

Ciência & Ambiente



Teoria Ecológica

39

Quelle est l'importance de la théorie écologique pour la science et les scientifiques? Quelles seraient les tendances, les directions, les significations que l'on peut dégager de l'ensemble du savoir acquis dans le domaine de l'écologie? Enfin, quels impacts peuvent avoir ces connaissances lorsqu'elles sont mises à la disposition de la société du XXI^e siècle?

La théorie écologique, surtout après l'émergence de la pensée écosystémique, a entraîné sans aucun doute une véritable révolution dans la manière dont on voit le monde. Jamais les relations entre l'humanité et la nature ne pourraient être les mêmes après la solution ingénieuse et sensible proposée par le jeune écologue américain Raymond Lindeman, au début des années 1940, pour ce qui serait défini comme l'unité écologique fondamentale, c'est-à-dire l'écosystème.

Les divers mouvements contemporains, en particulier ceux qui ont affaire à l'environnement dont l'influence est aujourd'hui considérable à l'échelle globale, se nourrissent des principes et des progrès de la science écologique. À propos la systématisation des connaissances de cette nouvelle branche scientifique a été enregistrée au fur et à mesure de leurs progrès par des écologues renommés tels que Eugène Odum, Ramón Margalef et Roger Dajoz. Par

ailleurs, l'histoire de l'écologie, avec toute sa richesse et complexité se construit aujourd'hui dans des oeuvres admirables signées par Pascal Acot, Jean-Paul Deléage, Jean-Marc Drouin et d'autres encore.

Il faut remarquer cependant que la science en général a éprouvé dans les dernières décennies un rythme de spécialisation de plus en plus intense et qu'elle a vu multiplier le volume de sa production. Une telle combinaison encourage la pulvérisation des savoirs, ce

*La théorie écologique,
surtout après l'émergence
de la pensée écosystémique,
a entraîné sans aucun
doute une véritable
révolution dans la manière
dont on voit le monde.*

qui demande de nouveaux et continus efforts de synthèse, surtout quand on veut comprendre le sens des informations produites par de différents chercheurs d'inégales régions de la planète. Autrement dit, il s'impose de

temps en temps l'établissement de ce que l'on appelle "l'état d'art" d'un certain nombre de connaissances.

C'est avec cet esprit que les éditeurs de *Ciência & Ambiente* ont choisi la **Théorie Écologique** pour thème de ce numéro. On présente ici un bilan aussi général que possible de la science écologique et des principales recherches entreprises à l'heure actuelle dans ce champs de la connaissance humaine, considérée par tous comme vital.

De même que pour la 34^e édition consacrée aux **Changements Climatiques**, nous essayons encore une fois le rapprochement productif entre des

CRITIQUES RÉCENTES ET PERSPECTIVES ACTUELLES DE LA THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

*Denis Couvet
Anne Teyssède*

Un écosystème peut être schématisé sous la forme d'un ensemble de flux, de stockage et de transformation de l'énergie et de la matière entre grands compartiments (atmosphère, fraction abiotique du sol, organismes autotrophes, consommateurs primaires...), et l'écologie des écosystèmes s'est d'abord intéressée aux lois de la matière dictant ces différents phénomènes. Mais il peut aussi être vu comme un système dynamique formé d'un réseau trophique d'espèces en interaction entre elles et avec leur biotope qui évolue au fil du temps, du fait des multiples interactions, migrations et adaptations de ses membres. Portant à la fois sur la diversité spécifique et infra-spécifique (diversité "généro-spécifique" dans la suite de ce texte), la sélection naturelle influence nécessairement les stocks et flux de matière dans les écosystèmes. En postulant que la sélection maximise les flux d'énergie au sein de l'écosystème, Lotka¹ souligne la pertinence des lois de l'évolution pour comprendre et prédire l'organisation des écosystèmes.

CRÍTICAS RECENTES E PERSPECTIVAS ATUAIS DA TEORIA DOS ECOSSISTEMAS

Um ecossistema pode ser esquematizado sob a forma de um conjunto de fluxos, estocagens e transformação da energia e da matéria entre grandes compartimentos (atmosfera, fração abiótica do solo, organismos autotróficos, consumidores primários...). Entretanto, a ecologia dos ecossistemas interessou-se inicialmente pelas leis da matéria que ditavam esses diferentes fenômenos. Mas o ecossistema também pode ser visto como um sistema dinâmico formado por uma rede trófica de espécies que interagem entre si e seu biótopo, conjunto que evolui no decorrer do tempo, devido às múltiplas interações, migrações e adaptações de seus membros. Tendo por objeto ao mesmo tempo a diversidade específica e a intra-específica (ou diversidade "geno-específica", conforme o texto a seguir), a seleção natural influencia necessariamente os estoques e fluxos de matéria nos ecossistemas. Postulando que a seleção maximiza os fluxos de energia no interior dos ecossistemas, Lotka¹ assinala a pertinência das leis da evolução para compreender e prever a organização dos mesmos.

Eco-évolution et changements globaux

De ces deux types de lois, de la matière et de l'évolution, résulte une dialectique entre biodiversité et environnement, chacun étant le produit de l'autre. La réponse des individus à la sélection modifie leurs interactions avec leur environnement; en retour la modification de ces interactions affecte leur évolution (figure 1).

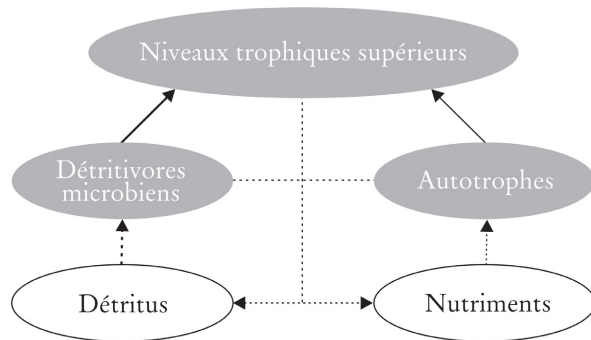


Figure 1: Schéma d'un écosystème représentant les compartiments biotiques et abiotiques majeurs. En gris les communautés vivantes (correspondant à un réseau écologique, d'interactions entre de multiples espèces). L'écosystème dépend de différents types d'interactions, en continu les relations trophiques au sein de la biocénose, en pointillé les fonctions écosystémiques correspondant à des interactions entre matières et organismes vivants, consommation et recyclage.²

Cette dialectique a reçu le nom de *rétroaction éco-évolutive*, ou *éco-évolution*³. Considérer ce régime de sélection prend toute son importance lorsque les réponses évolutives sont d'une vitesse comparable à celle des processus écologiques. Les ripi-sylves sont des exemples spectaculaires des effets rapides et majeurs de cette éco-évolution. La morphologie des îles, des berges, des cours d'eau, varie en interaction étroite avec la composition des communautés, végétales (arbres...) et animales (castors...)⁴.

Les changements globaux se caractérisent à la fois par des modifications du milieu physico-chimique (températures, précipitations, pH des océans, concentrations en azote et phosphate) et des communautés vivantes (déclin des espèces spécialistes, raréfaction des niveaux trophiques supérieurs...)⁵ Les changements globaux, en modifiant le régime de sélection, devraient affecter les propriétés des écosystèmes, au-delà des effets du déclin de la biodiversité.

Nous examinerons les propriétés majeures de cette éco-évolution, ses effets émergents, son rôle dans la résilience des écosystèmes face aux changements globaux.

¹ LOREAU, M. Ecosystem development explained by competition within and between material cycles. *Proc. Roy. Soc. London B*, 265: 33-38, 1998.

² OLFF, H.; ALONSO, D.; BERG, M. P.; ERIKSSON, B. K.; LOREAU, M.; PIERSMA, T. & ROONEY, N. Parallel ecological networks in ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364:1755-1779, 2009.

³ POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364:1629-1640, 2009.

⁴ CORENBLIT, D.; STEINGER, J.; GURNELL, A. M. & NAIMAN, R. J. Plants intertwine fluvial landform dynamics: a niche construction for riparian systems. *Global Ecol. Biog.*, 18:507-520, 2009.

⁵ MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Ecosystems and human well being: a framework for assessment*. New York: Island Press, 2005.

Sélection système-dépendante

L'éco-évolution des populations et communautés diffère de la coévolution parce qu'elle implique également le biotope; et parce que, dans les cas les plus simples, elle peut n'engager qu'une seule espèce en interaction avec son biotope.

Les contraintes physico-chimiques limitant l'univers des possibles, cette interaction est plus à même d'avoir des propriétés émergentes⁶ que les processus évolutifs opérant indépendamment des lois de la matière.

Phénotype étendu: constructeurs de niche et ingénieurs des écosystèmes

La notion de phénotype étendu, associant l'individu et ses effets sur l'environnement, aide à formaliser cette éco-évolution, en s'appuyant sur deux autres concepts.

La *construction de niche*, désignant les activités de modification de l'environnement bénéficiant aux organismes qui les effectuent: construction de barrages par les castors, de nids, terriers et autres abris par d'innombrables espèces animales, manipulation du comportement des hôtes par leurs parasites qui favorisent leur transmission⁷. Construction de niche par excellence, l'agriculture a eu un effet éco-évolutif majeur chez l'Homme, par exemple sur son appareillage enzymatique⁸.

Les *ingénieurs des écosystèmes*, organismes modifiant par leurs activités les conditions physico-chimiques du milieu⁹. Ce sont par exemple les micro-organismes – affectant composition chimique des eaux et de l'air, le relief –, le sol – écosystème construit par les organismes vivants –, les utriculaires – développant des systèmes comparables en milieu aquatique¹⁰... Les activités d'ingénieur des communautés végétales sont nombreuses: enrichissement de l'atmosphère en oxygène, production d'ombre, d'humidité et de relief, modification du régime des vents, donc du climat.

Cette notion est plus large que la précédente. L'accumulation de déchets favorise rarement la survie des organismes qui les produisent. Par leurs émissions d'oxygène, les cyanobactéries sont d'importants ingénieurs de l'écosystème, avec des conséquences évolutives majeures, mais cet effet n'est pas une construction de niche. Plus original: parmi les deux activités d'ingénieur de *Saccharomyces cerevisiae* que sont la production d'alcool et de chaleur, seule la seconde lui bénéficie, se qualifiant comme construction de niche¹¹.

⁶ LANSING, J. S.; KREMER, J. N. & SMUTS, B. System-dependent selection. *J. Theor. Biol.*, 192:377-391, 1998.
MCDONALD-GIBSON, J.; DYKE J. G.; DI PAOLO E. A. & HARVEY I. R. Environmental regulation can arise under minimal assumptions. *J. Theor. Biol.*, 251: 653-666, 2008.

⁷ ODLING-SMEE, F. J.; LAND, K. N. & FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

⁸ B A M S H A D, M. & WOODING, S. Signatures of natural selection in the human genome. *Nat. Rev. Genet.*, 4:99-111, 2003.

⁹ JONES, C. G.; LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386, 1994.

¹⁰ ULANOWICZ, R. E. Utricularias secrete – the advantage of positive feedback in oligotrophic environments. *Ecol. Model.*, 79:49-57, 1995.

¹¹ GODDARD, M. R. Quantifying the complexities of *Saccharomyces cerevisiae* ecosystem engineering via fermentation. *Ecology*, 89:2077-2082, 2008.

Effets de la sélection naturelle sur les propriétés de l'écosystème

Par son action sur les organismes ingénieurs, la sélection naturelle a un effet majeur sur les fonctions écosystémiques. Un végétal dont la litière acidifie le milieu diminue la disponibilité en phosphates, entraîne le relâchement d'éléments toxiques et diminue le succès reproductif de nombreuses espèces¹². La réduction de la taille individuelle et l'augmentation du nombre des guppies, en réponse à la prédation, stimule leurs émissions d'azote et de phosphate, donc la production primaire¹³. De nombreux flux écosystémiques dépendent de la taille des individus, arbres en milieu terrestre, coquilles des mollusques en milieu benthique.

¹² OLFF, H. *et al.* *Op. cit.*

¹³ POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. *Op. cit.*

Sélection à niveau multiple

Les effets des organismes ingénieurs sur le fonctionnement des écosystèmes en retour modifie la sélection opérant sur ces organismes, un effet émergent de l'éco-évolution. Une telle sélection opérant sur les propriétés des niveaux supérieurs d'intégration – population, communauté, biocénose, écosystème, paysage... – pourrait favoriser l'amélioration mutuelle du biotope, de la capacité de charge des différentes espèces, par une coopération entre les espèces de l'écosystème.

La résultante de cette sélection portant sur les unités héréditaires, les gènes, dépend de la direction et l'intensité de la sélection au niveau d'intégration considéré, des processus d'agrégation qui peuvent être aléatoires ou préférentiels, selon que les individus développent des interactions "coopératrices". La difficulté majeure étant que l'efficacité d'une telle sélection diminue lorsque le niveau d'intégration augmente.

Une telle sélection conduit-elle à maximiser la productivité ou/et la résilience du système, par émergence de coopérations à l'échelle de l'écosystème qui contrecarrent des effets antagonistes à l'échelle des individus? Ou bien les propriétés des écosystèmes dérivent-elles essentiellement de la sélection opérant à l'échelle de l'individu? L'augmentation de la productivité à l'échelle des écosystèmes pourrait résulter simplement de la sélection opérant sur les individus¹⁴. Inversement, l'émergence de coopérations dans les milieux pauvres, comme observées en prairie alpine ou en zone intertidale, où un seul individu ne peut se maintenir¹⁵, souligne leur importance potentielle, au moins dans certains écosystèmes.

¹⁴ LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 357:709-718, 2002.

¹⁵ TRAVIS, J. M. J.; BROOKER, R. W. & DYTHAM, C. The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient. *Biol. Letters*, 1:5-8, 2005.

S lection et hom ostasie des  cosyst mes: l'hypoth se Ga ia

Selon l'hypoth se Ga ia, les activit s des  tres vivants conf rent   la biosph re une capacit  d'autor gulation des conditions environnementales¹⁶. Le mod le "Marguerite", par exemple, formalise la s lection op rant sur des marguerites de diff rentes couleurs en fonction de la temp rature. Selon ce mod le, des individus "ing nieurs" am liorant les conditions physico-chimiques de croissance des marguerites sont favoris s. L' co- volution des marguerites et de leur milieu a pour effet de rapprocher la temp rature locale d'un optimum. De m me le mod le "flacon", formalisant l'interaction entre des micro-organismes, leurs activit  de recyclage, conduit g n ralement   un recyclage efficace des nutriments¹⁷.

Notons que dans ces mod les, c'est un b n fice imm diat pour les organismes r gulateurs qui entra ne l'am lioration du biotope. Mais un b n fice   court terme n'est pas une garantie de succ s   long terme. La s lection naturelle de certains traits de vie avantageux   court terme peut m me conduire une esp ce au suicide  volutif¹⁸, par la d gradation progressive des conditions de vie. Dans le mod le "flacon", des individus produisant un nouveau type de nutriments, non utilisables par le reste de la bioc nose, entra nent l'effondrement de l' cosyst me¹⁹.

Mutualisme indirect   l' chelle des  cosyst mes

La co volution de deux esp ces en interaction directe – proie-pr dateur, h te-pathog ne, h te-parasito ide – stabiliserait cette interaction²⁰. Les nombreux cas de mutualisme, de symbiose entre deux esp ces, sugg rent l'importance de la coop ration   cette  chelle.

Les conditions favorisant un mutualisme entre de multiples esp ces qui n'inter-agissent qu'indirectement,   travers leur r seau  cologique commun, sont plus difficiles   r unir. Deux pr dateurs sp cialis s sur deux proies en comp tition d veloppent un mutualisme indirect²¹. Une telle synergie pourrait se d ployer sur l'ensemble d'une cha ne trophique, entre consommateur primaire, herbivore et recycleurs, afin par exemple de capter des ressources suppl mentaires²² (voir figure 2).

L'activit  d'ing nieur de l' cosyst me, en orientant les flux pr f rentiellement vers un cycle, favoriserait l' mergence de mutualismes   l' chelle de ce cycle. Ainsi les utriculaire, plantes aquatiques carnivores, se maintiendraient en milieu pauvre gr ce   l'entretien d'une cha ne alimentaire recyclant les  l ments, passant par le zooplancton²³.

¹⁶ LOVELOCK, J. E. & MARGULIS, L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere – The Gaia hypothesis. *Tellus*, 26(1):2-10, 1974.
LENTON, T. M. Gaia and natural selection. *Nature*, 394:439-447, 1998.

¹⁷ WILLIAMS, H. T. P. & LENTON, T. M. The flask model. *Oikos*, 116:1087-1105, 2007.

¹⁸ FERRI RE, R.; DIEKMANN, U. & COUVET, D. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

¹⁹ WILLIAMS, H. T. P. & LENTON, T. M. *Op. cit.*

²⁰ FUSSMANN, G. F.; LOREAU, M. & ABRAMS, P. A. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology*, 21:465-477, 2007.

²¹ VANDERMEER, J. Indirect mutualism – variations on a theme by Stephen Levine. *Am. Nat.*, 116:441-448, 1980.

²² ULANOWICZ, R. E. *Ecology, the ascendent perspective*. New York: Columbia University Press, 1997.
OLFF, H. *et al.* *Op. cit.*

²³ ULANOWICZ, R. E. Utricularias secreteat... *Op. cit.*

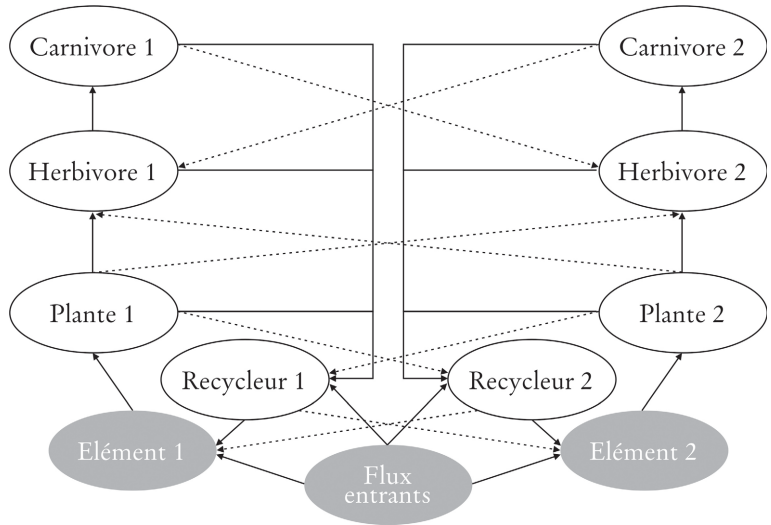


Figure 2: Schéma d'un écosystème constitué de deux cycles de nutrition, en grisé les compartiments abiotiques. En pointillé, les relations entre cycles, diminuant les possibilités d'évolution conjointe

Une conséquence serait que la sélection maximise le caractère associé à l'intensité de ces flux, biomasse, nombre d'individus,... favorisant les groupes fonctionnels déterminant cette activité. Régime de sélection et organisation des écosystèmes seraient ainsi étroitement liés.

Mosaïques géno-écosystémiques et espèces structurantes

Des interactions durables entre individus d'un écosystème, correspondant à des mosaïques géno-écosystémiques²⁴, devraient favoriser ce mutualisme.

