -16.71, TABLEAU III). L'expression de λ_{DAB} est la suivante : $\lambda_{DAB} = -\left(1 - \frac{F^3}{B_1 H}\right) \left(1 - \frac{F^3}{B_2 I}\right)$. Or dans ce cas H et I sont assez faibles (10^{-2} et $10^{-0.2}$ respectivement), les quotients $F^3 / B_1 H$ et $F^3 / B_2 I$ sont donc petits devant 1. On retrouve bien λ_{DAB} proche de -1 comme dans le cas de λ_{LP} . Malheureusement, il n'est pas possible d'estimer λ_{BRO} , car on ne connaît pas D_1 et D_2 .

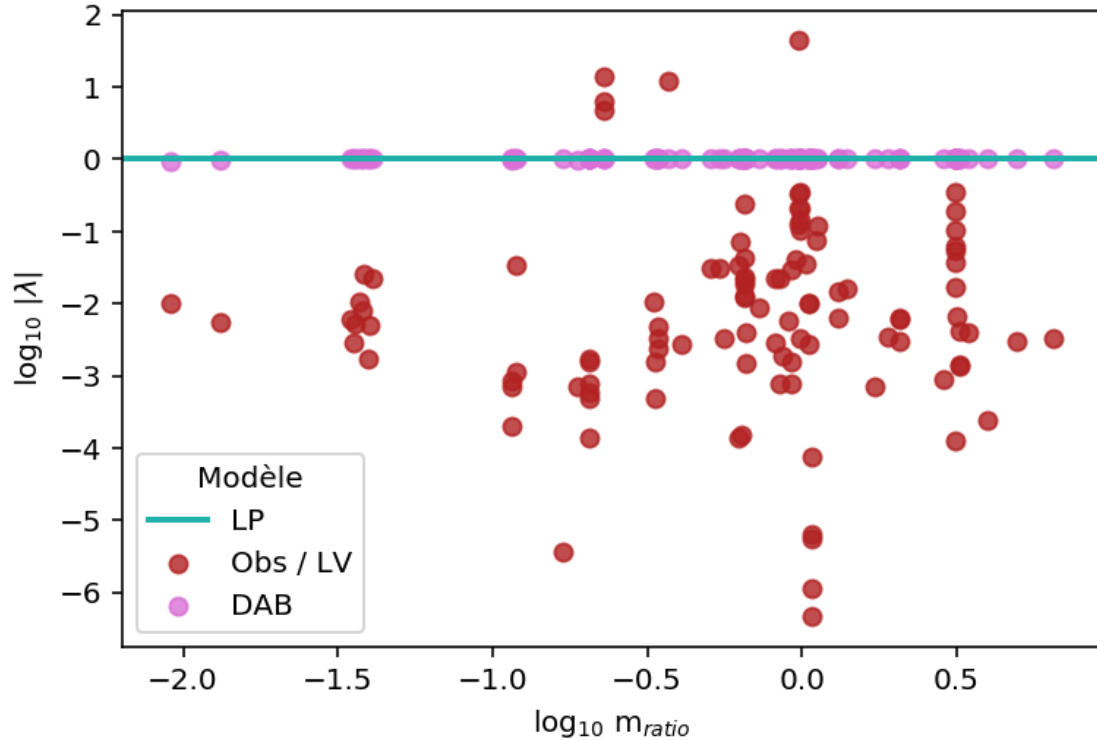


FIGURE 7 – Relation entre le contrôle top-down λ et m_{ratio} pour différents modèles de réponse fonctionnelle.

Discussion

En écologie trophique, comprendre les interactions entre proies et prédateurs est un objectif central. Les populations de proies sont notamment contrôlées par les prédateurs, mais la variation de l'intensité de ce contrôle top-down n'est pas encore cernée. Ce contrôle dépend de 2 composantes clés : les relations allométriques et la réponse fonctionnelle. Les premières suggèrent des lois d'échelle de la forme $m \sim w^b$ avec $b \in [-0.33, -0.25]$ (KLEIBER, 1932 ; WHITE et al., 2003), qui sont vérifiées pour les ratios proie-prédateur de taux métabolique et de masse corporelle au sein d'un groupe taxonomique, mais pas entre groupes. En effet, certaines classes de prédateurs, comme les mammifères et les oiseaux, présentent des lois de puissance différentes. La seconde composante, la réponse fonctionnelle, a été étudiée empiriquement et théoriquement dans de nombreux travaux (SKALSKI et al., 2001 ; BROSE et al., 2006 ; VUCIC-PESTIC et al., 2010 ; ARDITI et al., 2012), qui proposent des expressions mathématiques variées. L'expression la plus plausible dans nos données dépend de la racine carrée du produit des biomasses

des proies et des prédateurs ainsi que du métabolisme des proies à l'échelle macroécologique. Néanmoins la force du contrôle top-down, qui compare cette réponse fonctionnelle à la production de proies, ne semble pas être contrainte par le métabolisme ou la masse corporelle.

Relations allométriques entre m_{ratio} et w_{ratio}

Les classes de prédateurs Mammalia et Aves présentent des résultats particuliers puisque les exposants (-0.13 et 0.01 respectivement, FIGURE 1) ne s'approchent pas des valeurs -0.25 ou -0.33 attendues. Dans une étude (COHEN et al., 1993), les auteurs définissent des grandes classes métaboliques, où la prédation est accrue dans le sens vertébrés endothermiques - vertébrés ectothermiques - invertébrés. En effet, les prédateurs invertébrés consomment généralement d'autres invertébrés, alors que les prédateurs vertébrés endothermiques peuvent consommer des proies vertébrées et invertébrées. Cela permet d'apporter une explication aux résultats pour les prédateurs des classes Mammalia et Aves. Ceux-ci consomment un spectre plus large de classes de proies, c'est pourquoi on trouve 2 tendances pour les lois d'échelles en fonction de la classe des proies (Mammalia + Aves d'un côté et les autres classes de proies d'un autre). De plus, les valeurs de taux métabolique et de masse corporelle utilisées correspondent à des moyennes pour chaque espèce car les mesures pour les individus en interactions dans chaque études sont rares (BROSE et al., 2019). Cela signifie qu'il existe un biais possible dans l'estimation des relations allométriques, mais cette approximation ne semble pas trop influencer les résultats puisque dans le plupart des cas on trouve des exposants b proches de ceux trouvés dans la littérature.