Certaines espèces dites "structurantes", dont les individus ont à la fois un effet majeur sur le fonctionnement des écosystèmes et des interactions durables avec des individus d'autres espèces, joueraient un rôle fondamental dans ces mosaïques. C'est par exemple le cas des arbres, qui interagissent avec les micro-organismes du sol, mycorhizes notamment²⁵.

Le Tremble (*Populus tremula*), arbre dont les variations génétiques de la richesse en tannins des feuilles affectent l'ensemble de l'écosystème, illustre les possibilités de ce mutualisme indirect. Les génotypes riches en tannins diminuent le taux de décomposition de la litière, de minéralisation de l'azote, donc la disponibilité en nutriments. En retour ils ont des chevelus racinaires denses, adaptés à ces difficultés de recyclage de la matière organique²⁶. Les tan-

²⁴ WHITHAM, T. G. *et al.* A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.*, 7:510-523, 2006.

²⁵ WHITHAM, T. G. *et al.* *Op. cit.*

²⁶ POST, D. M. & PALKOVACS, E. P. *Op. cit.*

nins  tant une d fense contre les herbivores, l'alternative chez ces arbres – maximiser leur r sistance aux herbivores ou la disponibilit  en nutriments – affecte l'ensemble de la cha ne trophique, par  co- volution. La distribution spatiale de la variabilit  en tannins devrait refl ter des diff rences de r gimes de s lection entre  cosyst mes.

Les super pr dateurs sont des esp ces cl s de vo te par leur effet majeur sur le fonctionnement des  cosyst mes. Leur grande mobilit  leur conf re un r le r gulateur   l' chelle du paysage, en couplant des r seaux  cologiques voisins²⁷. De ce fait, leur r le structurant devrait s'envisager   cette  chelle sup rieure, ce qui rend plus difficile l'apparition de mutualismes que dans le cas des arbres.

Le mutualisme plantes-herbivores est lui aussi entrav  par la mobilit  des herbivores. Bien qu'elles b n ficient du d p t de f ces par les grands mammif res herbivores en milieu pauvre, les gramin es ne sont s lectionn es pour inciter   leur consommation que dans des conditions extr mement restrictives²⁸.

Les  cosyst mes en tant que syst mes adaptatifs complexes

Un syst me adaptatif complexe (ou CAS) est un syst me compos  de nombreuses entit s, li es entre elles par de nombreuses relations fonctionnelles sur plusieurs niveaux d'organisation, en interaction avec leur biotope. A chaque niveau, les entit s  mergent des processus sous-jacents et participent   ceux des niveaux sup rieurs. La r ponse des  cosyst mes aux variations de l'environnement d pend de ce processus d'interaction²⁹. Ce concept, combinant s lections syst me-d pendant et   niveau multiple, doit permettre de d terminer les conditions favorisant l' mergence de coop rations, pr venant l'irruption d'individus "tricheurs", menant au suicide  volutif.

R ponse des  cosyst mes aux changements globaux

L'ampleur des changements climatiques pass s sugg re que la r gulation hom ostatique des syst mes  cologiques – l'hypoth se Ga ia – est de capacit  limit e. Ainsi le lessivage des sols par la biodiversit , diminuant consid rablement la temp rature de la biosph re³⁰, constituerait un puits de carbone autor gul  par la temp rature. Cette r gulation est vraisemblablement insuffisante face aux variations associ es aux cycles de Milankovitch – voir les derni res glaciations. Ce type de r gulation s'ajusterait mieux   des variations plus lentes telles que les cycles de Wilson, com-

²⁷ McCANN, K. S.; RASMUSSEN, J. B. & UMBANHOWAR, J. The dynamics of spatially coupled food-webs. *Ecol. Lett.*, 8:513-523, 2005.
ROONEY, N.; McCANN, K. & MOORE, J. C. A landscape theory for food web architecture. *Ecol. Lett.*, 11:867-881, 2008.

²⁸ MAZANCOURT, C.; LOREAU, M. & DIECKMANN, U. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *Amer. Natur.*, 158:109-123, 2001.

²⁹ LEVIN, S. A. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1:431-436, 1998.

³⁰ SCHWARZTMAN, D. W. & VOLK, T. Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. *Nature*, 340:457-460, 1989.

- ³¹ KATZ, M. E.; FINKEL, Z. V.; GRZEBYK, D.; KNOLL, A. & FALKOWSKI, P. G. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 35:523-556, 2004.
- ³² MOORCROFT, P. R. How close are we to a predictive science of the biosphere? *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7): 2006.
- ³³ FALKOWSKI, P. G. & OLIVER, M. J. Mix and match: how climate selects phytoplankton. *Nature Rev. Microbiology*, 5:813-819, 2007.
- ³⁴ DEVICTOR, V.; JULLIARD, R.; COUVET, D. & JIGUET, F. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proc Roy. Soc. B*, 275:2743-2748, 2008.
- ³⁵ VISSER, M. E. & BOTH, C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick *Proc. R. Soc. B*, 272:2561-2569, 2005.
- ³⁶ LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*
- ³⁷ NORBERG, J.; SWANEY, D. P.; DUSHOFF, J.; LIN, J.; CASAGRANDE, R. & LEVIN, S. A. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *PNAS*, 98:11376-11381, 2001.
- ³⁸ LEIGH Jr., E. G.; VERMEIJ, G. J. & WIKELSKI, M. What do human economies, large islands and forest fragments reveal about the factors limiting ecosystem evolution? *J Evol Biol.*, 22:1-12, 2009.
- ³⁹ LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*
- ⁴⁰ LEIBOLD, M. A. & NORBERG, J. Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, 49:1278-1289, 2004.
- ⁴¹ LEE, S. C. & BRUNO, J. F. Propagule supply control grazer community structure and primary production. *PNAS*, 106:7052-7057, 2009.

me en témoignent les radiations évolutives des taxons majeurs du phytoplancton.³¹

On peut donc s'interroger sur les capacités de régulation des écosystèmes face aux changements globaux. La réponse des forêts tropicales aux changements climatiques pourrait les amplifier ou les atténuer, notamment selon la réponse de l'évapotranspiration³². De même, la réponse du plancton à l'augmentation de température et l'acidification des océans pourrait amplifier ou réduire les changements globaux en cours³³. Les conséquences écosystémiques du retard de déplacement des espèces vers les latitudes plus élevées, en réponse aux changements climatiques³⁴, ou du décalage entre les groupes d'une même chaîne trophique³⁵ restent à déterminer.

Eco-évolution: rôle de la diversité

Quel que soit le niveau de sélection, l'absence de diversité devrait obérer toute régulation³⁶. Norberg *et al.*³⁷ formalisent la réponse d'un groupe fonctionnel (défini comme un ensemble d'espèces partageant les mêmes prédateurs et les mêmes ressources, et qui se différencie par leur réponse à des variables externes telles que la température) à des modifications de l'environnement. Ils montrent une productivité supérieure d'un peuplement divers, par rapport au type optimal défini d'après les variations environnementales affrontées.

Les îles, de moindre diversité, sont des points froids de coévolution, et quelques observations suggèrent une diminution de productivité et de résilience de ces écosystèmes qui va au-delà de leur faible résistance aux invasions³⁸. A l'inverse, l'efficacité des systèmes plantes-pollinisateurs des angiospermes qui facilite la reproduction des espèces rares, favoriserait la productivité des écosystèmes qu'ils composent par le maintien de la diversité³⁹.

La dispersion entre écosystèmes voisins affecte l'éco-évolution. En-deçà d'un certain seuil, la sélection manque de variabilité pour être efficace. A l'inverse, des échanges fréquents empêchent l'adaptation locale⁴⁰. Les effets positifs des apports de propagules sur la productivité suggèrent que les communautés de plantes seraient plutôt en-deçà du taux optimal d'immigration. Le constat est le même pour les herbivores en milieu marin, crustacés et mollusques,⁴¹ ce qui suggère un effet délétère de la fragmentation anthropique des habitats.

La diversité des espèces ingénieurs devrait favoriser l'atténuation des effets des changements globaux. Ainsi

l'arrivée de quelques espèces dans le lac Erié, en redirigeant les flux de phosphate, a permis une diminution des excès de ce nutriment en milieu pélagique, une accumulation en milieu littoral et benthique, dans la rivière effluente, le Niagara, entraînant un changement d'habitat alimentaire chez le grand corégone. Le recyclage de ce nouveau stock de phosphate vers le milieu terrestre, via les oiseaux, pourrait être facilité par l'arrivée d'une autre espèce, le gobi.⁴²

⁴² RENNIE, M. R.; SPRULES W. G. & JOHNSON, T. B. Resource switching in fish following a major food web disruption. *Oecologia*, 159: 789-802, 2009.

Processus évolutifs et résilience des écosystèmes

La résilience définit la réponse des écosystèmes aux perturbations, modifications brutales de l'environnement, composante des changements globaux. Elle est conçue comme: 1) l'intensité maximale de la perturbation pouvant être absorbée par l'écosystème, sans changement significatif d'organisation, c'est-à-dire sans basculer vers un autre régime de fonctionnement, ou comme 2) le temps nécessaire pour effacer toute trace d'une perturbation⁴³. La relation entre ces deux critères pourrait dépendre du temps d'observation⁴⁴.

⁴³ GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Panarchy. Understanding Transformations in Human and Natural Systems*. Washington D.C.: Island Press, 507. p. 2002.

⁴⁴ JONES, H. P. & SCHMITZ, O. J. Rapid recovery of damaged ecosystems. *PlosOne*, 4: e5653, 2009.

Basculement des écosystèmes: notion de disclimax

Selon la première conception, l'écosystème peut basculer vers un autre état stable, à partir duquel il est difficile de rebasculer vers l'état antérieur. Ces différents états varient dans leurs propriétés, productivité, abondance des différents organismes. Le terme disclimax est parfois utilisé pour désigner le régime de faible productivité, et/ou abondance et diversité réduite pour certains groupes, par exemple les niveaux trophiques supérieurs dans le cas de l'eutrophisation.

Rôle des espèces clés

Nous appellerons espèces "clés" l'ensemble des espèces clés de voûte, ingénieurs et structurantes définies plus haut dans ce texte, qui jouent un rôle fondamental quant à la dynamique de l'écosystème en modifiant le régime de sélection.

Certaines organismes ingénieurs jouent un rôle fondamental dans ce basculement: les organismes filtreurs (moules, balanes..) et les micro-organismes, qui déterminent les flux entrants de phosphates dans le cas de l'eutrophisation; les communautés végétales dans la transition forêt-savane; les mammifères herbivores dans les écosystèmes arides; les algues et coraux (en interaction) dans les

récifs coralliens; ainsi que les espèces clés de voûte (loups, orques, vautours...), à travers les cascades trophiques.

Les valeurs seuils de basculement devraient dépendre de la diversité et de l'évolution des espèces clés. Une diminution de leur diversité, en entravant l'éco-évolution, maintiendrait l'écosystème dans un disclimax de faible productivité et/ou résilience. Certaines forêts tropicales se caractérisent par une faible activité et diversité des décomposeurs, un faible recyclage et productivité; le maintien de l'écosystème dans un état de disclimax pourrait s'expliquer par leur absence de diversité⁴⁵. De même, l'invasion d'un milieu aquatique par la jacinthe d'eau renforce l'eutrophisation en limitant les échanges gazeux à la surface des eaux⁴⁶. L'absence d'herbivores maintenant la diversité végétale, entraînant la préemption du milieu par quelques espèces colonisatrices, favoriserait le maintien de telles situations⁴⁷.

Retour à l'équilibre après perturbation: la théorie des cycles adaptatifs

Parmi les écosystèmes dont le basculement a été observé, la proportion d'écosystèmes ayant basculé de manière irréversible serait faible, de l'ordre de 5%⁴⁸. La théorie des cycles adaptatifs décrit le retour d'un écosystème à son état antérieur après perturbation en s'inspirant de la succession écologique, mais en la complétant, par deux stades supplémentaires, donnant lieu à un cycle en quatre étapes (figure 3).

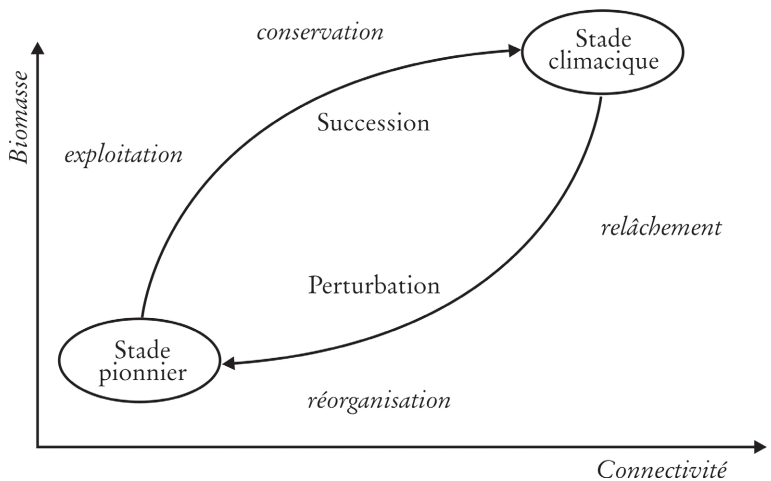


Figure 3: Représentation schématique des cycles adaptatifs, composé de quatre phases différent par la biomasse et la connectivité des communautés (à partir de Gunderson and Holling⁴⁹)

⁴⁵ LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*

⁴⁶ GONZALES, A.; LAMBERT, A. & RICCIARDI, P. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Oikos*, 117: 1247-1257, 2008.

⁴⁷ LEIGH Jr., E. G. & VERMEIJ, G. J. *Op. cit.*

⁴⁸ JONES, H. P. & SCHMITZ, O. J. *Op. cit.*

⁴⁹ GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Op. cit.*

Les deux premières phases regroupent les différentes étapes d'une succession, soit:

1. une phase d'exploitation, initialement de faible connectivité et biomasse, avec colonisation de sites vacants et acquisition de ressources inexploitées, par des espèces à grande fécondité (de type r);

2. une phase de conservation, de biomasse et connectivité élevée, dominée par des espèces de longue durée de vie et faible fécondité (de type K), qui se distingue par une accumulation lente de ressources et d'énergie. L'éco-évolution permet d'expliquer simplement cette augmentation de productivité, du taux de recyclage et une diminution des pertes en nutriments au cours de la succession⁵⁰, où l'on passe de chaînes trophiques de type "détritiques" à "herbacées" puis "ligneuses" (figure 4). L'équilibre atteint au cours de cette phase correspond au "climax" supposé des successions.

⁵⁰ LOREAU, M. *Op. cit.*

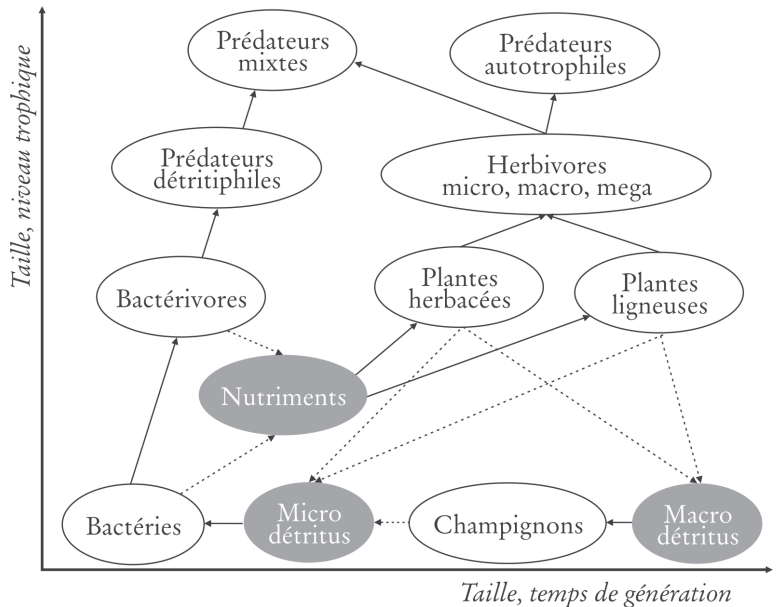


Figure 4: Écosystème simplifié, représentant les chaînes trophiques dont la prévalence change au cours d'une succession (à partir de Olff et al.⁵¹). De nombreux flux et groupes fonctionnels ne sont pas représentés sur ce schéma

⁵¹ OLFF, H. et al. *Op. cit.*

La séquence de perturbation considère deux phases supplémentaires:

3. une phase de relâchement de l'écosystème, la perturbation entraînant la libération des ressources accumulées;

4. une phase de réorganisation, qui dépend de la biomasse accumulée et des processus de recyclage. Cette pha-

se mobilise organismes et ressources conservées *in-situ* ou provenant d'autres sites, espèces transitoires utilisant les ressources disponibles, résidus des organismes précédents (arbres morts), se traduisant par une domination des chaînes de type "détritophile" (figure 4).

Cette théorie souligne l'importance des processus opérant durant le stade perturbé. L'effondrement probable de nombreuses fonctions écosystémiques lors de la phase de destruction, parallèlement à la diminution de la connectivité et de la biomasse, suggère l'importance des facteurs maximisant la durée de la succession, minimisant celle de la perturbation.

Ces basculements ne sont donc pas irréversibles. Les espèces clés, qui déterminent le régime général de sélection, devraient affecter largement la vitesse de retour vers la succession. La bioremédiation, qui consiste à manipuler certains niveaux trophiques afin de déclencher une cascade trophique, permet ainsi le rebasculement vers l'état oligotrophe.

La diversité géospécifique régionale, source de la diversité locale, aurait un rôle majeur en maximisant les capacités d'adaptation locale. En ouvrant le jeu des possibles lors de l'assemblage des communautés, elle accélère la reconstruction de l'écosystème, diminuant la probabilité de basculement vers un disclimax. En maximisant la diversité à l'échelle du paysage, la spécialisation des communautés⁵², faciliterait la réponse des écosystèmes aux perturbations⁵³.

Diminutions endogènes de la stabilité

La théorie des cycles adaptatifs postule que tout écosystème est instable à long terme, même en l'absence de perturbation exogène. Les processus dynamiques et évolutifs que sont les variations progressives des composantes et propriétés du système altèreraient sa stabilité et conduiraient à la destruction du climax. Cette théorie s'inspire du cas des ravageurs des forêts (ex: tordeuses de l'épinette), pour lesquels l'augmentation de la densité foliaire entraîne le basculement vers la prolifération, par diminution de la prédation.⁵⁴

Les espèces qui construisent leur niche en augmentant le taux de perturbation de l'écosystème où elles vivent, maintenant l'écosystème dans un état instable, sont des exemples de perturbateurs endogènes. Ainsi des plantes ignifuges, dont les propagules sont résistantes au feu⁵⁵.

Un cas plus général serait le remplacement partiel, au cours des successions, des chaînes alimentaires de type "détritique" par celles de type "herbacées" puis "ligneuses",

⁵² JULLIARD, R.; CLAVEL, J.; DEVICTOR, V.; JIGUET, F. & COUVET, D. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9:1237-1244, 2006.

⁵³ EVELEIGH *et al.* Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *PNAS*, 104:16976-16981, 2007.

⁵⁴ GUNDERSON, L. H. & HOLLING, C. S. (eds.). *Op. cit.*

⁵⁵ GONZALES, A.; LAMBERT, A. & RICCIARDI, P. When does ecosystem engineering cause invasion and species replacement? *Op. cit.*

avec une augmentation du rapport stoechiométrique carbone/azote, des temps de génération, de la taille des détritiques, une diminution de la longueur des chaînes trophiques, de la qualité des nutriments (figure 4). La plus grande sensibilité aux pressions anthropiques des espèces ligneuses, résultant de leur plus faible diversité géno-spécifique (associée à leur taille individuelle supérieure), saperait la stabilité de l'écosystème le long de la succession.

La caractérisation des écosystèmes par la fréquence des différents types de chaîne (figure 4), leur sensibilité aux perturbations, selon l'abondance et la diversité des espèces clés (ingénieurs, structurantes et clés de voûte), permettrait de mieux comprendre la réponse des écosystèmes aux perturbations.

Conclusion: des écosystèmes à la biodiversité

L'état des écosystèmes, leur réponse aux perturbations, ne dépendent pas que des contraintes pédoclimatiques, de la diversité, mais aussi du régime de sélection. Le déclin des espèces clés, de leur abondance et de leur diversité, en modifiant ce régime, pourrait avoir une influence majeure sur la réponse de la biodiversité aux changements globaux.

Conséquences pour les services écosystémiques

Les fonctionnalités des écosystèmes ont une importance majeure pour les sociétés, en assurant la régulation du climat et des flux hydriques, ou en atténuant les perturbations⁵⁶. L'éco-évolution semble une notion précieuse pour envisager l'effet des changements globaux sur le devenir de ces services écosystémiques. Le rôle des espèces ingénieurs et structurantes dans ces différents services, sans doute plus important dans le cas du stockage du carbone que dans le cas du contrôle biologique, plus influencé par les espèces clé-de-voûte, est une variable majeure à intégrer.

La fragmentation des écosystèmes, en diminuant la diversité locale, les perturbations, en diminuant la pérennité des mosaïques géno-écosystémiques, pourraient opérer l'éco-évolution, donc le maintien de mutualismes indirects, les services écosystémiques, et plus largement l'adaptation des écosystèmes aux nouvelles conditions environnementales.

Au-delà des travaux expérimentaux, les comparaisons in-situ, mieux adaptées aux échelles impliquées, paraissent nécessaires pour mieux analyser la relation entre diversité, régime de sélection et fonctionnement des écosystèmes.

⁵⁶ MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Op. cit.*

Denis Couvet est professeur au Muséum et à l'École Polytechnique, correspondant à l'académie d'agriculture.

couvet@mnhn.fr

Anne Teyssède est consultante en Écologie, médiatrice scientifique.

Docteurs en Écologie, leurs thèmes de recherche et d'expertise sont la biologie de la conservation évolutive, les observatoires, indicateurs et scénarios de Biodiversité, en interactions avec les sciences participatives.

RÉGULATIONS ÉCOSYSTÉMIQUES ET SOCIÉTÉS HUMAINES

Pascal Acot

Les économistes ont souvent postulé une isomorphie entre les mécanismes homéostatiques qui sont à l'oeuvre dans les écosystèmes et les mécanismes d'autorégulation des marchés financiers. S'agit-il d'une hypothèse novatrice ou d'une illusion relevant du biologisme social? Pour répondre à cette question l'auteur a recherché les racines de l'idée de régulation dans la "nature". Il a ensuite questionné l'idée même d'homéostasie des écosystèmes. L'idée d'autorégulation économique est ensuite analysée. En montrant que ce sont les acteurs économiques eux-mêmes – et qu'il s'agit d'êtres humains libres – qui prennent les décisions afin d'augmenter profits et bénéfices, l'auteur affirme, dans ce domaine comme dans les autres, l'existence d'une discontinuité majeure entre nature et société. Ce qui disqualifie, selon lui, l'idée d'isomorphie entre les mécanismes écosystémiques d'équilibration et les prétendues "autorégulations économiques".

REGULAÇÕES ECOSISTÊMICAS E SOCIEDADES HUMANAS

Os economistas sempre postularam uma isomorfia entre os mecanismos homeostáticos que atuam nos ecossistemas e os mecanismos de autorregulação dos mercados financeiros. Tratar-se-ia de uma hipótese inovadora ou de uma ilusão decorrente do biologismo social? Para responder a essa questão, o autor buscou na "natureza" as raízes da ideia de regulação. Questionou então a concepção mesma de homeostasia dos ecossistemas, analisando em seguida a de regulação econômica. Mostrando que são os próprios atores econômicos – e que se trata de seres humanos livres – que tomam as decisões com o objetivo de aumentar lucros e benefícios, o autor afirma a existência, tanto nesta área como nas outras, de uma descontinuidade crescente entre natureza e sociedade – o que desqualifica, segundo ele, a ideia de isomorfia entre os mecanismos ecossistêmicos de equilibração e as pretensas "autorregulações econômicas".

En 1968, Ludwig von Bertalanffy (1901-1972) publiait son ouvrage majeur, intitulé *General System Theory, Foundations, Development, Applications*.¹ Il s'agissait de proposer un cadre théorique nouveau, utilisable par toutes les sciences modernes. Dans ce qui était alors un ambitieux programme de recherche plutôt qu'un achèvement scientifique, l'accent était mis sur les isomorphismes qu'il est possible de découvrir entre les différents domaines de la science. Ainsi, l'équation "logistique" du mathématicien belge Pierre-François Verhulst (1804-1849), qui décrit par une courbe en S la croissance limitée d'une population par saturation de son propre environnement, peut également décrire une réaction chimique autocatalytique. C'est dans une perspective épistémologique comparable que des isomorphismes ont souvent été postulés entre les mécanismes d'équilibration à l'oeuvre dans ce que nous nommons aujourd'hui "écosystèmes" et ce que les économistes qualifient de mécanismes d'"autorégulation" des marchés financiers. En effet, beaucoup de concepts (comme, par exemple, ceux de "flux, de stabilité, de croissance, etc.) et relevant de l'analyse générale de tout système complexe sont aussi bien mis en oeuvre en écologie qu'en économie. Dès lors sommes-nous en présence d'une prise de parti théorique novatrice et féconde? Ou d'une illusion scientifique relevant d'un nouvel avatar du biologisme social, voire d'une tromperie politicienne? Pour tenter d'élucider ces questions, il convient de commencer par mettre au jour les racines de l'idée de régulation dans la Nature, puis d'évaluer la pertinence et les limites de l'idée d'"homéostasie des écosystèmes". Peut-être alors verrons-nous plus clair en matière de régulations réputées "naturelles" dans l'économie-monde ultralibérale que nous connaissons aujourd'hui?

La problématique moderne² des mécanismes d'équilibration dans la Nature a été constituée au cours du XVIII^e siècle. On se demandait alors depuis longtemps pourquoi l'on trouve des coquillages fossiles sur le flanc des montagnes. La réponse qui s'était d'abord imposée est qu'ils y avaient été déposés pendant le Déluge, lorsque la Terre était recouverte par les eaux. C'est la théorie dite "neptunienne".

Mais l'avancée majeure en matière de compréhension des mécanismes stabilisateurs dans la "Nature" est due au naturaliste suédois Carl Linné (1707-1778). Professeur à l'Université d'Uppsala, il dirigeait des dissertations d'étudiants, les *Amoenitates academicae*, qui lui sont traditionnellement attribuées. Le *Discours sur l'accroissement de la terre habitable* (1744), est l'une d'entre-elles.³

¹ New-York: Georges Braziller, 1968.

² Cette problématique plonge vraisemblablement beaucoup plus loin ses racines dans l'histoire, mais les historiens des sciences semblent avoir négligé ce champ d'études.

³ LINNÉ, Carl. *L'Équilibre de la Nature*. Paris: Vrin, 1972.

Son point de départ est en harmonie avec les thèses neptuniennes: dans “l’enfance du monde”, la terre ferme était submergée par les eaux. Seule une île émergeait, paradisiaque puisqu’elle était habitée par tous les animaux dans des conditions favorables. Evoquant le récit biblique de la présentation des animaux devant Adam et la superficie nécessairement limitée de l’île édénique (“sinon il aurait été difficile, à Adam, et même impossible, de découvrir chacun des Animaux”)⁴, Linné conclut qu’un couple seulement de chaque espèce animale et végétale, insectes compris, a été placé par le “Sublime auteur de la Nature” dans le jardin d’Eden. Depuis ces lointaines origines, la superficie des terres émergées n’a cessé d’augmenter, permettant ainsi à chaque espèce de croître et multiplier. A ce point, se posait un problème embarrassant pour les naturalistes qui étaient encore soucieux de concilier l’observation de la nature et la Bible: celui de la prédation. Linné évite d’aborder avec précision cette question épineuse de la prédation dans les origines qui a causé beaucoup de soucis aux théologiens. Mais il propose une solution générale. Elle réside dans ce qu’il nomme l’“Economie de la Nature”:

*[...] il a plu aux mains créatrices d’ajouter cette proportion que nous trouvons entre les herbivores et les carnivores, les oiseaux, les poissons, les insectes et même entre les règnes animal et végétal.*⁵

L’économie de la nature, c’est donc:

*[...] la très sage disposition des Etres Naturels, instituée par le Souverain créateur, selon laquelle ceux-ci tendent à des fins communes et ont des fonctions réciproques.*⁶

Et c’est cette dernière phrase qui est fondamentale. Sous un langage providentialiste, Linné a découvert les liens qui solidarisent les êtres vivants entre-eux et qui stabilisent le système qu’ils forment [NB: Linné n’emploie pas le mot “système”, il énumère]:

*Si dans nos terres, les Moineaux périssaient tous, nos plantations seraient la proie des grillons et autres insectes. L’Amérique privée de porcs serait infestée de Serpents et dans notre patrie également, les Rats feraient du tort aux maisons et aux biens, si la famille des Chats disparaissait tout à fait” (1760).*⁷

On trouve le même type d’analyse, un peu plus tard chez Jacques-Henri Bernardin de Saint-Pierre (1737-1814):

L’harmonie de ce globe se détruirait en partie, et peut-être en entier, si on en supprimait seulement le plus petit genre

⁴ LINNÉ, Carl. Discours sur l’accroissement de la terre habitable. In: *LEquilibre de la Nature*. Op. cit., p. 32.

⁵ LINNÉ, Carl. Discours sur l’accroissement de la terre habitable. In: *LEquilibre de la Nature*. Op. cit., p. 48-49.

⁶ LINNÉ, Carl. Economie de la Nature. In: *LEquilibre de la Nature*. Op. cit., p. 57-58.

⁷ LINNÉ, Carl. La Police de la Nature. In: *LEquilibre de la Nature*. Op. cit., p. 118.

de plantes; car sa destruction laisserait sans verdure un certain espace de terrain, et sans nourriture l'espèce d'insectes qui y trouve sa vie: l'anéantissement de celle-ci entraînerait la perte de l'espèce d'oiseaux qui en nourrit ses petits; ainsi de suite à l'infini.⁸

⁸ BERNARDIN DE SAINT-PIERRE, J.-H. *Etudes de la Nature*. Paris: Librairie de Firmin-Didot frères, 1861. p. 124. (Etude Huitième)

A noter, et c'est important pour nos préoccupations présentes, que la question du rôle potentiellement destructeur de l'humanité en matière d'équilibres naturels se pose dès ce moment en des termes proches de ceux auxquels nous sommes habitués depuis quelques décennies.

⁹ BERNARDIN DE SAINT-PIERRE, J.-H. *Etudes de la Nature*. *Op. cit.*

Ainsi, pour Bernardin de Saint-Pierre, “[...] l'existence de l'homme est la seule chose qui paraisse superflue dans l'ordre établi sur la Terre”]; tandis que pour Linné: “L'Homme [...] conserve aussi la proportion instituée par la Nature [...] Ainsi se conserve un juste équilibre afin que rien d'inutile ne surabonde”.¹⁰ Les débats actuels, que nous connaissons bien, entre écologistes fondamentalistes et écologistes gestionnaires de l'environnement, sont l'écho et le prolongement de ces débats anciens, lesquels vont également devenir porteurs, lorsqu'ils auront été laïcisés, du problème de la nature des mécanismes d'équilibration: si la Providence divine ne peut être en cause, quels sont les facteurs agissants en ce domaine?

¹⁰ LINNÉ, Carl. *La Police de la Nature*. *Op. cit.*, p. 116.

Les mécanismes des fluctuations populationnelles dans le monde animal étaient encore très mal connus au commencement du XX^e siècle. Pourtant, dès 1880, un entomologiste nord-américain, Stephen Alfred Forbes (1844-1930), avait évoqué l'idée de mécanismes d'équilibration populationnels dans des communautés structurées par des chaînes alimentaires.¹¹ Une première évaluation des tailles respectives des diverses populations d'une communauté animale fut alors représentée par l'idée d'un étagement pyramidal de ces populations. Elle est due à un zoologiste allemand: Carl Semper (1832-1893).¹² Elle sera ultérieurement approfondie par le zoologiste anglais Charles Elton (1900-1991).¹³ C'est lui qui donnera une définition fonctionnelle de la “niche écologique” d'une population: le concept de niche renvoie à un mode de survie et non à un habitat. La “niche” est la “profession” d'une espèce, le “biotope”, son habitat.

¹¹ FORBES, S. A. *The Lake as a Microcosm*. *Bulletin of the Peoria Scientific Association*, Peoria, 1887.

¹² SEMPER, C. G. *The Natural Conditions of Existence as they affect Animal Life*. London: Kegan Paul & Co., 1881.

¹³ ELTON, C. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson Ltd., 1927.

La croissance des populations avait cependant été étudiée par le mathématicien bruxellois Pierre-François Verhulst (1804-1849)¹⁴ dès 1838. Il se posait notamment la question de la limite théorique de la population de la Belgique. Il avait proposé en 1838 une courbe en “S”, qui tendait vers une limite supérieure puisque la croissance

¹⁴ VERHULST, P.-F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique de l'Observatoire de Bruxelles*, 4:113-21, 1838.

théoriquement exponentielle d'une population animale est graduellement ralentie par des facteurs limitants liés à sa croissance même. Sous forme différentielle, cette courbe qu'il baptise "logistique" en 1845 peut s'écrire de la manière suivante: $dN/dt = rN [(K-N)/K]$ Dans cette équation, K représente la "capacité de charge" de l'environnement, c'est-à-dire le nombre d'individus d'une population d'une espèce donnée à l'équilibre dans un environnement donné; et r le taux de croissance absolu de la population N .

Partant des travaux de Verhulst, et de ceux d'un zoologiste nord-américain nommé Raymond Pearl (1879-1940), le physicien américain Alfred James Lotka (1880-1949) proposa en 1925 un système d'équations différentielles pour rendre compte des fluctuations périodiques de deux espèces dont l'une est prédatrice de l'autre. Ces travaux furent ensuite développés par le mathématicien italien Vito Volterra (1860-1940) sur la demande de sa fille Luisa et de son gendre Umberto d'Ancona, tous deux scientifiques aux prises avec un problème lié aux pêches dans la mer Adriatique et provoqué par l'accroissement des sélaciens – espèces voraces comme les squales et les raies – pendant la guerre de 1914-1918. Les équations de Volterra¹⁵, dans lesquelles l'équation logistique est encore à l'oeuvre, permettent notamment d'obtenir la représentation graphique familière de fluctuations oscillantes d'abondance de populations de proies et de prédateurs, comme par exemple la régulation réciproque de populations de lièvres et de lynx: si le nombre de lièvres augmente, le nombre de lynx également, mais aussi leur pression de prédation, ce qui entraîne une diminution de la quantité de lièvres, suivie peu après par une baisse du nombre de lynx, et ainsi de suite. Les fluctuations oscillent entre des niveaux d'équilibres et les courbes sont décalées dans l'échelle des temps. Ces recherches suscitèrent alors de nombreuses vérifications expérimentales. L'ensemble contribua à l'approfondissement du savoir concernant la structuration trophique des biocénoses et ultérieurement au développement de la théorie des écosystèmes après la seconde guerre mondiale. A partir des années 1960, des résultats spectaculaires furent obtenus en matière de dynamique des population exploitées. Sur cette base, par exemple, on imposa des quotas aux pêcheurs professionnels et on protégea ou non certaines espèces. Mais l'idée de modéliser le fonctionnement des écosystèmes commençait à faire son chemin. Du point de vue théorique, on le faisait depuis les années 1940, avec les travaux de Raymond Lindeman, puis des frères Odum¹⁶

¹⁵ VOLTERRA, V. & D'ANCONA, U. *Les associations biologiques étudiées du point de vue mathématique*. Paris: Hermann & Cie., 1935.

¹⁶ LINDEMAN, R. L. The Trophic Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, 23(4):399-418, 1942.
ODUM, E. P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953.

(l'écosystème était alors pensé comme une usine, avec des flux d'entrée et de sortie de matière et d'énergie, une certaine consommation d'énergie, un certain rendement énergétique, etc.). Puis on songea à modéliser des systèmes réels afin de prévoir leur évolution dans le temps.

Or c'est peut-être faisable à toute petite échelle et sur des systèmes très simplifiés, mais c'est impossible pour ce qui concerne les systèmes hypercomplexes. Par exemple, dans l'état actuel des moyens de calcul et de notre savoir scientifique, nous sommes incapables d'annoncer une canicule quinze jours à l'avance, ou de prévoir avec exactitude l'évolution des écosystèmes de l'Amérique du Sud en cas de réchauffement climatique.

Cette limitation est due à une propriété du monde très étrange. En théorie, par le jeu des causes et des effets, nous devrions être capables de prévoir la trajectoire exacte d'une boule d'ivoire lancée sur un billard un peu spécial, disons ondulé. En pratique c'est impossible car la sensibilité aux conditions initiales de lancement est immense (intensité, angle, nature de l'objet qui frappe la boule, imperfections de celle-ci, densité de l'air etc.) rendant toute prévision impossible au bout de quelques rebonds sur les bandes. C'est ce que l'on nomme le "chaos déterministe": le principe de causalité n'est pas remis en cause, mais il semble l'être! Cette sensibilité aux conditions initiales est particulièrement spectaculaire dans la dynamique des systèmes complexes. La machinerie climatique du globe est un bon exemple de système hypercomplexe. C'est d'ailleurs un météorologiste, Edward N. Lorenz, qui a involontairement et indirectement baptisé ce phénomène "effet papillon". Lorenz s'est intéressé au chaos déterministe et, en 1972, l'a popularisé en présentant une communication au titre provocateur devant l'*American Association for the Advancement of Science*: "Prédictibilité: le battement des ailes d'un papillon au Brésil provoque-t-il une tornade au Texas?"¹⁷. La presse s'est emparée du titre et il n'est plus guère d'article sur le chaos déterministe dans ses rapports avec le climat, qui ne réponde par l'affirmative. Or c'est évidemment faux car, comme le dit lui-même Lorenz dans sa communication, le battement d'aile initial serait annulé par le battement suivant, etc.