BROSE et al. (2019) affirment que les traits des prédateurs sont plus importants que ceux des proies pour déterminer les relations allométriques. Ils mettent notamment en avant le type de mouvement des prédateurs et l'habitat. Cela n'est pas vraiment vérifié dans notre cas, mais cela peut être expliqué par le fait qu'on ne s'intéresse pas aux mêmes lois d'échelle. Dans l'étude de BROSE et al., les relations allométriques sont entre les masses corporelle des proies et des prédateurs, alors que dans ce manuscrit les relations auxquelles on s'intéresse

sont entre les ratios prédateur-proie du métabolisme et de la masse corporelle. De plus, un seul facteur (type de mouvement des espèces, prédateur actif, prédateur social, habitat, défenses des proies) est testé à la fois afin de comprendre les mécanismes impliqués dans ces relations allométriques et d'éviter des interactions entre de multiples facteurs difficiles à interpréter biologiquement.

Forme mathématique de la réponse fonctionnelle

La modèle macroécologique s'écrit $A F B_1 B_2 = 10^{-0.5} \sqrt{B_1 B_2} m_1^{0.6}$. Or B_1 et B_2 sont liées à cause des interactions trophiques, il y aurait donc potentiellement colinéarité ce qui signifie que l'on pourrait par exemple avoir des difficultés à identifier le meilleur modèle entre cette expression et des alternatives telles que $A F B_1 B_2 = 10^{-0.5} B_1 m_1^{0.6}$ ou $10^{-0.5} B_2 m_1^{0.6}$. D'après RAY-MUKHERJEE et al. (2014), une analyse de commonalité (résultats en TABLEAU VI) permet de vérifier s'il existe de la suppression, qui se définit comme la distorsion des coefficients de régressions à cause de la colinéarité entre différents prédicteurs. Il existe 3 types de suppression (PRUNIER et al., 2017), que l'on peut tester assez facilement. La suppression classique existe dans le cas où un prédicteur à une forte contribution alors qu'il n'est pas relié à la variable à expliquer. On trouve alors la somme des effets unique et commun proche de 0. Le deuxième type de suppression est dite réciproque. Elle est caractérisée par des effets communs pour la plupart négatifs. On ne se trouve donc pas dans les cas de suppression classique ou réciproque puisque tous les coefficients de commonalité sont supérieurs à 0.14. Enfin le dernier type de suppression est celle cross-over, pour laquelle les signes des poids β et des coefficients de structure sont opposés. Or, ces valeurs obtenues pour B_1 et B_2 sont toutes négatives donc on ne se place pas non plus dans ce cas. Les résultats de l'analyse permettent de conclure que B_1 et B_2 ne sont pas colinéaires et qu'il est possible de séparer leurs effets sur F.

TABLEAU VI – Résultats de l'analyse de commonalité

	B ₁	B ₂
Poids β	-0.46	-0.48
Coefficients de structure	-0.87	-0.88
Effet	Coefficients de commonalité	% Total
Effet unique de B ₁	0.1490	21.98
Effet unique de B ₂	0.1619	23.89
Effet commun de B ₁ et B ₂	0.3669	54.14
Total	0.6778	100.00

Les poids β sont les contributions à la régression linéaire de chaque variable standardisée quand les autres prédicteurs sont constants. Les coefficients de structure sont les corrélations entre les prédicteurs et la variable prédite. Les coefficients de commonalité correspondent à la variance expliquée par chaque effet unique et commun des prédicteurs.

Certains modèles de réponse fonctionnelle présentent de mauvais ajustements aux données, comme le modèle DAB_w avec le BIC le plus élevé (51.19). Or cela peut s'expliquer grâce à l'étude de DELONG (2014). Ce dernier étudie un modèle proche de DAB avec un terme d'interférence mutuelle qui est supposé dépendant de la masse corporelle. La conclusion est que cette dépendance n'est pas vérifiée, ce qui est en accord avec mes résultats même si le paramètre d'interférence mutuelle ne correspond pas exactement au terme d'interférence du manuscrit.

La réponse fonctionnelle prend une forme en racine carrée du produit des biomasses des proies et des prédateurs, ce qu'on peut interpréter spatialement. D'après BRAZA (2012), une réponse fonctionnelle avec $\sqrt{B_1}$ démontre que les prédateurs attaquent sur la périphérie d'un troupeau de proies, et d'après COSNER et al. (1999), une réponse fonctionnelle en $\sqrt{B_2}$ signifie que les prédateurs chassent en groupe. Cela semble compatible avec la présence d'une majorité de prédateurs mammifères qui chassent en groupe des proies vivant en troupeau dans le jeu de données, comme des loups chassant des élans ou des lions chassant des gnous et des zèbres. La forme de F dépend donc de certains systèmes prédateurs-proies et à une échelle macroécologique plus diversifiée taxonomiquement, on obtiendrait possiblement une autre forme mathématique de F. Cependant comme les études empiriques avec des mesures directes de taux d'attaque se limitent à des espèces facilement observables (Mammalia, Aves), le travail de généralisation à d'autres classes taxonomiques serait difficile.