Lorenz a simplement voulu dire que dans deux Terres identiques mais qui diffèreraient seulement par le battement des ailes du papillon dans l'une d'elles, la sensibilité aux conditions initiales est telle que la minuscule différence *pourrait* ne cesser de s'amplifier au fil des enchaînements de causes

¹⁷ Ce texte n'a jamais été publié sous forme d'article. Il est reproduit en annexe de l'ouvrage de Lorenz intitulé *The Essence of Chaos*, Seattle, University of Washington Press, 1993. p. 181-184.

et d'effets, et qu'une tempête serait susceptible de survenir au Texas dans celle où le battement d'aile aurait eu lieu.

Dans ce contexte, nous pouvons maintenant nous pencher, avec un regard comparatif, sur la question des régulations en écologie et en économie. Les partisans d'une homologie entre les mécanismes d'équilibration en écologie et en économie considèrent, par exemple, que "Les notions de base qui reviennent le plus souvent dans les modèles biologiques, écologiques et économiques [...] s'appliquent "[...] à la cellule comme à l'économie, à l'entreprise comme à l'écologie".¹⁸ "Il s'agit des notions d'énergie, de flux, de cycles, de réseaux, de catalyseurs, d'équilibres, de stabilité, de croissance, d'évolution, etc."¹⁹ "Et [...] la notion de "système" (système vivant, système économique, écosystème)"²⁰ relie toutes ces notions²¹. De la même manière, beaucoup d'écologues considéraient vers la fin des années 1970 que l'écologie et l'économie parlent le même langage puisque l'une et l'autre sont soumises au déterminisme de tous les phénomènes vivants.

Or si la dé-différentiation de la nature et de la société est à la mode, le prix épistémologique à payer est élevé. En effet, pour les défenseurs radicaux du point de vue systémiste, le statut de l'espèce humaine se situe exclusivement dans l'ordre de l'unité ontologique du vivant. La singularité de l'humanité, sa spécificité par rapport au Règne animal, sont dissoutes: le résultat, c'est la barbarie – les êtres humains ne sont pas grand'chose d'autre que des animaux – ou l'idée de "droits des animaux". Les sciences humaines risquent donc de se retrouver sans objet véritable: la psychologie, la sociologie, la géographie humaine disparaissent et font place à une pensée systémiste floue ou à des problématiques éthologiques relâchées au terme desquelles les animaux ou la "Nature" deviennent objets de considération morale. Ce dernier point, très à la mode chez beaucoup d'écologistes militants, est pourtant une absurdité puisque ni les animaux ni la nature n'ont de devoirs envers eux-mêmes ou envers notre espèce. En revanche nous avons le devoir de nous en soucier c'est-à-dire de les respecter et de les gérer de manière durable parce nous avons des devoirs envers l'humanité, en tant qu'elle est partie de nous-même et que nous sommes partie d'elle-même. Or l'existence de l'humanité est inconcevable hors de la nature.

Il ne convient donc pas de nier l'existence de passerelles entre nature et société et d'affirmer en cette matière une séparation ontologique radicale. Cependant, n'oublions pas qu'une passerelle, cela sert à franchir un fossé.

¹⁸ ROSNAY, Joël de. *Le macroscopie, vers une vision globale*. Paris: Editions du Seuil, 1975. p. 83.

¹⁹ ROSNAY, Joël de. *Le macroscopie, vers une vision globale*. Op. cit.

²⁰ ROSNAY, Joël de. *Le macroscopie, vers une vision globale*. Op. cit.

²¹ Il arrive très souvent aussi que l'étymologie soit absurdement convoquée: puisque *oïkos* (la maison, l'habitat), donne "éco-nomie et écologie", les deux disciplines seraient étroitement apparentées!

Mais avant de préciser la nature de ce fossé, je voudrais faire observer que la sensibilité aux conditions initiales de la prétendue totalité nature/société place ceux qui la défendraient devant une contradiction majeure.

Prenons l'exemple du changement climatique, et imaginons que le dérèglement de l'effet de serre d'origine anthropique soit avéré. On ne sait pas – chaos déterministe oblige – où cela peut nous mener vu les inerties gigantesques des phénomènes biosphériques: mais l'application volontariste du principe de précaution, c'est-à-dire, ici, la réduction "juridique" des émissions de gaz à effet de serre, ne devrait pas s'imposer, puisque des mécanismes de régulation "naturels" sont supposés être déjà à l'oeuvre dans une biosphère composée d'écosystèmes dont on postule que la résilience et la résistance sont immenses. Il s'agit évidemment d'une position strictement théorique. On ne rencontre pas, même chez les tenants de l'écologie dite "profonde", des défenseurs de ce point de vue. Et c'est pourquoi des autorégulations d'un tout autre genre mais également tenues pour "naturelles" occupent le devant de la scène: les autorégulations économiques censées être à l'oeuvre dans l'économie libérale.

La situation n'est pourtant pas meilleure si l'on se penche sur ces autorégulations "libérales" car, en pratique, les régulations réputées "naturelles" en économie sont essentiellement sous-tendues par les mécanismes de l'offre et de la demande des richesses produites par le travail humain.²² Ainsi, la spécificité de l'*Homo oeconomicus* est toujours affirmée dans la perspective de la transformation de la nature par le travail: les êtres humains *produisent* leurs moyens d'existence – c'est ce qui les différencie des animaux. Et ils peuvent soit tenter de maîtriser complètement les mécanismes de la production, soit "laisser faire" les acteurs économiques autant qu'il est possible: c'est ce dernier choix qui est qualifié de "libéral" (on postule alors que ce laisser-faire peut produire de l'ordre et de la sécurité). Cela signifie que les acteurs économiques, quels qu'ils soient, font des choix afin de satisfaire ce qu'ils considèrent être leurs intérêts. Ce point disqualifie radicalement le transfert des concepts de l'écologie vers l'économie, car aucun élément d'un écosystème n'a jamais eu et n'aura jamais la possibilité de choisir entre telle ou telle stratégie jugée plus avantageuse pour l'individu ou l'espèce. En biologie, la survie ou la mort sont des sanctions matérielles, pas le résultat heureux ou malheureux de choix entre diverses options.

²² Les spéculations financières sont rendues possibles par la production réelle de richesses. C'est pourquoi les risques de crises boursières augmentent lorsque le décalage entre les bénéfices réalisés par la spéculation et la valeur des richesses produites augmente. Il y a quelques mois, le rapport entre les premiers et la seconde était de 50 contre 1...

Voici une illustration simple de ce qui vient d'être avancé pour ce qui concerne la question du changement climatique d'origine anthropique. Le protocole de Kyoto prévoyait des sanctions contre les pays qui n'auraient pas réduit significativement leurs émissions de GES d'ici à 2012 – ce qui, au passage, n'est pas très libéral... Mais cela a provoqué la mise en place d'un formidable programme d'échanges spéculatifs des droits d'émissions. Ce programme est défendu, dans ce qui reste du processus de Kyoto, par les Etats-Unis, le Japon, le Canada, la Russie, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, la Norvège, l'Islande, l'Ukraine, et l'Union Européenne. Il s'agit d'installer un marché mondial des droits d'émission des gaz à effet de serre. Un pays ayant réduit ses émissions de CO₂ de 10.000 tonnes par la mise en place de technologies plus "propres", pourra revendre à un pays intéressé un permis équivalent à ces 10.000 tonnes. Mais il pourra aussi acquérir des droits d'émission s'il finance des technologies de production "propres" dans des pays en voie de développement, où le prix de revient de tels équipements est moins élevé que dans les pays dits "avancés". Au plan climatique, le bilan est quasiment nul. Au plan financier, on aura compris qu'il ne l'est pas, car ces permis d'émissions sont négociés de la même manière que les actions sur les places boursières. Les bourses des valeurs sont d'ailleurs présentées comme de bons moyens pour réguler, comme "naturellement", les investissements. Mais on voit bien que, dans tous les cas, le moteur de la "régulation" c'est la recherche de profits par des individus "privés" ou par des individus qui représentent des institutions. Cela n'a rien de "naturel" car cette recherche est le résultat de choix complexes et conscients. Et c'est au point que la spéculation boursière est enseignée dans les universités et les écoles de commerce, et que des clubs d'"investissements" sont mis en place dans les établissements d'enseignement secondaire de nombreux pays d'Europe.

L'idée d'"autorégulation" est donc une illusion en économie puisque ce sont les acteurs économiques eux-mêmes qui prennent les décisions. Les "autorégulations économiques" sont des apparences, et pas seulement parce que, dans la réalité, les firmes s'entendent pour ne pas s'affronter ou parce que les Etats sont constamment contraints d'intervenir dans l'économie-monde. Ce qui donne de la plausibilité à ces apparences c'est le vécu de chacun selon lequel la maîtrise des lois économiques est hors de portée de la volonté singulière des individus. Les fluctua-

tions des cours des Bourses de valeurs sont vécu par les plus humbles à la manière de l'astrologie: ils nous disent que notre destin social et économique ne se joue pas là où nous travaillons mais à Tokyo, à Londres, à Wall Street... ou dans les astres.

Ainsi, et malgré les apparences, le concept de "régulation naturelle", ou d'"autorégulation", qui est pertinent en écologie n'est pas transférable à l'économie, sinon de manière purement métaphorique. J'aurais pu prendre d'autres exemples où la question des régulations se pose de la même manière: par exemple, dans le transfert conceptuel vers les sociétés humaines des mécanismes des fluctuations populationnelles chez les animaux. La seule éventualité de la contraception suffit à interdire ce transfert: les êtres humains peuvent décider de leurs comportements, car il est toujours possible de "faire autrement" même si c'est difficile ou provisoirement impossible. Et c'est précisément cette possibilité qui fonde la liberté humaine.

Mais, plus généralement, je voudrais évoquer ce qui me semble être le point commun à tous les problèmes liés aux transferts de concepts de la biologie vers les sciences humaines: nous raisonnons tendanciellement dans le cadre d'une logique aristotélicienne à deux valeurs de vérité qui s'excluent mutuellement. Si la nature n'est pas séparée de la société, les lois et les concepts de la biologie peuvent s'y engouffrer. Si, au contraire, nature et sociétés humaines sont tenues pour radicalement séparées, on se prive de la valeur heuristique des enseignements de la biologie. On ne peut pas séparer, par exemple, l'être humain biologique de l'être humain social si l'on veut penser la totalité humaine. Cela signifie que nous devons accepter tout à la fois l'idée d'une séparation nette entre le biologique et le social, et le refus de cette séparation. La rupture et la continuité sont paradoxalement vraies en même temps. Regardons-nous penser dans le cadre de cette contradiction apparente, et dépassons Aristote. C'est de cette manière que nous cessons peut-être un jour de prétendre expliquer l'humain en étudiant des laboratoires à rats, et l'économie dite "libérale" en contemplant des écosystèmes.

Pascal Acot est chargé de recherches au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et membre de l'Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques (IHPST). Il est philosophe de formation. Sa thèse d'Etat a été publiée en 1988 aux Presses Universitaires de France sous le titre *Histoire de l'écologie*. Il partage aujourd'hui ses travaux entre l'épistémologie, la philosophie des sciences et l'histoire de l'écologie scientifique.
acot@univ-paris1.fr

HISTOIRE DU CONCEPT D'ÉCOSYSTÈME

Patrick Matagne

Le mot écosystème, créé en 1935, est devenu un concept central en écologie au début des années 1950. "Écosystème" arrive encore en tête, avant "succession écologique" et "flux d'énergie", selon un inventaire des principaux concepts écologiques, réalisé en 1988 à l'occasion du 75^e anniversaire de la British Ecological Society¹. Cependant, il fait désormais l'objet de critiques. Certaines sont motivées par la quête d'une entité qui représenterait un niveau d'intégration supérieur. D'autres, portées par l'écologie des paysages, cherchent à définir des niveaux d'organisations qui correspondent mieux à leurs problématiques². Pour donner une perspective historique à ces questions, cet article propose une sorte d'histoire à rebours du concept d'écosystème, en présentant d'abord le contexte de sa création jusqu'à la constitution du paradigme systémique, pour ensuite remonter au début du XIX^e siècle, afin d'évoquer les travaux qui ont contribué à concevoir des entités écologiques de plus en plus intégratrices.

HISTÓRIA DO CONCEITO DE ECOSISTEMA

A palavra ecossistema, criada em 1935, tornou-se conceito central em ecologia no início dos anos 1950. "Ecosistema" encabeça a lista antes mesmo de "sucessão ecológica" e "fluxo de energia", segundo um inventário dos principais termos ecológicos, realizado em 1988 por ocasião do 75^o aniversário da British Ecological Society¹. Entretanto, o referido conceito é hoje objeto de críticas. Algumas são motivadas pela busca de uma entidade que representaria um nível de integração superior. Outras, conduzidas pela ecologia das paisagens, procuram definir níveis de organizações que melhor correspondem às problemáticas de que se ocupam.² No intuito de conferir uma perspectiva histórica a tais questões, este artigo propõe uma espécie de história ao contrário do conceito de ecossistema, apresentando primeiramente o contexto de sua criação até a constituição do paradigma sistêmico, para em seguida remontar ao começo do século XIX, a fim de evocar os trabalhos que contribuíram para conceber entidades ecológicas cada vez mais integradoras.

Un climat de controverse

En 1935, le botaniste anglais Arthur George Tansley (1871-1955) propose le mot écosystème (*ecosystem*) à partir du syntagme système écologique (*ecological system*), dans un article polémique qui a pour cible les défenseurs d'une approche organiciste des communautés vivantes.

L'écologie des années 1920-1930, marquée par les travaux des botanistes, est agitée par une controverse qui met en jeu deux conceptions des communautés. La première, défendue notamment par les écologues de l'école de Chicago Frederic Edward Clements (1874-1945) et Victor Elmer Shelford (1877-1968), par le spécialiste de l'Afrique du Sud John Frederick Vickers Phillips (1899-1988), conduit à considérer une communauté de plantes comme un organisme complexe.

S'appuyant sur les recherches de Henry Chandler Cowles (1869-1939) sur les successions végétales des dunes du Lac Michigan³, Clements propose en 1916 de voir la communauté de plantes comme passant par plusieurs stades dont l'ensemble constitue une succession aboutissant, hors perturbation, à une phase nommée climax, sorte d'état d'équilibre entre la communauté et son milieu⁴. "Comme un organisme, une formation naît, grandit, mûrit et meurt [...]. La formation climacique est l'organisme adulte"⁵. Clements intègre ensuite les animaux afin d'étudier, au sein des communautés biotiques vues comme des superorganismes, leurs relations avec les végétaux. Il introduit le concept de biome, unité biogéographique comprenant une formation végétale et la formation animale qui lui est inféodée, et pose les bases de la bio-écologie⁶.

Shelford, qui travaille depuis les années 1910 sur les communautés animales, propose de retenir le biome comme unité fondamentale de l'écologie. Il va jusqu'à comparer un biome à "un organisme amiboïde"⁷.

Enfin, le botaniste et écologue John Phillips, s'appuyant sur les idées de son ami l'homme d'Etat africain Jan Christian Smuts (1870-1950), auteur du néologisme *holism*⁸, discute la notion de communauté biotique et défend les métaphores organicistes de Clements dans trois articles parus en 1934 et 1935, qui provoquent les foudres de Tansley⁹.

La seconde conception relative aux communautés vivantes est défendue notamment par Henry Allan Gleason (1882-1975) et William Skinner Cooper (1884-1978). Le premier rejette l'identification de la communauté végétale à un organisme. Pour lui, "l'hétérogénéité dans la structure

¹ Enquête réalisée auprès de 645 écologues du Royaume Uni (71%), d'Amérique du Nord (12%), d'Europe non anglophone (8%), d'Océanie (6%). Écosystème (447), succession écologique (347), flux d'énergie (274).

CHERRET, J. M. (ed.). "Ecological concepts". *The contribution of Ecology to an understanding of the natural world*. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1989. p. 1-16.
PETERS, R. H. *A critique for ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 75.
Cités par FRONTIER, S.; LEPRÊTRE, A. Développements récents en théorie des écosystèmes. *Annales de l'Institut océanographique*, 74(1):50-51, 1998.

² Cf. article sur les critiques récentes et perspectives actuelles de la théorie.

³ COWLES, H. C. The Ecological Relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette*, 27:95-117; 167-202; 281-308; 361-388, 1899.

⁴ CLEMENTS, F. E. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington*, 242:1-512, 1916.

⁵ CLEMENTS, F. E. Plant succession... *Op. cit.*, p. 124-125. ("As an organism, the formation arises, grows, matures and dies [...] The climax formation is the adult organism").

⁶ CLEMENTS, F. E.; VORHIES, C. T. & TAYLOR, W. P. *Principles and methods of bio-ecology*. Washington: Carnegie Institute of Washington Year Book, 1923.

⁷ SHELFORD, V. E. Some concepts of bioecology. *Ecology*, 12(3):456, 1931. Présenté devant Ecological Society of America en décembre 1929.

⁸ DROUIN, J.-M. Contribution à l'histoire du holisme: la philosophie de Jan Christian Smuts. In: LARRÈRE, C. & LARRÈRE, R. (dir.). *La crise environnementale*.

Paris: INRA, 13-15 janvier 1994, p. 193-203. Sur J. Phillips: ANKER, P. *Imperial ecology: environmental order in the British Empire, 1895-1945*. Cambridge (Massachusetts, USA): Harvard University Press, 2001. 352 p.

⁹ PHILLIPS, John. Succession, development, the *climax* and the complex organism: an analysis of concept. *The Journal of ecology*, 22: Part I, 554-571; 23: Part II, 210-246; 23: Part III, 488-508, 1934.

¹⁰ GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53 (1):19, 1926. ("The heterogeneity in the structure of an association may be explained by the accidents of seed dispersal and by the lack of time for complete establishment").

¹¹ GLEASON, H. A. *Op. cit.*, p. 26. ("The behavior of the plant offers in itself no reason at all for the segregation of definite communities").

¹² COOPER, W. S. Fundamental of vegetational change. *Ecology*, 7:391-413, 1926.

¹³ ELTON, C. *Animal Ecology*. Oxford, 1927. Rééd. Londres, Methuen, Science Paperbacks, 1966. Rééd., With new introductory material by Matthew A. Leibold and Timothy J. Wootton, 2001. 296 p.

¹⁴ ELTON, C. *Op. cit.*, p. 50. ("the animal's place in its community").

¹⁵ LOTKA, A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1924. 460 p. Rééd., *Elements of mathematical biology*. New-York: Dover, 1956. VOLTERRA, V. & D'ANCONA, N. *Les associations biologiques au point de vue mathématique*. Paris: Hermann, 1935. 97p.

¹⁶ TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16:296, 1935. ("A certain amount of scepticism of the soundness of the conception

d'une association peut être expliquée par des accidents dans la dispersion des graines et par le manque de temps pour leur installation complète"¹⁰. Son article de 1926 se termine par le constat suivant: le comportement des plantes ne justifie en rien la distinction de communautés définies¹¹. Ainsi, les groupements d'individus sont la résultante d'exigences analogues, satisfaites par un même milieu. Les communautés n'ont de réalité que dans les esprits qui les ont conçues: ce ne sont que des foules d'individus. Quant à Cooper, il rejette la notion de climax comme un aboutissement finalisé. En fait, les changements peuvent avoir des causes multiples, et pas seulement ceux que l'on attend pour parvenir au climax. L'évolution de la végétation est parfois si lente qu'elle peut donner l'illusion de la stabilité, mais il n'en n'est rien à l'échelle de l'histoire des plantes¹².

Il faut évoquer aussi l'écologue anglais Charles Sutherland Elton (1900-1991) qui, dans *Animal Ecology* (1927)¹³, adapte les concepts élaborés en écologie végétale à la communauté animale (chapitre 5), structurée sur la base des concepts de chaîne trophique (*food-chain*), de pyramide des nombres (*Pyramid of Numbers*) et de niche écologique ("la place d'un animal dans sa communauté")¹⁴. L'Américain Alfred Lotka (1880-1949) et l'Italien Vito Volterra (1860-1940), de manière indépendante, proposent dans les années 1925-1935 une modélisation mathématique de la dynamique des populations animales¹⁵. Volterra, encore souvent cité, tente d'appliquer aux associations biologiques des méthodes d'études mathématiques.

C'est dans ce contexte scientifique que Tansley exprime "une certaine dose de scepticisme sur la validité de la conception de communauté biotique"¹⁶.

Dans son article de 1935 il vise, à travers son "jeune ami le professeur Phillips", les positions organicistes de son "vieil ami le docteur Clements". Volontairement direct et provocateur, Tansley écrit que

*les articles de Phillips rappellent irrésistiblement l'exposé d'une profession de foi – l'exposé du système clos d'un dogme religieux ou philosophique. Clements apparaît comme le grand prophète et Phillips comme le chef des apôtres, il ne manque pas même la vraie ferveur apostolique*¹⁷.

Au dogme organiciste Tansley oppose une approche systémique. Il rejette l'expression communauté biotique car elle implique qu'il y ait des membres, ce qui n'a pas de sens s'agissant de plantes ou d'animaux. D'une façon générale le terme d'organisme (qui renvoie à un individu), l'ex-

of the biotic community”). Traduit par J.-M. Drouin, *La naissance du concept d'écosystème*, Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de Philosophie, Université Paris I, 1984. p. 127.

¹⁷ TANSLEY, A. G. The Use and Abuse, *Op. cit.*, p. 285 (“my old friend Dr Clements and my young friend professor Phillips; “Phillips’ articles remind one irresistibly of the exposition of a creed – of a close system of religious or philosophical dogma. Clements appears like the major prophet and Phillips as the chief apostle, with the true apostolic fervour in abundant measure”). Trad. par J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 107.

¹⁸ TANSLEY, A. G. *Op. cit.*, p. 297. (“This refusal is however far from meaning that I do not realise that various ‘biomes’, the whole webs of like adjusted to particular complexes of environmental factors, are real ‘wholes’, often highly integrated wholes, which are the living nuclei of systems in the sense of the physicist”). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 129.

¹⁹ TANSLEY, A. G. *Op. cit.*, p. 306. (“The fundamental concept appropriate to the biome considered together with all the effective inorganic factors of its environment is the ecosystem [...]. In an ecosystem the organisms and the inorganic factors alike as *components* which are in relatively stable dynamic equilibrium.”). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 148.

²⁰ BERGANDI, D. & BLANDIN, P. Holism vs reductionism: do ecosystem ecology and landscape ecology clarify the debate? *Acta Biotheoretica*, 46(3):185-206, September 1998.

²¹ JØRGENSEN, S. E. *Integration of ecosystem theories: a pattern*, third edition, (first ed. 1992). Kluwer Academic

pression organisme complexe (organismes supérieurs pour les biologistes), sont inadéquats. Il préfère parler de “quasi-organisme” (*quasi organism*), une entité qui ne possède que certaines caractéristiques de l’organisme (notamment celle d’interrelation). Tansley précise:

*ce refus est cependant loin de signifier que je ne sois pas conscient de ce que les différents ‘biomes’, les réseaux vivants dans leur totalité adaptés aux combinaisons de facteurs environnementaux, sont de véritables ‘totalités’, souvent des totalités hautement intégrées, qui sont les noyaux vivants de systèmes dans le sens où le physicien emploie ce mot*¹⁸.

Il critique aussi l’approche finaliste qui fait de la succession un processus aboutissant nécessairement à un seul type de climax par région climatique. Avec Cooper, il considère que ce processus n’est qu’un cas particulier d’une évolution qui se produit à des échelles temporelles beaucoup plus longues. En conséquence:

*le concept fondamental qui convient au biome considéré avec tous les facteurs inorganiques à l’œuvre dans son milieu est l’écosystème [...]. Dans un écosystème les facteurs organiques aussi bien qu’inorganiques sont des composants qui sont en équilibre dynamique relativement stable*¹⁹.

L’introduction de la problématique des facteurs du milieu n’est pas novatrice, ils sont pris en compte depuis plus d’un siècle. La nouveauté tient dans leur intégration dans une entité nouvelle. Les facteurs biotiques (représentés par le biome) et les facteurs abiotiques (conditions physico-chimiques) forment désormais un système. De plus, les activités humaines constituent un facteur biotique intégrable à l’écosystème.

Le débat théorique holisme/réductionnisme concerne d’autres domaines (physique, sociologie, biologie). Cependant, en écologie, la nécessité d’une approche holistique a souvent été réaffirmée et, paradoxalement, le concept d’écosystème a ultérieurement souvent été utilisé pour conforter celle-ci. La volonté de construire l’écologie en opposition aux disciplines réductionnistes par excellence que sont la génétique ou la biologie moléculaire n’y est pas étrangère²⁰.

Les deux approches qui s’affrontent dans les années 1930-1940, la première réductionniste/analytique (qui distingue et sépare), la seconde holistique/intégratrice, peuvent être (ré)conciliées. “Analyse et synthèse pourraient être considérées comme les deux côtés d’une même pièce”²¹.

Publishers, 2002. p. 9. ("Analysis and synthesis should be considered as the two sides of the same coin").

L'attitude systémique consisterait alors à passer des parties au tout, en rendant compte des propriétés du niveau supérieur par l'intégration des phénomènes du niveau inférieur.

La théorie générale des systèmes

On attribue à Lindeman la création du concept moderne d'écosystème car il intègre les approches trophiques et énergétiques, jusque là cantonnées à des disciplines appliquées. L'écosystème rencontre alors la théorie générale des systèmes, sorte d'extension de la thermodynamique, qui s'applique à de nombreux domaines.

Le biologiste américain Raymond Lindeman (1916-1942), s'appuyant notamment sur les apports de son professeur, Georg Evelyn Hutchinson (1903-1991), interprète les données qu'il a lui-même recueillies à l'occasion d'une étude d'un lac du Minnesota²². Dépassant l'alternative relative à l'étude des groupements végétaux: description (statique) ou succession (dynamique), il propose de se centrer sur "le lien entre, d'une part, les relations trophiques, ou relations d'utilisation de l'énergie à l'intérieur de l'unité formée par la communauté, et, d'autre part, le processus de succession"²³. Le concept d'écosystème et l'approche biogéochimique de Vernadsky²⁴ fournissent un cadre théorique à son étude qualitative et quantitative (les masses sont converties en valeurs calorimétriques) des cycles trophiques. Les méthodes sont importées de la physique et de la chimie, les références à la thermodynamique sont implicites (son approche est réductionniste), les possibilités d'application économique sont ouvertes. Et surtout: "les analyses des cycles de relations trophiques indiquent qu'une communauté biotique ne peut être clairement différenciée de son environnement abiotique: l'écosystème doit être dès lors considéré comme l'unité écologique fondamentale"²⁵.

Il s'agit véritablement d'un acte fondateur de la théorie écosystémique, une théorie qui permet de penser l'écosystème comme une totalité, et pas seulement comme un ensemble intégrant une biocénose et un biotope, de penser les relations trophiques comme des transferts d'énergie.

Le contexte de la Deuxième guerre mondiale explique en partie le fait que son œuvre novatrice ne soit valorisée que dans les années 1950. D'autres facteurs ont pesé: la disparition précoce de Lindeman, la nécessité d'une approche pluridisciplinaire qui se heurte aux cloisons disciplinaires, la difficulté à s'approprier un système qui intègre le vivant et le milieu en une seule entité, un réductionnisme choquant pour les biologistes qui peinent à accepter de

²² LINDEMAN, R. L. Seasonal food-cycle dynamics in a senescent lake. *The American Midland Naturalist*, 26:637-638, 1940.

HUTCHINSON, G. E. Studies on Connecticut lake sediments. II. Chemical analyses of a core from Linsley Pond, North Branford. *Amer. J. Sci.*, 238:493-517, 1940.

HUTCHINSON, G. E. Limnological studies in Connecticut. IV. Mechanism of intermediary metabolism in stratified lakes. *Ecol. Monogr.*, 11:21-60, 1941.

²³ LINDEMAN, R. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23:399-418, 1942. Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, 164-215.

²⁴ Le géologue Vladimir Ivanovitch Vernadsky (1863-1945) est le créateur du concept de biosphère (1926), le terme a été proposé en 1875 par le géologue autrichien Edouard Suess (1831-1914).

²⁵ LINDEMAN, R. The trophic-dynamic... *Op. cit.*, p. 415. Dans les années 1940, écosystème est en concurrence avec biogéocénose, introduit par l'écologue soviétique V. N. Sukatchev.

rendre compte du fonctionnement d'un lac par le seul formalisme mathématique²⁶.

Le silence relatif de la décennie 1940-50²⁷ sur Lindeman est rompu par la publication en 1953 de *Fundamentals of ecology* d'Eugène Pleasants Odum (1913-2002), devenu une référence pour tous les écologues²⁸. Il est centré sur la théorie de Lindeman et profondément marqué par les apports du jeune frère de l'auteur, Howard Tresor Odum (1924-), spécialiste de chimie nucléaire.

Aux principes classiques de la thermodynamique, E. P. Odum propose d'ajouter celui "du maximum de puissance", attribué à Lotka, qui explique la dynamique des systèmes écologiques par leur capacité à utiliser les flux énergétiques d'une manière particulière.

Plusieurs concepts intégrateurs ont précédé celui d'écosystème, notamment ceux de formation, d'association et de biocénose. Le premier a été développé dans le domaine de la géographie botanique. Le second a été proposé par un zoologue, indépendamment des travaux conduits en écologie végétale. De plus, on verra que si Lindeman a pu construire sa théorie à partir du modèle du lac, c'est parce que la limnologie a été constituée par des auteurs du XIX^e siècle.

La fécondité conceptuelle de la géographie botanique écologique

Au début du XIX^e siècle, le grand naturaliste voyageur Alexander von Humboldt (1769-1859) définit ainsi la géographie botanique et dessine son programme:

C'est cette science qui considère les végétaux sous les rapports de leur association locale dans les différents climats. Vaste comme l'objet qu'elle embrasse, elle peint à grands traits l'immense étendue qu'occupent les plantes, depuis la région des neiges perpétuelles jusqu'au fond des océans, et jusque dans l'intérieur du globe, où végètent, dans des grottes obscures, des cryptogames aussi peu connues que les insectes qu'elles nourrissent. [...].

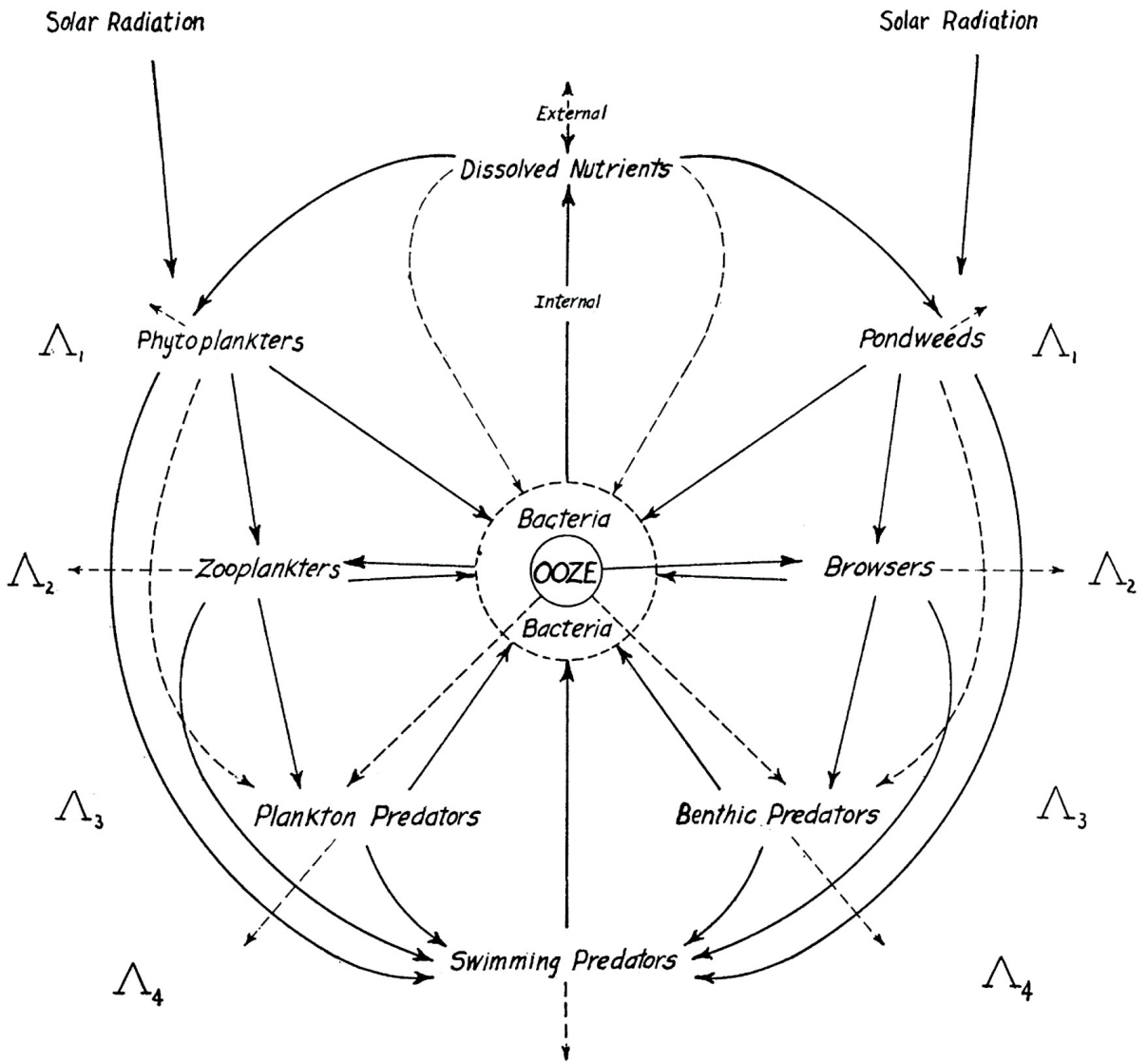
La géographie des plantes ne range pas seulement les végétaux selon les zones et les hauteurs différentes auxquelles ils se trouvent; elle ne se contente pas de les considérer selon les degrés de pression atmosphérique, de température, d'humidité et de tension électrique, sous lesquels ils vivent: elle distingue parmi eux, comme parmi les animaux, deux classes qui ont une manière de vivre et, si l'on ose le dire, des habitudes très-différentes. Les uns croissent isolés et épars [...]. D'autres plantes, réunies en société comme les fourmis et les abeilles, couvrent des terrains immenses, dont elles excluent toute espèce hétérogène²⁹.

²⁶ Ludwig von Bertalanffy aussi a vécu cette période de résistance à la fin des années 1930, face à sa théorie des systèmes ouverts. Le contexte est plus favorable après la Guerre, comme le montre la réception des travaux de Norbert Wiener sur la cybernétique (1948), de ceux de Claude E Shannon (1916-2001 et Warren Weaver (1894-1978) sur la théorie de l'information (1949), de John von Neumann (1903-1957) et Oskar Morgenstein (1902-1977) sur la théorie des jeux (1947).

²⁷ On peut retenir A. Mac Fadyen, The meaning of productivity in biological systems, *The Journal of Animal Ecology*, 17(1): 1948. Ainsi que des recherches qui mobilisent la notion de niveau trophique.

²⁸ ODUM, E. P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphie: W.-B. Saunders Company, 1953.

²⁹ HUMBOLDT, A. de. *Essai sur la géographie des plantes*. Paris: Schoell et Tübingue, Cotta, 1807, p. 14-15. Rééd. Nanterre: Éditions Européennes Érasme, 1990.



Reproduction du modèle proposé par Raymond Lindeman pour décrire les relations trophiques en écosystème lacustre. "The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology". *Ecology*, 23(4):399-418, octobre 1942.

Ainsi, en quelques lignes, Humboldt propose une première définition de l'association et trace les lignes d'un programme de recherche développé au cours du XIX^e siècle. Il est à l'origine de deux traditions de la géobotanique, physionomique et floristique.

Les grandes formations végétales du monde: forêts tropicales humides et sèches, savanes, déserts, forêts méditerranéennes et de feuillus, steppes, taïgas et toundras ont des physionomies caractéristiques, déterminées par les climats (latitude, altitude) et les types de végétation qui dominent. L'identification des espèces ou des taxons dominants, qui marquent le plus le paysage par le nombre d'individus et par leur impact visuel, conduit Humboldt à distinguer

quelques formes générales auxquelles se réduisent la plupart des autres, et qui présentent autant de familles ou groupes plus ou moins analogues entre eux. Je me borne à nommer quinze de ces groupes, dont la physionomie offre une étude importante au peintre paysagiste: 1° la forme des scitaminées (musa, heliconia, strelitria); 2° celle des palmiers; 3° les fougères arborescentes; 4° la forme des arum, des pothos et des dracontium; 5° celle des sapins (taxus, pinus); 6° tous les folia acerosa; 7° celle des tamarins (mimosa, gleditsia, porlieria); 8° la forme des malvacées (sterculia, hibiscus, ochroma, cavanillesia); 9° celle des lianes (vitis, paullinia), 10° celle des orchidées (epidendrum, serapias); 11° celle des raquettes (cactus); 12° celle des casuarines, les equisetum; 13° celle des graminées; 14° celle des mousses; 15° enfin, celle des lichens.

*Ces divisions physionomiques n'ont presque rien de commun avec celles que les botanistes ont faites jusqu'à ce jour selon des principes très-différens; il ne s'agit ici que des grands contours qui déterminent la physionomie de la végétation*³⁰.

³⁰ HUMBOLDT, A. de. *Op. cit.*, p. 31-32.

On peut s'arrêter sur une importante question posée en 1838 par le botaniste de Göttingen (Basse Saxe) August Heinrich Rudolf Grisebach (1814-1879): "la question qui doit nous préoccuper ici est de savoir s'il est possible d'établir les critères climatiques des flores naturelles ou si l'on doit se contenter de critères botaniques pour les délimiter". Il répond en créant le concept de "formation phytogéographique" (*pflanzengeographische formation*).

Un groupe de plantes présentant un caractère physionomique défini, comme une prairie, une forêt etc. Elle est tantôt constituée par une seule espèce, tantôt par un complexe d'espèces dominantes appartenant à une même famille, tantôt enfin par un agrégat d'espèces qui, bien

que différentes, présentent dans leur organisation quelque particularité commune³¹.

³¹ GRISEBACH, A. H. R. Über den Einfluss des Klima auf die Begränzung der Natürlichen Floren. *Linnaea*, 12, 1838, publié par D. F. L. Schlechtendal, 1838. p. 160 et p. 166.