Valeurs de λ et indépendance du m_{ratio}

Seuls 3 systèmes proies-prédateurs ont des valeurs de $\log_{10} \lambda > 0$, qui indique un fort contrôle top-down. Ces systèmes sont les suivants : Otaries de Kerguelen - Léopards de mer, Colobes roux de la Tana - Chimpanzés communs et Lemmings à collerette - Harfangs des neiges. La taxonomie ne semble donc pas avoir de rôle. Dans le jeu de données, les prédateurs sont potentiellement omnivores comme dans le cas des lycaons (*Lycaon pictus*) observés par R. D. ESTES et al. (1967), qui consomment des gazelles de Thomson (*Gazella thomsonii*), des gnous bleus (*Connochaetes taurinus*) et des gazelles de Grant (*Gazella granti*). Dans d'autres cas, les données ne sont pas toujours représentatives des principales interactions trophiques. En effet dans l'étude de M. MILLS et al. (1992), les lions tuent 30 % d'impalas (*Aepyceros melampus*), 14 % de zèbres des plaines (*Equus burchellii*) et 13 % de gnous bleus (*Connochaetes taurinus*), mais seules les abondances des zèbres et des gnous bleus sont fournies. D'ailleurs, la réponse fonctionnelle est souvent affectée par des espèces autres que les proies et les prédateurs (ABRAMS et al., 2000). Cela remet donc en cause l'hypothèse du modèle proie-prédateur utilisé où les interactions avec d'autres espèces sont négligées. Néanmoins cela reste un modèle intéressant car il est difficile de répertorier toutes les interactions d'une espèce avec d'autres espèces dans un milieu.

En FIGURE 7, λ_{LP} et λ_{DAB} valent -1, c'est pourquoi on utilise leur valeur absolue. La valeur absolue de λ quantifie l'importance relative des effets top-down et bottom-up, tandis que le signe permet de conclure à l'existence ou non de cascades trophiques (BARBIER et al., 2019). Dans cette étude une valeur négative de la force du contrôle top-down signifie qu'aucune cascade trophique n'est observée. Néanmoins, il est nécessaire de nuancer cette observation puisque les valeurs de λ sont des approximations des valeurs réelles, ce qui expliquerait la différence avec les différents λ_{obs} (tous positifs mais faibles) déterminés empiriquement.

L'hypothèse $\lambda \sim m_{ratio}$ n'est pas vérifiée probablement à cause d'autres hypothèses émises. En effet, BARBIER et al. (2019) supposent que $F \sim m_1$ ou m_2 et que $g_1 = G m_1$. Or λ est le ratio des effets top-down sur les effets bottom-up. Comme le jeu de données suggère $F \sim m_1$ et qu'on suppose que les effets bottom-up sont aussi proportionnels à m_1 , il apparaît logique qu'on ne trouve aucune dépendance entre λ et le métabolisme. Cela signifie donc que la force de contrôle top-down n'est pas contrainte par le métabolisme et la masse corporelle, néanmoins cela n'écarte pas la possibilité qu'elle soit contrainte par les proies et/ ou les prédateurs à travers un autre trait qui n'a pas été mesuré dans cette étude.

Conclusion

Ce manuscrit permet de confronter plusieurs approches théoriques et données macroécologiques pour tester des hypothèses de ces théories et voir si elles sont toujours applicables à une échelle macroécologique. La relation allométrique entre métabolisme et masse corporelle se vérifie pour les ratios prédateur-proie au sein des classes taxonomiques de prédateurs, mais cela n'est pas toujours le cas entre classes. Pour les classes de prédateurs avec un large spectre de proies (Aves et Mammalia), il est nécessaire de séparer les grandes classes métaboliques de proies vertébrés endothermiques des autres (vertébrés ectothermiques et invertébrés), comme suggéré par COHEN et al. (1993). Les lois de puissance ainsi établies vérifient bien les relations allométriques données dans la littérature, avec un exposant proche de -0.33 pour les mammifères et les oiseaux (WHITE et al., 2003) et un exposant -0.25 pour les autres (KLEIBER, 1932). Aucun autre facteur testé (type de mouvement des proies et prédateurs, prédateurs actifs et sociaux, défenses des proies, habitat) à part la taxonomie, n'a montré d'influence sur ces relations allométriques. Cela s'oppose à l'étude récente de BROSE et al. (2019), qui démontre que l'habitat et le type de mouvement des prédateurs sont des facteurs clés pour déterminer des lois d'échelle entre masse corporelle des proies et masse corporelle des prédateurs. Il serait d'ailleurs intéressant de refaire les mêmes analyses avec le jeu de données de cet article afin de pouvoir étendre ces conclusions à une échelle plus grande réunissant 290 réseaux trophiques.

A l'échelle macroécologique, la forme mathématique de la réponse fonctionnelle se distingue des cas dérivés de Lotka-Volterra et de Holling de type II. Le modèle macroécologique qui présente le meilleur accord avec le jeu de données s'écrit sous la forme $A F B_1 B_2 = 10^{-0.5} \sqrt{B_1 B_2} m_1^{0.6}$. Cette forme présente plusieurs particularités puisque le terme $\sqrt{B_1 B_2}$ est interprétable biologiquement et spatialement. En effet, cela signifie que les prédateurs du jeu de données chassent en groupe des proies qui vivent et se déplacent en troupeau (COSNER et al., 1999 ; BRAZA, 2012). Cela est d'ailleurs cohérent puisque la majorité des prédateurs sont des mammifères, comme les loups qui chassent l'élan ou les lions qui chassent les gnous. De plus, cette forme de réponse fonctionnelle suppose une dépendance en métabolisme des proies, ce qui vérifie l'hypothèse de BARBIER et al. (2019). Cependant leur seconde hypothèse que la force du contrôle top-down λ dépend du ratio métabolique n'est pas vérifiée que ce soit empiriquement ou théoriquement. L'intensité du contrôle top-down ne dépendrait donc pas de ces traits physiologique et morphologique, mais cela peut dépendre d'autres traits des espèces qui n'ont pas été pris en compte dans l'étude. Les termes d'autorégulation sont d'ailleurs inconnus dans ce modèle et seraient utiles pour estimer les valeurs exactes de λ . Des efforts dans l'estimation de l'autorégulation des populations pourrait donc aider à mieux comprendre les différents mécanismes en écologie trophique. En outre, il serait aussi intéressant de confronter ce travail à des données expérimentales sur le taux de prédation, puisque de nombreuses études existent à ce sujet et des données sont notamment disponibles dans des méta-analyses (ALJETLAWI et al., 2004 ; LI et al., 2018). Cela permettrait aussi sans doute de comprendre pourquoi les taux de prédation observés en expérimentation et en réalité diffèrent beaucoup, ainsi que de vérifier avec un plus grand nombre de systèmes proie-prédateur si la forme mathématique à l'échelle macroécologique reste la même.