Il s'agit d'une définition physionomique, avec une dose de floristique. Grisebach crée 54 puis 60 formes de végétation regroupées dans un système physionomique élaboré à partir de l'analyse comparative de la morphologie des végétaux (troncs, branches, feuilles). "Les formes végétales et leurs rapports avec les formations botaniques se présentent comme dépendant du climat"³².

³² GRISEBACH, A. H. R. *La végétation du globe d'après sa disposition suivant les climats*. Paris: J. B. Baillièrre et Fils, 1875. p. 12. 1^{er} éd. Allemande: *Die Vegetation der Erde*. 2 Vol. Leipzig: Engelmann, 1872. 2nd éd. Allemande, 1884.

D'autres phytogéographes créent leur propre système: Carl Georg Oscar Drude (1852-1933) identifie 14 formations pour les seules forêts allemandes (1890)³³. Les systèmes proposés par Ernest H. Ludwig Krause (1839-1903), par Roscoe Pound (1870-1964) et F. E. Clements, proches de celui de Drude, rangent les plantes dans 7 grands groupes contenant 34 sous groupes³⁴. Le danois Christen Christiansen Raunkiaer (1860-1938) retient les modalités d'adaptation pendant la saison défavorable (hivernale, sèche) qui déterminent cinq grands types biologiques pour les plantes à fleurs³⁵.

³³ DRUDE, O. *Manuel de Géographie botanique*. trad. G. Poirault. Paris: Klincksieck, 1897. 1^{ère} éd., *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart: L. Engelhorn, 1890.

³⁴ KRAUSE, E. H. L. Die Einteilung der Pflanzen nach ihrer Dauer. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1891. p. ix. POUND, R. & CLEMENTS, F. E. *The Phytogeography of nebraska. I. General Survey*. Lincoln, Nebraska, 1898.

Cependant, la multiplication des systèmes et l'atomisation du concept initial noient la tradition physionomique dans une sorte d'inflation sémantique nuisible à son usage.

³⁵ RAUNKIAER, C. Types biologiques pour la géographie botanique. *Bulletin de l'Académie des sciences et lettres du Danemark*, 1905. – The life forms of plants and statistical plant geography, 1934. *Coll. Papers*. Oxford.

Les représentants de la seconde grande tradition de la géographie botanique cherchent à identifier les groupements végétaux par leur composition floristique. Humboldt en est aussi à la source. Il décrit des associations composées de plusieurs espèces, comme l'"association de l'*Erica vulgaris*, de l'*Erica tetralix*, des *Lichen icmadophila* et *hoematomma*". Ces espèces caractéristiques sont les plus régulièrement représentées dans l'association de bruyères (*Erica*) considérée ici.

Quoique le phénomène des plantes sociales paraisse appartenir principalement aux zones tempérées, les tropiques en offrent cependant plusieurs exemples. Sur le dos de la longue chaîne des Andes, à trois mille mètres de hauteur, s'étendent la *brathis juniperina*, le jarava (genre de graminées voisin du *papporophorum*), l'*escallonia myrtilloides*, plusieurs espèces de *molina*, et surtout *tourrettia*, dont la moelle donne une nourriture que l'Indien indigent se dispute quelquefois avec les ours. Dans les plaines qui séparent la rivière des Amazones et le Chinchipe, on trouve ensemble le *croton argenteum*, le *bougainvillea* et le *godoya*; comme dans les Savanes de l'Orénoque, le *palmier mauritia*, des *sensitives herbacées* et des *kyllingia*³⁶.

³⁶ HUMBOLDT, A. de *Op. cit.*, p. 18-19.

Il évoque ici les apports de son voyage de cinq ans en "Amérique équinoxiale" de 1799 à 1804.

Le botaniste suisse Augustin Pyramus de Candolle (1778-1841) développe un programme de recherche qui s'inscrit dans le cadre de cette approche. Il propose d'identifier les communautés végétales sur la base de la comparaison d'inventaires aussi exhaustifs que possible, afin de repérer les espèces caractéristiques d'associations, statistiquement les plus présentes dans un même milieu, même si elles impactent peu la physionomie du paysage³⁷. C'est le cas par exemple de *Scilla lilio-hyacinthus* (*Scille lys-jacinthe*), caractéristique d'association de la hêtraie sapinière submontagnarde d'Auvergne, présente autour du lac Pavin. Les hêtres et les sapins déterminent la physionomie du paysage, alors que l'herbacée, même si elle peut atteindre un mètre, ne fleurit le sous-bois qu'en avril-mai.

D'autres auteurs enrichissent la tradition floristique, tel le botaniste danois Jean-François Schouw (1789-1852) qui introduit des innovations comme la définition du type de végétation, en accord avec la composition floristique³⁸. Le nom des associations se termine par *etum*. Par exemple, une association dont l'espèce dominante est le Hêtre (*Fagus sylvatica*) sera appelée *Fagetum*.

La réalité de l'association est posée. La reconnaissance ou non de ces découpages et de leur répétitivité sur le terrain est une question épistémologique fondamentale en écologie, débattue jusqu'à nos jours comme on l'a vu.

Alphonse de Candolle (1806-1893), qui suit les traces de son père, pose de nouvelles questions, comme celle de la détermination historique de la distribution des plantes, ou les problèmes d'échelle pour distinguer les influences climatiques. Il est intrigué par le fait que "les plantes n'ont une habitation conforme au climat que dans certaines circonstances, dans certains pays". Depuis peu,

*les progrès de la géologie ont fait luire sur les sciences naturelles un jour nouveau [...]. Ainsi, lorsque la distribution actuelle des espèces paraît bizarre, lorsqu'elle n'est pas conforme aux conditions modernes des climats, c'est probablement parce que les circonstances géologiques et physiques précédentes ont influé sur elles*³⁹.

En 1874 il va plus loin en proposant une classification des "groupes physiologiques" sur la base de deux facteurs: l'humidité et la chaleur. Ce faisant, les "groupes physiologiques" deviennent des entités identifiées par leur mode de vie. Par exemple, la végétation "japonico-virgino-maderensi-méditerranéenne" est "mésotherme" (elle exige une cha-

³⁷ CANDOLLE, A.-P. de. "Géographie botanique". In: CUVIER, Frédérique (ed.). *Dictionnaire des sciences naturelles*. vol. 18. Paris et Strasbourg: Levrault, 1820. p. 359-422.

³⁸ SCHOUW, J. F. *Grundtraek til almindelig Plantegeografie*. København, 1822. Trad. *Grundzüge der allemeinen Pflanzengeographie*. Berlin, 1823.

³⁹ CANDOLLE, A. de. *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes à l'époque actuelle*. 2 vol., 1855. p. XI et p. XII.

⁴⁰ CANDOLLE, A. de. Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie ancienne et moderne. *Archives des sciences de la Bibliothèque universelle*, 1874. p. 9.

leur et une humidité modérées)⁴⁰. Il crée ainsi le groupe des végétations “mégathermes” (qui exigent une forte chaleur et beaucoup d’humidité), “xérophiles” (qui exigent chaleur et sécheresse), “mésothermes”, “Hekistothermes” (arctiques et antarctiques). L’écologie est en train de conquérir son autonomie par rapport à la géographie.

Des orientations critiques sont apportées par le botaniste autrichien Anton Joseph Ritter Kerner von Marilaün (1831-1898). Il explore la voie ouverte par Grisebach afin de résoudre les contradictions contenues dans la définition originelle de la formation, qui emprunte aux deux traditions de la phytogéographie. Von Marilaün s’appuie aussi sur les travaux de son compatriote Siegfried Reissek (1819-1871) qui, en 1856, a étudié les phénomènes de succession sur les îles du Danube.

Certes, comme ses prédécesseurs, von Marilaün étudie les relations des formations végétales avec le climat et le sol, leur développement dans le temps. Cependant, il amorce ici une véritable révolution: pour définir les groupes végétaux, il ne part pas de l’étude de leur environnement comme le veut la tradition phytogéographique depuis le début du XIX^e siècle, mais des discontinuités naturelles, intrinsèques de la végétation. Les résultats de cette approche originale ouvrent la voie à la phytosociologie⁴¹.

⁴¹ KERNER VON MARILAÜN, A. J. R. *Das Pflanzenleben der Donauländer*. Innsbruck: Wagner, 1863. 2^e éd., 1929. Trad. H. S. Conard, *The background of plant ecology. The plants of the Danube basin*. Iowa State University Press Ames, 1951. Rééd., New York: Arno Press, 1977.

Entre la fin du XIX^e siècle et le début du XX^e siècle un botaniste danois, Eugen Warming (1841-1924), réalise une synthèse des travaux de géobotanique et propose un programme de recherche écologique centré sur la problématique des communautés végétales (*Plantensamfund*), dans le premier traité qui utilise le terme écologie dans son titre⁴².

⁴² WARMING, E. *Plantensamfund Grundtræk af den Økologiske Plantegeografi*. København: P. G. Philipsen, 1895. 335 p. Trad. Emil Knoblauch, *Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine*. Berlin, 412 p. Ed. augmentée, avec VAHL, M. *Oecology of Plants. An Introduction to the Study of Plant-Communities*. Oxford: Clarendon Press, 1909. 422 p.

Dans l’introduction, Warming distingue la géographie botanique floristique de la géographie botanique écologique.

La géographie botanique écologique poursuit des objectifs complètement différents [de ceux de la géographie botanique floristique]. Elle nous enseigne comment les plantes ou les communautés végétales ajustent leurs formes et leurs comportements aux facteurs effectivement agissants, tels que les quantités d’eau, de chaleur, de lumière, de nourriture, etc. qui se trouvent disponibles. [Warming renvoie ici à une note infrapaginale dans laquelle il rappelle que le terme écologie est dû à Haeckel].

Un coup d’œil au hasard montre que les espèces, en aucune façon, disposent leurs individus uniformément sur l’ensemble de l’aire sur laquelle elles se trouvent, mais se groupent en communautés à la physionomie très variée. La première tâche, aisée, consiste à trouver quelles espèces

sont couramment associées dans des habitats semblables (stations). Cette tâche facile implique seulement de déterminer ou de décrire une série de faits. Une autre opération, qui ne présente pas de grande difficulté non plus, consiste à décrire la physionomie de la végétation et du paysage.

La tâche la plus urgente et la plus difficile consiste à répondre à la question suivante: pourquoi chaque espèce a ses propres habitudes et habitats, pourquoi les espèces se rassemblent-elles pour former des communautés définies possédant une physionomie caractéristique? Ces problèmes conduisent à étudier l'économie des plantes, leurs exigences vis-à-vis de leur milieu et les moyens qu'elles emploient pour utiliser les conditions qui les entourent, pour adapter leurs structures externes et internes, et leur physionomie, c'est-à-dire finalement à prendre en considération les formes de croissance des plantes⁴³.

⁴³ WARMING, E. *Lehrbuch*. *Op. cit.*, Introduction, 1896. p. 2-3.

Warming, sur la base des associations végétales, crée la catégorie des "groupes d'associations" (*Vereinsklassen* ou *Formationsklasse*), afin de regrouper plusieurs associations. C'est là une innovation importante, car il prend en compte un niveau d'intégration supérieur⁴⁴.

⁴⁴ WARMING, E. *Lehrbuch*, 1896. Chapitre 4, p. 10. *Oecology of Plants*, 1909. p. 131.

Cependant, le nombre de "groupes d'association" étant élevé, l'auteur est conduit à d'autres regroupements basés sur le facteur humidité. Il propose alors la communauté des hydrophytes (*hydrophytenvereine*, dans les milieux aquatiques), celle des xérophytes (*xerophytenvereine*, qui supportent des conditions de sécheresse extrêmes), celle des halophytes (*halophytenvereine*, sur les sols salés), celle des mésophytes (*mesophytenvereine*, dans des régions aux précipitations modérées). Il reprend ainsi des termes connus, mais leur donne un autre contenu. Évidemment, chaque communauté est composée de beaucoup d'espèces, de plusieurs "groupes d'associations" et représente donc une combinaison de "formes de croissance"⁴⁵.

⁴⁵ WARMING, E. *Lehrbuch*. Cinquième Section, 1896. p. 291-292, p. 299 et suiv. Sixième Section, p. 311 et suiv.

Dans l'édition anglaise de 1909, Warming ajoute la communauté des héliphytes (plantes des marais), des oxylophytes (formations sur sol acide), des lithophytes (formations sur rochers), des psychophytes (formations sur sols froids), des psammophytes (formations sur sables et graviers), des éremophytes (formations sur déserts et steppes), des chersophytes (formations sur terres incultes), des psilophytes (formations de savane), des formations sclérophylles (comprenant la garrigue et le maquis), des formations de conifères.

Il en résulte une classification plus fine, que l'auteur considère comme entièrement nouvelle.

Finale­ment, Warming considère plusieurs niveaux d'intégration: plante, association de plantes, groupe d'asso­ciations, communautés. De la combinaison de "formes de croissance" émerge un faciès caractéristique d'une commu­nauté donnée. Cette combinaison est déterminée par le fait que les espèces qui composent la communauté ont des besoins semblables (nourriture, lumière, humidité, etc.), ou bien que certaines sont dépendantes d'autres espèces (dans le cas des saprophytes par exemple). Dans son sys­tème, les "formes de croissances" sont appelées à devenir de véritables entités avec des "caractères biologiques" propres, inscrivant l'écologie dans une perspective organiciste.

Le XIX^e siècle a donc produit de nombreux travaux et réflexions qui nourrissent les débats et controverses du XX^e siècle, relatifs à la recherche d'entités intégratrices permettant de rendre la nature plus lisible dans les modes de répartition, de regroupement et de relation des êtres vivants avec le milieu.

D'autres recherches se développent en dehors du champ de la botanique et de la géographie botanique. Elles visent aussi à identifier des unités qui seront intégrées par le concept d'écosystème.

Biocénose et microcosme

En 1869 le zoologiste allemand Karl August Möbius (1825-1908) est envoyé en mission pour étudier l'ostréicul­ture. En Prusse comme en France, l'épuisement des bancs d'huîtres compromet l'avenir d'une activité littorale naissante.

Dans un livre publié en 1877, il tire les conclusions de son voyage d'étude sur la côte atlantique:

l'histoire de l'appauvrissement des bancs d'huîtres français est très instructive. Quand les bancs de Cancale ont été presque privés de leurs huîtres, en raison de la pêche excessive, sans aucune protection, les coques (Cardium edule) s'installèrent et occupèrent la place des huîtres; et de vastes hordes de moules (Mytilus edulis) dans des circonstances semblables apparurent sur les bancs épuisés près de Rochefort, Marennes et sur l'île d'Oléron. Le territoire d'un banc d'huîtres n'est pas seulement habité par des huîtres mais aussi par d'autres animaux. [...] La science ne possède pas, jusqu'à présent, de mot par lequel une telle communauté de vie puisse être désignée; de mot désignant une communauté dans laquelle la somme des espèces et des individus, étant mutuellement limitée et sélectionnée par les conditions extérieures moyennes de vie, a par voie de reproduction, continué à occuper un territoire défini. Je propose le

⁴⁶ MÖBIUS, K. *Die Auster und die Austernwirtschafts*. Berlin: Verlag Von Wiegandt, Hempel et Parey, 1877. p. 1-126 avec 9 gravures. Traduction anglaise par H. J. Rice, *Report of the U.S. Commission of Fish & Fisheries (1880)*. Washington, 1883. p. 683-751. (Citations p. 721 et p. 723).

⁴⁷ FOREL, Alphonse F. *Le Léman*: monographie limnologique. Lausanne: Rouge, 3 vol., 1892-1895. Réimpression 1998, Slatkine Genève. Tome 1: 543 p, tome 2: 651 p, tome 3: 715 p.

⁴⁸ FORBES, S. A. The lake as a microcosm, lu le 25 février 1887 devant l'Association scientifique de Peoria; version imprimée dans *Bulletin of the Scientific Association (Peoria, IL)*, 77-87, 1887. Version imprimée in et reproduit dans *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 15: 537-550, 1925. Trad. par Jean-Marc Drouin, *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de Philosophie, Université Paris I, 1984. p. 70-90. Reproduit dans *Ecological Investigations of Stephen Alfred Forbes*. New York: Arno Press, 1977.

⁴⁹ FORBES, S. A. The lake as a microcosm. *Op. cit.*, p. 77. ("A lake is to the naturalist a chapter out of the history of a primeval time, for the conditions of life there are primitive, – the forms of life are, as a whole, relatively low and ancient, and the system of organic interactions by which they influence and control each other has remained substantially unchanged from a remote geological period". Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 71.

⁵⁰ FORBES, S. A. *Op. cit.*, p. 79. ("the system of natural interactions by which this mere collocation of plants and animals has been organized as a settled and prosperous community"; "It forms a little world within itself, – a microcosm"). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 76.

⁵¹ FORBES, S. A. *Op. cit.*, p. 87. ("A general community of interests"; "the beneficent power of natural selection"). Trad. J.-M. Drouin. *Op. cit.*, p. 89.

⁵² Après avoir été en concurrence avec biosystème (association de biocénose et de biotype).

terme biocénose (de bios, vie, et koïnoïn, avoir quelque chose en commun) pour une telle communauté. Toute modification d'un des facteurs déterminants d'une biocénose produit des modifications d'autres facteurs de celle-ci. Si l'une quelconque des conditions extérieures de vie s'écartait pendant longtemps de sa moyenne précédente, c'est toute la biocénose, ou communauté, qui serait transformée. Elle serait également transformée, si le nombre d'individus d'une espèce donnée augmentait ou diminuait à cause de l'intervention de l'homme, si une nouvelle espèce disparaissait complètement, ou si une nouvelle espèce entraînait dans la communauté⁴⁶.

Ainsi, une modification d'un facteur entraîne, comme dans une réaction en chaîne, des modifications d'autres facteurs. Si ces modifications perdurent, toute la biocénose est affectée.

Tandis que Möbius est en mission, François Alphonse Forel (1841-1912), un jeune médecin suisse professeur d'anatomie et de physiologie, se lance dans une longue étude du lac Léman. Son programme de recherche prévoit l'analyse des relations entre les espèces vivantes et celle des facteurs physiques et chimiques de l'environnement du lac. La *monographie limnologique* qu'il publie entre 1892 et 1895 propose le terme limnologie défini comme "l'océanographie des lacs"⁴⁷. Il reprend les concepts de communauté de vie et de biocénose de Möbius, il est aussi marqué par les travaux de l'entomologiste officiel de l'Etat de l'Illinois Edward Forbes (1844-1930) et par ceux de l'inventeur du terme plancton, Victor Hansen.

Enfin, sous le titre *The lake as a microcosm*, Forbes présente en 1887 un petit texte qui analyse la vie lacustre dans l'Illinois⁴⁸. L'auteur choisit ce type de milieu car:

un lac est pour le naturaliste une page détachée de l'histoire des premiers âges, les conditions de vie y sont en effet primitives et les formes de vie y sont, dans l'ensemble, relativement inférieures et archaïques et le système des interactions organiques par lesquelles elles s'influencent et se contrôlent mutuellement n'a pas changé pour l'essentiel depuis une période géologique éloignée⁴⁹.

Selon l'auteur, "cet îlot constitue un petit monde en lui-même – un microcosme", c'est-à-dire "une totalité organique" isolée, que l'esprit humain est capable d'appréhender. Ainsi, l'inventaire de la faune et de la flore semble pouvoir être exhaustif. Il est le préalable à l'étude du "système des interactions naturelles [notamment trophiques] qui ont organisé cette simple réunion de plantes et d'animaux en une communauté stable et prospère"⁵⁰, dont l'or-

- ⁵³ BLANDIN, P. & LAMOTTE, M. Recherche d'une identité écologique correspondant à l'étude des paysages: la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie*, 19(4): 547-555, 1988.

Bibliographie

ACOT, P. *Histoire de l'écologie*. Paris: Presses Universitaires de France, 1988.

BERGANDI, D. Les métamorphoses de l'organicisme en écologie: de la communauté végétale aux écosystèmes. *Revue d'Histoire des Sciences*, 52(1):5-31, 1999.

DELÉAGE, J.-P. *Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature*. Paris: La Découverte, 1991. Republié sous le titre: *Une histoire de l'écologie*. Paris: Seuil, 2000.

DROUIN, J.-M. *La naissance du concept d'écosystème*. Thèse pour le doctorat de 3^e cycle de philosophie, 1984.

DROUIN, J.-M. *Réinventer la nature, l'écologie et son histoire*. Paris: Desclée de Brouwer, 1991. Republié sous le titre: *L'écologie et son histoire*. Paris: Flammarion, 1993.

DURY, P. Étude comparative et diachronique des concepts écosystème et écosystème. *Meta: journal des traducteurs/Meta: Translators' Journal*, 44(3):485-499, 1999.

MATAGNE, P. *La naissance de l'écologie*. Paris: Ellipse, coll. LMD, 2009.

Patrick Matagne est maître de conférences en épistémologie et histoire des sciences à l'IUFM du Nord/Pas-de-Calais. Il est titulaire d'un DEA d'Épistémologie et d'Histoire des Sciences et des Institutions Scientifiques des Universités Paris 7 et Paris 13 et d'une Thèse d'Histoire des Sciences et des Techniques (Université Paris 7). Ses travaux de recherche sont orientés vers la compréhension des évolutions et des enjeux écologiques et environnementaux actuels par une mise en perspective historique et épistémologique.

patrick.matagne@lille.iufm.fr

dre est produit par une "communauté générale d'intérêt" et par le "pouvoir bénéfique de la sélection naturelle"⁵¹.

Le néologisme biocénose, avec ses équivalents anglais (*biotic community*) et allemand (*Lebensgemeinschaft*) entre dans le langage des scientifiques au début du XX^e siècle. Tansley précise dans son article de 1935 que les européens préfèrent le terme biocénose à celui de biome. Cependant, si le petit livre de Möbius connaît un grand succès, le concept de biocénose s'impose seulement à partir des travaux de Forbes.

Aujourd'hui, la biocénose est définie comme l'ensemble des êtres vivants (virus, champignon, bactéries, végétaux, animaux) coexistants dans un milieu donné. Ainsi, la biocénose est composée de trois grands groupes écologiques: les producteurs (végétaux), les consommateurs (animaux) et les décomposeurs (bactéries, champignons), qui tissent un réseau trophique complexe. On distingue quelquefois la phytocénose (communauté végétale) et la zoocénose (communauté animale).

Cependant, l'écologie n'est pas réductible à la biocénotique. Dès le début du XX^e siècle, elle comprend la synécologie, assimilable à la biocénotique, mais aussi l'autoécologie, centrée sur l'étude de l'organisme en relation avec son milieu.

Conclusion

L'écologie, au cours de son histoire, est devenue de plus en plus intégratrice: individu, population (monospécifique), métapopulation (distribution discontinue à cause de sa fragmentation géographique), communauté, écosystème, biosphère, entrent désormais dans son champ.

Le XIX^e siècle et le début du XX^e siècle ont apporté notamment: association, formation, communauté, communauté biotique, biocénose, biome, superorganisme, quasi organisme. De ce foisonnement terminologique et conceptuel est sorti écosystème, qui s'est progressivement imposé⁵².

Il a été conçu dans le cadre d'une approche dynamique de l'écologie, comme une entité relativement homogène, et s'est inscrit en rupture avec les conceptions organicistes alors dominantes.

Aujourd'hui, d'autres propositions sont en débat, comme l'écocomplexe⁵³, qui intègre des systèmes d'écosystèmes. Le statut de l'écosystème est également interrogé à l'aune du paysage, une entité hétérogène délimitant un territoire perçu par les populations, et résultant à la fois de l'interaction de facteurs naturels et humains.

EXTINCTION ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

Julien Delord

Cet article constitue une remise en perspective épistémologique des théories actuelles sur les extinctions d'espèces en relation avec le fonctionnement des écosystèmes. Le sujet est en vogue à l'heure où les écosystèmes sont victimes de dégradations environnementales d'une ampleur et d'une systématité inégalées dans l'histoire humaine. Mais surtout, il s'agit d'un sujet aux enjeux scientifiques multiples: prédire plus précisément les risques d'extinction des espèces dans des écosystèmes perturbés, mieux comprendre l'impact des extinctions d'espèces et de manière globale définir des principes qui permettent de construire des ponts entre l'écologie des populations et l'écologie écosystémique. Après un rappel succinct des termes de la problématique, et en particulier de la difficile évaluation de l'influence de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, nous présenterons les trois grands courants épistémologiques que sont le probabilisme, le mécanisme et enfin l'organicisme, qui marquent de leur empreinte les hypothèses et les théories avancées pour rendre compte des effets des extinctions sur les processus écosystémiques. Cette analyse mettant en évidence l'ambiguïté des notions de "fonction" et de "fonctionnement" écosystémique, nous proposerons de favoriser une approche en termes de "traits écologiques".

EXTINÇÃO E FUNCIONAMENTO DOS ECOSSISTEMAS

Este artigo constitui uma retomada epistemológica das teorias atuais sobre as extinções das espécies em relação ao funcionamento dos ecossistemas. O assunto está em voga, num momento em que os ecossistemas são vítimas de degradações ambientais de amplitude e sistematicidade inusitadas na história humana. Trata-se principalmente, porém, de um tema que implica múltiplos desafios científicos: prever com precisão os riscos de extinção das espécies em ecossistemas perturbados, compreender melhor o impacto das extinções de espécies e, de maneira global, definir princípios que permitam construir pontes entre a ecologia das populações e a ecologia ecossistêmica. Após sucinta revisão dos termos dessa problemática e, em particular, de uma difícil avaliação da influência da biodiversidade sobre o funcionamento dos ecossistemas, apresentamos as três grandes correntes epistemológicas, que são: o probabilismo, o mecanicismo e, enfim, o organicismo, correntes que imprimem suas respectivas marcas nas hipóteses e teorias avançadas que visam compreender os efeitos das extinções sobre os processos ecossistêmicos. Nesta análise, que coloca em evidência a ambiguidade das noções de "função" e de "funcionamento" ecossistêmicos, optamos por uma abordagem em termos de "traços ecológicos".

Les théories de l'extinction

Le préalable à toute analyse des rapports entre extinction et fonctionnement écosystémique est de resituer les théories de l'extinction dans leur contexte écologique et évolutif. Le premier éclaircissement à apporter concerne la pertinence du terme extinction en matière d'écologie écosystémique. Dans un contexte évolutif, ce terme désigne la disparition d'une espèce, que celle-ci s'éteigne définitivement ou qu'elle se transforme en une autre espèce. Dans un contexte écologique au sens large, c'est avant tout l'extinction démographique qui importe, lorsque l'espèce disparaît complètement sans laisser d'espèce-fille.¹ Mais au niveau circonscrit de l'écosystème, c'est l'extinction locale de l'espèce qui compte. Elle peut ne concerner qu'une population particulière de l'espèce parmi d'autres, et prendre éventuellement la forme d'une simple disparition pour cause d'émigration.

Identifier les causes et les effets des extinctions d'espèces dans un cadre écosystémique s'inscrit dans ce que Scherer-Lorenzen² qualifie au sens large de *Biodiversity-Ecosystem Function Paradigm*, que l'on devrait plus modestement requalifier en *programme de recherche* sur les rapports biodiversité-fonctionnement écosystémique³. Dans ce contexte, mesurer l'effet des extinctions sur le destin fonctionnel des écosystèmes possède à la fois une valeur théorique, en tant que révélateur essentiel des fonctions cachées d'une espèce⁴, ainsi qu'une valeur pragmatique et appliquée relative à la préservation des espèces et des services écosystémiques⁵. Allant de pair avec une volonté de conservation de la biodiversité à l'échelle globale comme en témoigne la Convention sur la Diversité Biologique signée à Rio en 1992, il paraît tout à fait légitime de vouloir mieux cerner les interrelations entre le fonctionnement des écosystèmes et l'état de la biodiversité.

En effet, les écologistes et les biologistes de la conservation ont constaté que l'accroissement des connaissances relatives aux causes et aux mécanismes des extinctions en écologie des populations n'était pas suffisant pour enrayer la crise de la biodiversité et attirer l'attention de la société sur un sujet qui, pour beaucoup, ne la touche pas directement. Sans doute fallait-il également la convaincre de la réalité et de la gravité de ce qui n'était alors qu'un pré-supposé: les conséquences tragiques de la perte de la biodiversité pour les écosystèmes, et plus particulièrement pour les besoins humains et sociaux.

¹ DELORD, J. The Nature of Extinction. *Studies in the History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 38:656-667, 2007.

² SCHERER-LORENZEN, M. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. In: BARTHLOTT, W.; LINSENMAIR, K. E. & POREMBSKI, S. (eds.). *Biodiversity: Structure and Function*, in *Encyclopedia Of Life Support Systems (EOLSS)*. Oxford: EOLSS Publisher, 2005. (<http://www.eolss.net/>).

³ Par souci de concision, nous utiliserons tout au long de l'article les diminutifs suivants: le programme de recherche Biodiversité-Fonctionnement Écosystémique (B-FE) et le Fonctionnement Écosystémique (FE).

⁴ DÍAZ, S.; SYMSTAD, A. J.; CHAPIN, I. S.; WARDLE, F. D. A. & HUENNEKE, L. F. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:140-146, 2003.

⁵ La notion de "service écosystémique", aujourd'hui largement répandu parmi les conservationnistes et les écologistes recouvre l'ensemble des processus écosystémiques directement ou indirectement utile à la survie et au bien-être de l'espèce humaine. De par son caractère clairement normatif et anthropocentré cette notion devrait être utilisée avec prudence dans les recherches scientifiques théoriques. MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. *Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment*. Washington D. C., Covelo: Island Press, 2003.

- ⁶ SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H. (eds.). *Biodiversity and ecosystem function. Ecological Studies* (Analysis and Synthesis, 99). Berlin: Springer, 1993.
- ⁷ NAEEM, S.; THOMPSON, L. J.; LAWLER, S. P.; LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368: 734-737, 1994.
- ⁸ TILMAN, D.; WEDIN, D. & KNOPS, J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379: 718-720, 1996.
- ⁹ TILMAN, D. & DOWNING, J. A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367:363-5, 1994.
- ¹⁰ McCANN, K. S. The diversity-stability debate. *Nature*, 405:228-233, 2000.
- ¹¹ GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. Biodiversity and ecosystem function: do species matter?. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 102B(3):129-139, 2002.
- ¹² TILMAN, D.; WEDIN, D. & KNOPS, J. *Op. cit.*
- ¹³ NAEEM, S. *et al.* *Op. cit.*
- ¹⁴ HECTOR, A. *et al.* Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286 (5442):1123-1127, 1999.
- ¹⁵ LOREAU, M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82:600-602, 1998.
- ¹⁶ JONSSON, M. Biodiversity loss and the functioning of ecosystems. *Ecology.info*, 30, 2009.
- ¹⁷ TILMAN, D. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, 80:185, 1997.
- ¹⁸ BALVANERA, P.; PFISTERER, A. B.; BUCHMANN, N. *et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9:1146-1156, 2006.

A partir d'un colloque qui s'est tenu à Bayreuth au début des années 90⁶, de nombreux écologistes ont commencé à explorer systématiquement les liens entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. La recherche s'est notamment focalisée sur l'impact de la perte de biodiversité sur les FE – entre autres, la consommation de CO₂ et la productivité primaire⁷, la couverture foliaire, la diminution du taux de nitrates ainsi que la rétention des nutriments dans le sol⁸, la résistance à la sécheresse⁹ ou encore la stabilité des écosystèmes¹⁰.

Les relations entre extinctions et fonctionnement des écosystèmes sont toutefois loin de montrer des relations causales ou du moins des corrélations évidentes. On constate même que le fonctionnement de l'écosystème est parfois négativement corrélé avec la biodiversité (par exemple, l'augmentation de la diversité végétationnelle et microbienne réduit la matière inorganique du sol). Dans de nombreux autres cas, il reste difficile de rejeter l'hypothèse nulle, à savoir une totale indépendance entre biodiversité et FE¹¹.

Lorsque le nombre d'espèces a été jugé pertinent pour expliquer les variations dans FE, aussi bien en conditions contrôlées – sur des parcelles expérimentales¹² ou en écotrons¹³ – que dans des conditions semi-naturelles, avec par exemple le programme européen BIODEPTH¹⁴, plusieurs hypothèses explicatives ont été avancées, sans faire consensus jusqu'aujourd'hui. Les deux plus communément discutées sont l'"effet de complémentarité"¹⁵, selon lequel la complémentarité des traits fonctionnels, et l'effet de facilitation entre espèces induit, conduiraient à une meilleure exploitation des ressources limitées; inversement, la modification du fonctionnement de l'écosystème confronté à une perte d'espèces résulterait de la compétition accrue entre espèces pour les niches laissées vacantes¹⁶. La seconde hypothèse, dite d'"effet de sélection", que l'on peut éventuellement assimiler à un biais expérimental, postule qu'en augmentant la biodiversité, on augmente aussi la probabilité d'avoir une espèce avec un effet majeur sur le processus écosystémique étudié¹⁷.

Une des raisons de ce débat est sans conteste à rechercher dans la nature trop frustrante du concept de biodiversité. Est-on certain de savoir exactement de quelle biodiversité on discute? Les résultats expérimentaux sont parfois contradictoires selon les écosystèmes étudiés, sans compter que de subtiles différences dans la définition des propriétés étudiées conduisent parfois à des interprétations divergentes.¹⁸ D'aucuns ont affirmé que l'écologie était

encore loin d'avoir atteint la maturité scientifique à cause de l'approximation généralisée de ses concepts¹⁹. Dans ce contexte, comment aborder plus en détail les relations entre extinctions et FE? Nous souhaitons montrer que ces débats récents sur le programme B-FE relèvent de paradigmes ancrés depuis longtemps dans les sciences écologiques et évolutives. Ces trois paradigmes, que nous qualifions de probabiliste, de mécaniciste et enfin d'organiciste correspondent respectivement à trois conceptions différentes de l'écosystème: ouverte, semi-fermée, fermée et à trois conceptions populationnelles liées: démographique (non-adaptative), fonctionnaliste (adaptative), co-évolutive (hyperadaptative).

Probabilisme

Le premier paradigme examiné, le probabilisme, n'est sûrement pas le plus ancien. On pourrait faire remonter ses racines à James Lotka pour la biologie des populations²⁰ et à Henry Gleason pour sa caractérisation en termes individualistes et statistiques des communautés écologiques²¹. Cette approche explicative des phénomènes écologiques, largement inspirée par la physique statistique, affirme que les structures et le fonctionnement des entités écologiques (populations, communautés, écosystèmes) n'obéissent pas à un déterminisme propre, mais résultent des interactions stochastiques entre les éléments qui les composent. Outre le fait qu'il est très difficile d'identifier de véritables lois écologiques²², deux arguments majeurs appuient la pertinence de cette approche pour étudier les systèmes écologiques: le fait que l'indéterminisme se traduise en certaines circonstances par un comportement de type "chaos faible"²³ et, d'autre part, que la complexité et la quantité d'interactions qui régissent un système écologique soient telles qu'une part d'ignorance apparaît fondamentalement irréductible.

Pour ce qui est des interactions entre baisse de la biodiversité et FE, et plus généralement entre écologie biotique et abiotique, le paradigme probabiliste étudie les dynamiques d'extinctions comme résultant des propriétés stochastiques des populations ou des individus subordonnées aux contraintes physiques des écosystèmes (surface, énergie, nutriments, etc.). Les modèles probabilistes, qui visent à mettre au jour des invariants des systèmes étudiés, ne s'embarrassent guère de typologies raffinées. Pour le dire plus techniquement, l'espace des états est en général

¹⁹ PETERS, R. *A Critique for Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

²⁰ LOTKA, A. J. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.

²¹ GLEASON, H. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 43:463-481, 1926.

²² COOPER, G. J. *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

²³ MAY, R. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, 1974.

assez frustré, les individus, les espèces ou les unités écosystémiques étant généralement tenus pour identiques. Les écosystèmes sont présentés comme des systèmes physiques ouverts, loin de l'équilibre et évolutifs, dont les patrons tiennent lieu d'attracteurs. Les écosystèmes relèvent dès lors plus de la construction théorique, sans organisation essentielle et sans frontière déterminée (ce que l'on nomme aussi "écotone"), ou alors purement contingente²⁴. Le pendant biotique et évolutif de cette représentation réduit la biodiversité à une somme d'espèces largement indifférenciées, assimilées selon une parabole rendue célèbre par Paul et Anne Ehrlich à des "rivets"²⁵. Le terme de rivet provient d'une analogie entre le fonctionnement des avions et celui des écosystèmes. Un avion peut continuer à voler, même s'il lui manque un rivet, ou deux, ou trois, etc. Mais il arrive fatalement un moment où la suppression d'un rivet supplémentaire finit par causer la désintégration de l'avion en vol. Selon les Ehrlich, il en serait de même avec l'extinction des espèces dans les écosystèmes. Si la disparition de quelques espèces passe inaperçue, il se pourrait qu'à un moment donné tout l'écosystème s'effondre. Ce qui n'était alors qu'une intuition a été depuis modélisé de manière formelle en s'appuyant sur la théorie des systèmes critiques auto-organisés. Celle-ci a permis d'établir que les événements d'extinction du passé obéissent à une dynamique chaotique, ce qui signifie qu'une seule extinction peut en théorie déclencher une cascade d'extinctions en masse²⁶. De plus, il faut considérer que les extinctions en chaîne, malgré leur caractère soudain aux échelles de temps écologiques, prennent de nombreuses générations en pratique. Nous vivrions ainsi en état avancé de "dette écologique" d'extinction²⁷, sans même en être conscient. La parabole des rivets d'Ehrlich dénonce de manière remarquable une erreur de logique trop répandue, le "paralogisme inductif", lequel suppose que la non-occurrence d'une catastrophe de très faible probabilité jusqu'à la période présente constituerait un indice valide de ses très faibles chances de se produire dans le futur. Or, dans la mesure où les occurrences d'extinctions d'espèces ne sont pas indépendantes, chaque nouvelle extinction augmente, bien que légèrement, la probabilité que la prochaine déclenche une réaction en chaîne écologique dramatique.

Certains écologistes interprètent toutefois la parabole des rivets de manière littérale en supposant que si toutes les espèces sont supposées identiques, leurs effets fonctionnels le sont aussi et leur impact sur l'écosystème pure-

²⁴ O'NEILL, R. V. Is it time to bury the ecosystem concept?. *Ecology*, 82:3275-3284, 2001.