Bibliographie

- ABRAMS, Peter A, 2000. The evolution of predator-prey interactions : theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*. T. 31, n° 1, p. 79–105.
- ABRAMS, Peter A ; GINZBURG, Lev R, 2000. The nature of predation : prey dependent, ratio dependent or neither ? *Trends in Ecology & Evolution*. T. 15, n° 8, p. 337–341.
- ALJETLAWI, Albashir A ; SPARREVIK, Erik ; LEONARDSSON, Kjell, 2004. Prey–predator size-dependent functional response : derivation and rescaling to the real world. *Journal of Animal Ecology*. T. 73, n° 2, p. 239–252.
- AMINOT, Alain ; KÉROUEL, Roger, 2004. *Hydrologie des écosystèmes marins : paramètres et analyses*. Editions Quae.
- ANDERSON, DR ; BURNHAM, K, 2004. Model selection and multi-model inference. *Second*. NY : Springer-Verlag, p. 63.
- ARDITI, Roger ; GINZBURG, Lev R, 2012. *How species interact : altering the standard view on trophic ecology*. Oxford University Press.
- ARRHENIUS, Fredrik ; HANSSON, Sture, 1993. Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. *Marine Ecology-Progress Series*. T. 96, p. 125–125.
- BARBIER, Matthieu ; LOREAU, Michel, 2019. Pyramids and cascades : a synthesis of food chain functioning and stability. *Ecology letters*. T. 22, n° 2, p. 405–419.
- BARRAQUAND, Frederic ; MURRELL, David J, 2013. Scaling up predator–prey dynamics using spatial moment equations. *Methods in Ecology and Evolution*. T. 4, n° 3, p. 276–289.
- BERG, Matty P ; KIERS, E Toby ; DRIESSEN, Gerard ; VAN DER HEIJDEN, MARCEL ; KOOL, Bob W ; KUENEN, Frans ; LIEFTING, Maartje ; VERHOEF, Herman A ; ELLERS, Jacintha, 2010. Adapt or disperse : understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*. T. 16, n° 2, p. 587–598.
- BORER, ET ; SEABLOOM, EW ; SHURIN, JB ; ANDERSON, KE ; BLANCHETTE, CA ; BROITMAN, B ; COOPER, SD ; HALPERN, BS, 2005. What determines the strength of a trophic cascade ? *Ecology*. T. 86, n° 2, p. 528–537.

- BRAZA, Peter A, 2012. Predator–prey dynamics with square root functional responses. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*. T. 13, n° 4, p. 1837–1843.
- BROOKER, Rob W ; CALLAGHAN, Terry V, 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients : a model. *Oikos*, p. 196–207.
- BROSE, Ulrich ; WILLIAMS, Richard J ; MARTINEZ, Neo D, 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology letters*. T. 9, n° 11, p. 1228–1236.
- BROSE, Ulrich et al., 2019. Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature ecology & evolution*.
- BROWN, James H ; GILLOOLY, James F ; ALLEN, Andrew P ; SAVAGE, Van M ; WEST, Geoffrey B, 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. T. 85, n° 7, p. 1771–1789.
- CHASE, Jonathan M, 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs ? *Trends in ecology & Evolution*. T. 15, n° 10, p. 408–412.
- COHEN, Joel E ; PIMM, Stuart L ; YODZIS, Peter ; SALDAÑA, Joan, 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of animal ecology*, p. 67–78.
- COSNER, Chris ; DEANGELIS, Donald L ; AULT, Jerald S ; OLSON, Donald B, 1999. Effects of spatial grouping on the functional response of predators. *Theoretical population biology*. T. 56, n° 1, p. 65–75.
- DELONG, John P, 2014. The body-size dependence of mutual interference. *Biology letters*. T. 10, n° 6, p. 20140261.
- DELONG, John P et al., 2015. The body size dependence of trophic cascades. *The American Naturalist*. T. 185, n° 3, p. 354–366.
- DUBESSET, Michel, 2000. *Le manuel du Système international d'unités : lexique et conversions*. Éditions Technip.
- ELTON, Charles S, 2001. *Animal ecology*. University of Chicago Press.

- ENQUIST, Brian J; BROWN, James H; WEST, Geoffrey B, 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*. T. 395, n° 6698, p. 163.
- ESTES, James A; TINKER, M Timothy; WILLIAMS, Terry M; DOAK, Daniel F, 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *science*. T. 282, n° 5388, p. 473–476.
- ESTES, James A et al., 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *science*. T. 333, n° 6040, p. 301–306.
- ESTES, Richard D; GODDARD, John, 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *The Journal of Wildlife Management*, p. 52–70.
- FREDERIKSEN, Morten; EDWARDS, Martin; RICHARDSON, Anthony J; HALLIDAY, Nicholas C; WANLESS, Sarah, 2006. From plankton to top predators : bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*. T. 75, n° 6, p. 1259–1268.
- FREEDMAN, HI; WALTMAN, Paul, 1984. Persistence in models of three interacting predator-prey populations. *Mathematical Biosciences*. T. 68, n° 2, p. 213–231.
- GUZMAN, Laura Melissa; SRIVASTAVA, Diane S, 2019. Prey body mass and richness underlie the persistence of a top predator. *Proceedings of the Royal Society B*. T. 286, n° 1902, p. 20190622.
- HATTON, Ian A; MCCANN, Kevin S; FRYXELL, John M; DAVIES, T Jonathan; SMERLAK, Matteo; SINCLAIR, Anthony RE; LOREAU, Michel, 2015. The predator-prey power law : Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science*. T. 349, n° 6252, p. aac6284.
- HULOT, Florence D; LACROIX, Gérard; LOREAU, Michel, 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom–up and top–down perturbations in pelagic food webs : a meta-analysis. *Oikos*. T. 123, n° 11, p. 1291–1300.
- HURVICH, Clifford M; TSAI, Chih-Ling, 1995. Model selection for extended quasi-likelihood models in small samples. *Biometrics*, p. 1077–1084.

- JENNINGS, Simon ; DE OLIVEIRA, Jose AA ; WARR, Karema J, 2007. Measurement of body size and abundance in tests of macroecological and food web theory. *Journal of Animal Ecology*. T. 76, n° 1, p. 72–82.
- JENNINGS, Simon ; MACKINSON, Steve, 2003. Abundance–body mass relationships in size-structured food webs. *Ecology Letters*. T. 6, n° 11, p. 971–974.
- JOST, Christian ; DEVULDER, Gregory ; VUCETICH, John A ; PETERSON, Rolf O ; ARDITI, Roger, 2005. The wolves of Isle Royale display scale-invariant satiation and ratio-dependent predation on moose. *Journal of Animal Ecology*. T. 74, n° 5, p. 809–816.
- KALINKAT, Gregor ; SCHNEIDER, Florian D ; DIGEL, Christoph ; GUILL, Christian ; RALL, Björn C ; BROSE, Ulrich, 2013. Body masses, functional responses and predator–prey stability. *Ecology letters*. T. 16, n° 9, p. 1126–1134.
- KARTASCHEFF, Boris ; HECKMANN, Lotta ; DROSSEL, Barbara ; GUILL, Christian, 2010. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology*. T. 3, n° 3, p. 195–208.
- KLEIBER, M, 1932. Body size and metabolism. *ENE*. T. 1, n° 9.
- LI, Yuanheng ; RALL, Björn C ; KALINKAT, Gregor, 2018. Experimental duration and predator satiation levels systematically affect functional response parameters. *Oikos*. T. 127, n° 4, p. 590–598.
- LIMA, Steven L, 2002. Putting predators back into behavioral predator–prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution*. T. 17, n° 2, p. 70–75.
- LOTKA, AJ, 1925. Elements of physical biology. Williams and Wilkins. *Baltimore, Md.*
- MAKARIEVA, Anastassia M ; GORSHKOV, Victor G ; LI, Bai-Lian ; CHOWN, Steven L ; REICH, Peter B ; GAVRILOV, Valery M, 2008. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life’s major domains : evidence for life’s metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. T. 105, n° 44, p. 16994–16999.
- MALTHUS, Thomas, 1798. An essay on the principle of population. Printed for J. Johnson. *St. Paul’s church-yard, London*, p. 1–126.

- MECHTLY, EA, 1973. The International System of Units : Physical Constants and Conversion Factors. Second Revision, p. 11.
- MILLS, L Scott ; SOULÉ, Michael E ; DOAK, Daniel F, 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*. T. 43, n° 4, p. 219–224.
- MILLS, MGL ; SHENK, TM, 1992. Predator–prey relationships : The impact of lion predation on wildebeest and zebra populations. *Journal of Animal Ecology*, p. 693–702.
- OATEN, Allan ; MURDOCH, William W, 1975. Functional response and stability in predator-prey systems. *The American Naturalist*. T. 109, n° 967, p. 289–298.
- PACE, Michael L ; COLE, Jonathan J ; CARPENTER, Stephen R ; KITCHELL, James F, 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in ecology & evolution*. T. 14, n° 12, p. 483–488.
- PASCUAL, Mercedes ; ROY, Manojit ; FRANC, Alain, 2002. Simple temporal models for ecological systems with complex spatial patterns. *Ecology Letters*. T. 5, n° 3, p. 412–419.
- PRUNIER, Jérôme G ; COLYN, Marc ; LEGENDRE, Xavier ; FLAMAND, Marie-Christine, 2017. Regression commonality analyses on hierarchical genetic distances. *Ecography*. T. 40, n° 12, p. 1412–1425.
- RALL, Björn C ; BROSE, Ulrich ; HARTVIG, Martin ; KALINKAT, Gregor ; SCHWARZMÜLLER, Florian ; VUCIC-PESTIC, Olivera ; PETCHEY, Owen L, 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*. T. 367, n° 1605, p. 2923–2934.
- RAY-MUKHERJEE, Jayanti ; NIMON, Kim ; MUKHERJEE, Shomen ; MORRIS, Douglas W ; SLOTOW, Rob ; HAMER, Michelle, 2014. Using commonality analysis in multiple regressions : a tool to decompose regression effects in the face of multicollinearity. *Methods in Ecology and Evolution*. T. 5, n° 4, p. 320–328.
- RIPLEY, Brian D, 2003. Model selection in complex classes of models. In : *Model selection in complex classes of models. Statistical Learning, AMSI meeting at UNSW (available from : [www. stats. ox/ripley/talks. html](http://www.stats.ox/ripley/talks.html)).*

- RITCHIE, Euan G ; MARTIN, Jennifer K ; JOHNSON, Christopher N ; FOX, Barry J, 2009. Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance : competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology*. T. 78, n° 4, p. 724–731.
- ROSSBERG, Axel G ; ISHII, R ; AMEMIYA, T ; ITOH, K, 2008. The top-down mechanism for body-mass–abundance scaling. *Ecology*. T. 89, n° 2, p. 567–580.
- SCHMITZ, Oswald J ; HAMBÄCK, Peter A ; BECKERMAN, Andrew P, 2000. Trophic cascades in terrestrial systems : a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*. T. 155, n° 2, p. 141–153.
- SCHMITZ, Oswald J ; KRIVAN, Vlastimil ; OVADIA, Ofer, 2004. Trophic cascades : the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*. T. 7, n° 2, p. 153–163.
- SCHMITZ, Oswald J ; PRICE, Jessica R, 2011. Convergence of trophic interaction strengths in grassland food webs through metabolic scaling of herbivore biomass. *Journal of Animal Ecology*. T. 80, n° 6, p. 1330–1336.
- SHURIN, Jonathan B ; BORER, Elizabeth T ; SEABLOOM, Eric W ; ANDERSON, Kurt ; BLANCHETTE, Carol A ; BROITMAN, Bernardo ; COOPER, Scott D ; HALPERN, Benjamin S, 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology letters*. T. 5, n° 6, p. 785–791.
- SINCLAIR, ARE ; MDUMA, Simon ; BRASHARES, Justin S, 2003. Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*. T. 425, n° 6955, p. 288.
- SKALSKI, Garrick T ; GILLIAM, James F, 2001. Functional responses with predator interference : viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology*. T. 82, n° 11, p. 3083–3092.
- SURYAN, Robert M ; IRONS, David B ; BROWN, Evelyn D ; JODICE, Patrick GR ; ROBY, Daniel D, 2006. Site-specific effects on productivity of an upper trophic-level marine predator : Bottom-up, top-down, and mismatch effects on reproduction in a colonial seabird. *Progress in Oceanography*. T. 68, n° 2-4, p. 303–328.

- TREBILCO, Rowan ; BAUM, Julia K ; SALOMON, Anne K ; DULVY, Nicholas K, 2013. Ecosystem ecology : size-based constraints on the pyramids of life. *Trends in ecology & evolution*. T. 28, n° 7, p. 423–431.
- VERHULST, Pierre-François, 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* T. 10, p. 113–126.
- VOLTERRA, Vito, 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Animal ecology*, p. 409–448.
- VUCIC-PESTIC, Olivera ; RALL, Björn C ; KALINKAT, Gregor ; BROSE, Ulrich, 2010. Allometric functional response model : body masses constrain interaction strengths. *Journal of Animal Ecology*. T. 79, n° 1, p. 249–256.
- WHITE, Craig R ; SEYMOUR, Roger S, 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. T. 100, n° 7, p. 4046–4049.
- WHITE, Craig R ; SEYMOUR, Roger S, 2004. Does basal metabolic rate contain a useful signal ? Mammalian BMR allometry and correlations with a selection of physiological, ecological, and life-history variables. *Physiological and Biochemical Zoology*. T. 77, n° 6, p. 929–941.
- WOODSON, C Brock ; SCHRAMSKI, John R ; JOYE, Samantha B, 2018. A unifying theory for top-heavy ecosystem structure in the ocean. *Nature communications*. T. 9, n° 1, p. 23.

ANNEXE I : Données des méta-analyses

ANNEXE I.1 : Méta-analyse sur les relations allométriques

Le jeu de données de la méta-analyse sur les relations allométriques sont disponibles [ici](#). Les données de masse corporelle (kg) et de métabolisme ($W.kg^{-1}$) sont essentiellement issues des études de WHITE et al. (2003) et MAKARIEVA et al. (2008). Ces valeurs correspondent aux valeurs moyennes par espèce car il est rare d'avoir les valeurs correspondant aux individus en interactions (BROSE et al., 2019). Les données relatives aux stratégies des proies et des prédateurs, à la taxonomie et à l'habitat proviennent des bases de données en ligne AnAge (Animal Ageing and Longevity), ADW (Animal Diversity World), Catalogue of Life et FishBase. Les stratégies des proies et des prédateurs consistent à considérer si les proies ont des défenses et si les prédateurs chassent collectivement et activement, ainsi que leur type de déplacement.

ANNEXE I.2 : Méta-analyse sur la réponse fonctionnelle

La méta-analyse sur la réponse fonctionnelle comporte des données relatives aux abondances N_1 et N_2 (ind) et aux densités d_1 et d_2 (ind.km²) des proies et des prédateurs, à la zone d'étude (km²) et au taux de consommation de proies par les prédateurs ou taux d'attaque C_{12} (proies.pred⁻¹.an⁻¹). Les informations de taxonomie, de taux de croissance gr_1 (j⁻¹) et du nombre de descendants nés par femelle rp_1 (j⁻¹) sont issues des bases de données Catalogue of Life et AnAge (Animal Ageing and Longevity). F correspond à la réponse fonctionnelle, production à la production des proies en 1 an, consommation à la consommation des prédateurs en 1 an, f est la fraction de production des proies perdue au profit des prédateurs et λ correspond à λ_{obs} la force du contrôle top-down estimé empiriquement. Les données de cette méta-analyse sont disponibles [ici](#).

TABLEAU VII – Formules de conversion utilisées pour standardiser les données

Variabes	Unités études	Formules de conversion
Métabolisme (m en W.kg ⁻¹)	kJ.j ⁻¹	$\frac{1000 \text{ kJ.j}^{-1}}{86400 \text{ w}}$
Métabolisme (m en W.kg ⁻¹)	mg/L O ₂ .kg ⁻¹ .h ⁻¹	20 $\frac{1.429 \text{ mg/L O}_2.\text{kg}^{-1}.\text{h}^{-1}}{3600}$
Métabolisme (m en W.kg ⁻¹)	kcal.j ⁻¹	1000 $\frac{4.184 \text{ kcal.j}^{-1}}{86400 \text{ w}}$
Abondance (N en ind)	ind.km ²	$\frac{d}{\text{superficie}}$
Densité (d en ind.km ²)	ind.ha ⁻¹	$\frac{\text{ind.ha}^{-1}}{0.01}$

Certaines données ont dû être converties afin de pouvoir comparer les différents systèmes biologiques observés et les résultats obtenus pour chacun. Les unités de l'étude et les conversions utilisées sont présentées dans le TABLEAU VII . En réalité, le métabolisme désigne le taux métabolique massique, que l'on a abrégé par soucis de simplicité. Les formules ci-dessous utilisent les conversions suivantes : 1W = 1 J.s⁻¹ (DUBESSET, 2000), 1h = 3 600 s et 1j = 86 400 s (DUBESSET, 2000), O₂ (mg/L) = 1.429 O₂ (mL/L) (AMINOT et al., 2004), 1 mL/L O₂ = 20 J (MAKARIEVA et al., 2008), 1 cal = 4.18 J (MECHTLY, 1973).

ANNEXE II : Force du contrôle top-down λ

Le modèle proie-prédateur utilisé est le suivant :

$$\frac{dB_1}{dt} = f_1(B_1, B_2) = g_1 B_1 - D_1 B_1^2 - AB_1 B_2 F(B_1, B_2) \quad (11)$$

$$\frac{dB_2}{dt} = f_2(B_1, B_2) = -r_2 B_2 - D_2 B_2^2 + \epsilon AB_1 B_2 F(B_1, B_2) \quad (12)$$

1 et 2 font respectivement référence aux proies et aux prédateurs. B_1 et B_2 sont les biomasses, D_1 et D_2 sont les taux d'autorégulation, g_1 est le taux de croissance intrinsèque des proies, r_2 est le taux de mortalité des prédateurs, ϵ est l'efficacité de conversion, A est le taux d'attaque, et $F(B_1, B_2)$ est un facteur qui décrit comment la réponse fonctionnelle diffère de celle de Lotka-Volterra (si $F(B_1, B_2)=1$, cela donne le cas classique Lotka-Volterra).

La matrice jacobienne à l'équilibre $B_i=B_i^*$ est définie telle que :

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial B_1}(B_1^*, B_2^*) & \frac{\partial f_1}{\partial B_2}(B_1^*, B_2^*) \\ \frac{\partial f_2}{\partial B_1}(B_1^*, B_2^*) & \frac{\partial f_2}{\partial B_2}(B_1^*, B_2^*) \end{pmatrix} \quad (13)$$

Par soucis de simplicité, $F(B_1, B_2)$ sera noté F ultérieurement. Après quelques calculs, on peut déterminer les termes de la matrice jacobienne.

$$\frac{1}{B_1^*} J_{11} = -D_1 - AB_2^* \frac{\partial F}{\partial B_1} \quad (14)$$

$$\frac{1}{B_1^*} J_{12} = -A \left(F + B_2^* \frac{\partial F}{\partial B_2} \right) \quad (15)$$

$$\frac{1}{B_2^*} J_{21} = \epsilon A \left(F + B_1^* \frac{\partial F}{\partial B_1} \right) \quad (16)$$

$$\frac{1}{B_2^*} J_{22} = -D_2 + \epsilon AB_1^* \frac{\partial F}{\partial B_2} \quad (17)$$

La force de contrôle top-down λ peut s'exprimer à partir de la matrice jacobienne puisque J_{11} et J_{22} représentent les effets d'autorégulation des proies et des prédateurs alors que J_{12} et J_{21} sont les effets d'un niveau trophique sur un autre.

$$\lambda = -\frac{J_{12}J_{21}}{J_{11}J_{22}} \quad (18)$$

A l'aide des équations (6), (7), (8) et (9), on peut réécrire l'expression de λ .

$$\lambda = \frac{\epsilon A^2 \left(F + B_1 \frac{\partial F}{\partial B_1} \right) \left(F + B_2 \frac{\partial F}{\partial B_2} \right)}{\left(D_1 + AB_2 \frac{\partial F}{\partial B_1} \right) \left(D_2 - \epsilon AB_1 \frac{\partial F}{\partial B_2} \right)} \quad (19)$$

Et comme $\frac{\partial \log F}{\partial \log B} = \frac{B}{F} \frac{\partial F}{\partial B}$, on retrouve donc l'expression λ précédemment donnée dans ce manuscrit :

$$\lambda = \frac{\left(1 + \frac{\partial \log F}{\partial \log B_1} \right) \left(1 + \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2} \right)}{\left(\frac{D_1}{AF} + \frac{B_2}{B_1} \frac{\partial \log F}{\partial \log B_1} \right) \left(\frac{D_2}{\epsilon AF} - \frac{B_1}{B_2} \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2} \right)} \quad (20)$$

Pour chaque modèle de réponse fonctionnelle, on peut déterminer algébriquement λ . Or λ s'exprime en fonction de D_1 et D_2 les termes d'autorégulation, pour lesquels il n'y a pas de données. Comme pour les modèles DAB et LP les termes d'interférence et de saturation prennent en compte une partie de l'autorégulation des espèces étudiées, il est possible de négliger D_1 et D_2 dans ces cas. Néanmoins on ne peut pas utiliser cette simplification pour LV et BRO (un ou l'ensemble des termes d'interférence et de saturation est manquant) sinon λ prendrait des valeurs infinies.

Dans le cas classique de LV, $F = 1$ et $\frac{\partial \log F}{\partial \log B} = 0$. On retrouve alors l'expression suivante :

$$\lambda_{LV} = \frac{\epsilon A^2}{D_1 D_2} \quad (21)$$

Dans le cas de BRO, $F = w^p / (1 + HB_1)$. Les dérivées partielles s'écrivent :

$$\frac{\partial \log F}{\partial \log B_1} = -\frac{B_1 H}{F^3 w^p} \text{ et } \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2} = 0 \quad (22)$$

On trouve donc l'expression de λ_{BRO}

$$\lambda_{BRO} = \frac{\epsilon A (F^2 w^p - B_1 H / F)}{D_2 (D_1 F^2 w^p / A - B_2 H)} \quad (23)$$

Pour les modèles DAB et LP, on se place dans le cas où $D_1, D_2 \approx 0$. Après calculs, cela permet de simplifier l'expression de λ donnée par l'équation (12) comme suit :

$$\lambda = - \left(1 + \frac{1}{\partial \log F / \partial \log B_1} \right) \left(1 + \frac{1}{\partial \log F / \partial \log B_2} \right) \quad (24)$$

Dans le cas de DAB, $F = 1 / (1 + HB_1 + IB_2)$. Les dérivées partielles sont donc :

$$\frac{\partial \log F}{\partial \log B_1} = -\frac{B_1 H}{F^3} \quad \text{et} \quad \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2} = -\frac{B_2 I}{F^3} \quad (25)$$

On trouve donc l'expression de λ_{DAB}

$$\lambda_{DAB} = - \left(1 - \frac{F^3}{B_1 H} \right) \left(1 - \frac{F^3}{B_2 I} \right) \quad (26)$$

Dans le cas de LP, $F = B_1^{a-1} B_2^{b-1}$ et $\log_{10} F = (a-1) \log_{10} B_1 + (b-1) \log_{10} B_2$. Les dérivées partielles correspondantes sont alors :

$$\frac{\partial \log F}{\partial \log B_1} = a - 1 \quad \text{et} \quad \frac{\partial \log F}{\partial \log B_2} = b - 1 \quad (27)$$

On trouve donc l'expression de λ_{LP}

$$\lambda_{LP} = -\frac{ab}{(1-a)(1-b)} \quad (28)$$

	Diplôme : Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences Agronomiques Spécialité : Ingénieur Agronome Spécialisation / option : Master de Modélisation en Ecologie (U. Rennes 1) Enseignant référent : Frédéric Hamelin
Auteur : Laurie WOJCIK Date de naissance : 19 / 06 / 1995	Organisme d'accueil : Station D'Ecologie Théorique et Expérimentale - Centre de Théorie et Modélisation de la Biodiversité
Nb pages : 46 Annexe(s) : 5	Adresse : 2 route du CNRS 09200 Moulis
Année de soutenance : 2019	Maître de stage : Matthieu Barbier
Titre : Entre théorie trophique et données macroécologiques : relations allométriques et réponse fonctionnelle	
Title : Between trophic theory and macroecological data : allometric relations and functional response	
Résumé : Ce manuscrit s'intéresse à une question fondamentale en écologie trophique : comment expliquer la variation de la force du contrôle (top-down) des proies par les prédateurs selon les écosystèmes ? Grâce à une confrontation entre données macroécologiques et modèles mathématiques, plusieurs hypothèses théoriques sont testées. Dans la littérature, les relations allométriques et la réponse fonctionnelle sont des composantes clés du contrôle trophique. Des lois d'échelle ont été établies entre métabolisme (m) et masse corporelle (w) de la forme $m \sim w^b$ avec $b \in [-0.33, -0.25]$, qui sont vérifiées pour les ratios prédateur-proie au sein d'une classe taxonomique, mais pas entre classes. Les stratégies des espèces et l'habitat ne modifient pas ces lois. La réponse fonctionnelle a été mesurée dans de nombreuses études expérimentales pour des systèmes particuliers, et avec des expressions mathématiques variées. Le meilleur modèle pour les données macroécologiques présente une expression différente, en racine carrée du produit des biomasses des proies et des prédateurs et en métabolisme des proies. Cela concorde avec des expressions proposées pour des prédateurs chassant en groupe des proies vivant en troupeau. En comparant réponse fonctionnelle et production des proies, on détermine la force du contrôle top-down, qui ne semble pas contrainte par le métabolisme ou la masse corporelle. D'après la théorie, une estimation plus précise de ce contrôle nécessite l'autorégulation, qui est inconnue pour la plupart des populations étudiées. Ces résultats exploratoires, basés sur des données empiriques, devraient être confrontés à des méta-analyses expérimentales et étendus avec plus de données.	
Abstract: This manuscript addresses an essential question in trophic ecology: how to explain the cross-ecosystem variation in the strength of (top-down) control of preys by predators. By confronting macroecological data and mathematical models, several theoretical assumptions are tested. In the literature, allometric relations and functional response are claimed to be key components of trophic control. Scaling laws have been proposed between metabolism (m) and body mass (w) in the form $m \sim w^b$ with $b \in [-0.33, -0.25]$, and we find similar laws for predator- prey ratios within a taxonomic class, but not between classes. Species strategies and habitat do not appear to modify these laws. Functional response has been estimated in many studies focusing on particular systems, and using several mathematical expressions. The best-fit model for our macroecological data exhibits an unusual power-law scaling, the square root of the product of prey and predator biomasses and the prey metabolism. This agrees with expressions proposed for predators hunting in groups and preys living in herds. Comparing this functional response to prey production yields an estimate of the strength of top-down control, which does not seem to be constrained by metabolism or body mass. According to theory, a more precise estimate of top-down control strength involves the intensity of self-regulation, which is unknown for most populations in our dataset. These exploratory results, based on observational data, should be confronted to meta-analyses of experimental data, and expanded using larger datasets.	
Mots-clés : réponse fonctionnelle, allométrie, métabolisme, masse corporelle, top-down	
Key Words: functional response, allometry, metabolism, body mass, top-down	