²⁵ EHRlich, P. & EHRlich, A. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. New York: Random House, 1981.

²⁶ SOLÉ, R. V.; MANRUBIA, S. C.; BENTON, M. & BAK, P. Self-Similarity of Extinction Statistics in the Fossils Record. *Nature*, 388: 764-767, 1997.

²⁷ O'NEILL, R. V. *Op. cit.*

²⁸ GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. *Op. cit.*

²⁹ KIRCHNER, J. W. & WEILL, A. No Fractals in Fossil Extinction Statistics. *Nature*, 395:337-38, 1998.

³⁰ ZAVALETA, E. *et al.* Ecosystem responses to community disassembly. *The Year in Ecology and Conservation Biology 2009; Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162:311-333, 2009.

ment additif, conduisant à une relation B-FE linéaire²⁸. Si cette représentation linéaire illustre à l'extrême par son simplisme le présupposé physicaliste de ce paradigme, les modèles stochastiques sous contrainte de type chaos organisé n'ont pas moins été critiqués pour leur manque de réalisme au niveau des cascades d'extinctions²⁹, et sur le fait que les extinctions ne se produisent pas au hasard³⁰.

Pourtant, l'approche probabiliste des liens entre espèces et écosystèmes connaît un succès certain de par son insensibilité d'échelle: on peut en effet trouver son équivalent au niveau des paysages (ensemble d'écosystèmes en interaction) où ce sont des dynamiques de "patches" qui sont modélisées en tenant compte des effets du hasard.

Les interrelations flexibles entre écosystèmes et espèces, où le hasard garde une place importante, participent d'une vision générale de la nature de type héraclitéenne où l'accent est mis sur les flux et le mouvant. A la rigueur, si l'homme perturbe les flux "naturels" et déstructure temporairement les écosystèmes, le hasard auto-organisateur augmentera sans aucun doute par la suite les phénomènes de spéciation et de diversification. Mais cette approche, bien que structurante, apparaît par trop globalisante car peu prédictive aux niveaux intermédiaires. On sait qu'une diminution de la biodiversité va augmenter la probabilité de perturbation écosystémique: mais ne peut-on espérer déterminer quel type d'espèces seront affectés? Selon quelles modalités? Il faut pour répondre à ces interrogations un cadre d'intellection résolument plus déterministe.

Mécanicisme

Si le paradigme probabiliste envisage les espèces comme les molécules d'un gaz ou comme les intersections transitoires d'un réseau auto-organisé, un second paradigme, le mécanicisme, les envisage comme les pièces morphologiquement et fonctionnellement différenciées d'une machine auto-entretenu. Nous postulons d'emblée que ce paradigme comme le suivant, l'organicisme, sont tous deux de nature cybernétique. Mais à la différence de l'organicisme, il n'y a pas ici de communication active entre les éléments du système, c'est-à-dire pas de fonction de contrôle, mais seulement des ajustements et des rétroactions physiques ou chimiques que l'on peut assimiler à des informations passives³¹.

Selon ce paradigme, les écosystèmes sont des systèmes intégrés, dans la tradition odumienne³², exhibant des propriétés irréductibles, mais non clos fonctionnellement.

³¹ ENGELBERG, J. & BOYARSKY, L. L. The non-cybernetic nature of ecosystems. *American naturalist*, 114:317-324, 1979.

BLANDIN, P. L'écosystème existe-t-il? Le tout et la partie en écologie. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 21-46.

³² ODUM, E. P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1953.

³³ BLANDIN, P. L'écosystème existe-t-il? Le tout et la partie en écologie. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 21-46.

³⁴ ELTON, C. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927.

³⁵ ODLING-SMEE, J.; LALAND, K. & FELDMAN, M. *Niche Construction, The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.

³⁶ SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*

³⁷ DÍAZ, S. *et al. Op. cit.*

³⁸ PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100:65-75, 1966.

Autrement dit, l'écosystème perdure grâce aux fonctions accomplies par ses éléments, mais sans fin prédéfinie³³. Les espèces sont déterminées par le rôle qu'elles jouent dans l'écosystème grâce aux caractéristiques de leurs niches respectives. Mais, il ne s'agit pas tant de la niche "potentielle" et de ses variables biotiques et abiotiques qui permettent la survie de l'espèce, que de la niche "réalisée" et de ses effets; c'est-à-dire, la niche au sens d'Elton, comme la fonction qu'occupe une espèce dans l'économie de la nature³⁴, ou encore, la niche au sens que lui donne récemment Odling-Smee, comme environnement physique modifié ou "construit" par l'espèce et se transmettant aux générations ultérieures³⁵.

Selon les tenants de cette vision mécaniciste du rapport extinction-écosystème, parmi lesquels nous pouvons compter la plupart des écologistes cités précédemment travaillant sur le programme B-FE (Naeem, Tilman, Loreau, etc.), les espèces doivent être associées à des groupes fonctionnels, lesquels affectent les processus écosystémiques et répondent aux changements de manière similaire³⁶. Les groupes fonctionnels sont définis par rapport au niveau trophique de l'espèce (par exemple producteurs primaires, décomposeurs ou prédateur ultime), à ses caractéristiques biochimiques (par exemple les fabacées qui fixent l'azote atmosphérique) ou encore à ses effets sur l'environnement (par exemple les espèces fouisseuses). Ce paradigme suppose de surcroît la substituabilité potentielle de toutes les espèces au sein d'un même groupe fonctionnel; ainsi, en cas d'extinctions répétées, seule la disparition de la dernière espèce d'un groupe fonctionnel conduirait à une perturbation fonctionnelle d'ampleur.

La baisse de biodiversité, qui peut être soit naturelle, soit le fait d'expériences de suppressions d'espèces³⁷, s'accompagne d'effets parfois violents sur le fonctionnement des écosystèmes que l'on peut expliquer en termes de redondance, de complémentarité ou au contraire d'unicité fonctionnelle. Les espèces n'étant pas réduites à des "rivets" identiques, il est possible de leur attribuer des propriétés génériques par rapport aux fonctions qu'elles exercent dans l'écosystème. Par exemple, un concept qui a connu un grand succès, est celui d'espèce-clé (*keystone species*)³⁸. Définie à l'origine comme une espèce avec un impact disproportionné sur le fonctionnement de l'écosystème relativement à sa biomasse, le concept d'espèce-clé a ensuite été étendu et redéfini de nombreuses fois en fonction de la nature des études et des intérêts des chercheurs

- ³⁹ POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGE, B. A.; BOND, W. J.; MILLS, L. S.; DAILY, G.; CASTILLA, J. C.; LUBCHENCO, J. & PAINE, R. T. Challenges in the quest for keystones. *Bio-science*, 46:609-620, 1996.
- ⁴⁰ MILLS, L. S.; SOULÉ, M. E. & DOAK, D. F. The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43:219-224, 1993.

- ⁴¹ SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*
PAYTON, I. J.; FENNER, M. & LEE, W. G. Keystone species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand. *Science for Conservation*, 203, 2002. 29 p.

- ⁴² PETERS, R. *Op. cit.*

- ⁴³ CLEMENTS, F. E. *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation.* Washington: Carnegie Institution, 1916.

qui ont mobilisé ce concept³⁹. Cette tendance a été critiquée dans la mesure où elle brouille aussi bien la définition que l'usage théorique qui peut être fait de ce concept⁴⁰. Ainsi, sans doute a-t-il été trop vite assimilé à "espèce prioritaire" dans une perspective conservationniste. Par ailleurs, d'autres tentatives ont été proposées de hiérarchisation et de définition fonctionnelle des groupes d'espèces au sein des processus écosystémiques. Mais plus encore que pour le concept d'espèce-clé, ces concepts (espèce parapluie, sensible, ingénieur, facilitatrice, redondante, etc.) manquent d'assise théorique et dépendent fortement du type d'écosystème étudié. Plus critiquable encore est le caractère contextuel de ces catégories. Une même espèce située dans des communautés différentes verra sa situation écologique et par conséquent sa catégorisation varier⁴¹. Ce point est même au cœur de l'hypothèse de complémentarité évoquée précédemment pour expliquer les résultats du programme B-FE. Le paradoxe est que cette hypothèse, issue d'un paradigme fonctionnaliste, remet en cause la cohérence des classifications sur lesquelles est fondé le paradigme mécaniciste-fonctionnaliste de par la nature émergente de son effet! Enfin, les classifications fonctionnelles qui servent de présupposé à ces catégories sont elles-mêmes sujettes à caution: les niveaux trophiques par exemple ne sont pas toujours clairement définis dans la mesure où un prédateur carnivore peut changer de régime en cas de nécessité, où un herbivore peut consommer de nombreux insectes et micro-organismes du sol, etc.⁴². Les flux de matière et d'énergie ne sont pas aussi nettement déterminés par la position fonctionnelle d'une espèce qu'une idéalisation du fonctionnement écosystémique ne le laisse supposer.

Organicisme

Une manière de dépasser ces critiques consiste à se tourner vers un paradigme qui considère l'écosystème comme une entité bien plus intégrée, le paradigme organiciste. Il s'agit sans aucun doute du paradigme le plus ancien: on le trouve déjà exprimé dans le *Timée* de Platon, et dans le domaine écologique, il fut largement soutenu par Clements avec sa théorie des successions végétales⁴³. Malgré les déconvenues de la théorie clementsienne, éclipsée par les théories systémiques, une forme écosystémique d'organicisme a vu le jour en s'appuyant sur l'existence de processus co-évolutifs et co-adaptatifs extrêmement poussés dans certains cas: "L'écosystème peut être considéré com-

me consistant de composants biologiques et abiotiques qui changent et évoluent ensemble, et le terme écosystème implique une unité de co-évolution”⁴⁴.

Là où dans le paradigme mécaniciste, il n’est pas fait mention d’information, dans ce paradigme au contraire, selon Patrick Blandin qui défend une version “transactionnelle” de l’organicisme, “les processus ne peuvent se produire dans l’écosystème que par des transactions entre mémoires co-adaptées [qui] constituent les propriétés émergentes de l’écosystème”⁴⁵. Bien que Blandin cherche à se démarquer de la notion d’équilibre, peu adéquate et trop galvaudée dans le contexte écologique, il n’en appelle pas moins à travers son argumentation en faveur de “trajectoires” de changement intégrées à une forme d’homéostasie dynamique dans laquelle, pour reprendre Hills⁴⁶ “les concepts traditionnels de cause et d’effet ne peuvent s’appliquer aux relations entre les parties d’un écosystème”. Il est frappant de constater que cette question revient régulièrement dans le débat sur les effets réciproques entre biodiversité et fonctionnement écosystémique. Caspersen et Pacala⁴⁷, ont par exemple démontré l’existence d’une augmentation asymptotique de la croissance de la canopée avec la diversité des arbres aux USA. Si la conclusion la plus attendue est qu’un niveau plus élevé de biodiversité favorise la productivité à cause de l’hypothèse de complémentarité entre niches conduisant à une meilleure exploitation des ressources, rien ne permet d’exclure une causalité inverse, à savoir qu’une parcelle plus productive permet la coexistence d’une plus grande diversité d’espèces⁴⁸. Résoudre les questions du sens de la causalité nécessite des études plus détaillées, contrefactuelles, et sans doute de renoncer en partie à une causalité linéaire pour une causalité en boucle⁴⁹.

Pour ce qui est de son versant biotique, ce paradigme impose plusieurs conditions aux espèces: qu’elles soient plus que les outils grossiers d’une machine imparfaite, mais bien les “organes” d’un système intégré et adapté et qu’elles évoluent en permanence pour optimiser leur adaptation à l’environnement; que toute niche écologique soit unique et reflète ainsi un haut degré d’adaptation; que chaque espèce se distingue au moins des autres par une variable environnementale (principe d’exclusion compétitive) et que par conséquent la redondance fonctionnelle soit théoriquement impossible entre deux espèces distinctes.

Il en résulte que toute extinction modifie nécessairement le fonctionnement de l’écosystème de par sa nature intégrée. L’écosystème s’engage ainsi sur une nouvelle tra-

⁴⁴ Cité et traduit par BLANDIN, P. (*Op. cit.*) qui défend une opinion très proche.

PATTEN, B. C. Ecosystem as a co-evolutionary unit: a theme for teaching ecology. In: INNIS, G. S. (ed.). *New directions in the analysis of ecological systems*. Part. 1. La Jolla: Society for Computer Simulation, 1975. p. 1-8.

⁴⁵ BLANDIN, P. *Op. cit.*

⁴⁶ HILLS, G. A. A philosophical approach to landscape planning. *Landscape Planning*, 1:339-371, 1974.

⁴⁷ CASPERSEN, J. P. & PACALA, S. W. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 16:895-903, 2001.

⁴⁸ SCHERER-LORENZEN, M. *Op. cit.*

⁴⁹ MORIN, E. *La méthode*. Paris: Seuil, 2008.

jectoire, unique; et même en cas d'identité apparente, on ne peut mettre de côté l'existence de changements invisibles ou de modifications fonctionnelles après une phase de latence. Si l'écosystème est plein ou saturé, l'extinction d'une espèce qui occupait une niche nécessairement particulière ne peut rester sans effet car chaque partie rétroagit avec le tout. L'holisme rejoint ainsi la très ancienne croyance d'origine théologique en la plénitude de la nature. Et même en cas de résilience et de retour à l'état antérieur après une perturbation, on ne peut manquer d'appliquer à l'écosystème (doté d'une mémoire évolutive selon Blandin) la maxime de Canguilhem⁵⁰ à propos des pathologies humaines: "la guérison n'est pas le retour à l'innocence biologique". Il s'agit nécessairement d'un écosystème autre ou du moins engagé sur une trajectoire nouvelle.

Ce paradigme change fondamentalement le regard que l'on peut porter sur les rapports B-FE par rapport au précédent. Si chaque écosystème se situe sur une trajectoire unique, en fonction de la mémoire adaptative portée par les espèces qui le constituent, il n'est guère surprenant que la réduction de la biodiversité, suivant les espèces qui sont éliminées, se traduise par des réponses idiosyncrasiques et parfois inattendues⁵¹.

Toutefois, il est clair que le degré de co-adaptation que présuppose ce paradigme implique que les effets de la biodiversité sur FE dépassent les seules hypothèses de la complémentarité ou de l'assurance⁵² pour en faire des propriétés réellement émergentes du système.

Par conséquent, la seule méthodologie à même de saisir la nature et les effets de ces propriétés est de procéder du particulier vers le général, de manière inductive. Si chaque écosystème est unique, on ne pourra saisir de régularité générale que par une large collecte de données sur les différents écosystèmes et sur leurs réponses aux perturbations, ainsi qu'en déduisant ultérieurement des régularités générales. Les propriétés fonctionnelles déduites du paradigme mécaniciste sont trop frustrées pour expliquer plus en détail le comportement des écosystèmes en fonction des extinctions. Des espèces apparaissent comme redondantes, mais est-ce que le fait de savoir qu'un rein ou un poumon sont redondants nous aide à comprendre la physiologie du corps humain? Cela n'est guère utile que dans des conditions pathologiques ou lors d'interventions chirurgicales artificielles. Il en serait de même pour les écosystèmes où la collecte des preuves, tout comme en médecine, nécessite autant d'art que de science!

⁵⁰ CANGUILHEM, G. *Le normal et le pathologique*. Paris: Presses Universitaires de France, 1966.

⁵¹ GILLER, P. S. & DONOVAN, G. O. *Op. cit.*

⁵² YATCHI, S. & LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment. The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96:1463-1468, 1999.

Cependant, le paradigme organiciste n'est pas sans faiblesses. La première (qui s'applique à un degré moindre au paradigme mécaniciste) consiste en son cadre d'analyse extrêmement fonctionnaliste, voire normativiste, reposant sur une notion de fonction qui a été forgée dans le champ biologique et non écologique.

La notion de "fonctionnement" écosystémique ne devrait pas présupposer l'existence d'une normativité voire d'une téléologie inhérente à ce type de système, mais s'employer dans son acception la plus faible, comme simple enchaînement mécanique de causes et d'effets. Le fonctionnement ne consiste pas ici en la réalisation d'une fonction au sens fort, soumise à une fin en vertu de laquelle elle fait sens.

La seconde faiblesse tient au fait que la plupart des études sur les liens B-FE concernent avant tout les propriétés secondaires du fonctionnement écosystémique, des dynamiques qui sont déduites d'un fonctionnement perturbé et qui recouvrent notamment les notions de stabilité, de résilience, de résistance, de robustesse, etc. Or, il est difficile de démontrer que ces caractéristiques sont des fonctions de l'écosystème dans la mesure où elles dérivent de manière contingente de l'organisation de l'écosystème et de la nature des espèces qui le composent.

La "fonction" d'une espèce dans le fonctionnement des écosystèmes est un problème auquel il est fait référence le plus souvent de manière trop allusive et rarement satisfaisante. Il y a au moins deux explications indépendantes à cet état de fait:

La première a trait à la nature ambiguë du concept de niche, ressortissant à ses aspects aussi bien évolutifs qu'écologiques. Or, aucune nécessité n'indique que la réponse de l'espèce à une pression évolutive donnée se traduise par un effet écologique adapté au fonctionnement "normal" de l'écosystème. L'adéquation entre les différents rôles que joue une espèce dans un écosystème (en fonction des différentes dimensions de sa niche) et les processus écosystémiques reste relativement contingente et flexible, comme en témoignent les possibilités d'invasions d'espèces.

Par ailleurs, il est difficile d'attribuer une finalité aux écosystèmes comme on peut le faire pour les organismes (survivre et se reproduire, ou au moins transmettre "ses" gènes), finalité supérieure qui donne sens, *in fine*, à toute fonction (ou dysfonction) organique⁵³. La seule norme qui se puisse défendre à l'échelle de l'écosystème est celle de sa persistance⁵⁴, laquelle passe effectivement par des capa-

⁵³ MOSSIO, M.; SABORIDO, C. & MORENO, A. Fonctions: Normativité, Téléologie et Organisation. In: RICQLÈS, A. & GAYON, J. (eds.). *Epistémologie de la catégorie de fonction: des sciences de la vie à la technologie*. Paris: Presses Universitaires de France, 2009.

⁵⁴ BOUCHARD, F. Evolution d'écosystèmes sans réduction à la fitness des parties. In: MARTIN, T. (ed.). *Le tout et les parties dans les systèmes naturels*. Paris: Vuibert, 2007. p. 57-64.

cités de stabilité ou de résilience, mais qui ne constituent pas des fonctions, simplement des propriétés potentielles ou effectives d'une structure ou d'un processus.

Vers une typologie des traits écologiques

Peut-on dès lors concilier l'inconciliable en matière écosystémique: garder une place au hasard dans les dynamiques biotiques et abiotiques, considérer le fonctionnement global de l'écosystème selon le modèle cybernétique mécaniste en évitant d'attribuer une valence fonctionnelle aux espèces et être plus exigeant en termes descriptifs et prédictifs?

Afin de dépasser les apories du débat B-FE et de mieux appréhender l'impact des extinctions sur les écosystèmes, nous faisons l'hypothèse qu'un dépassement du concept général de biodiversité, et plus spécifiquement de diversité spécifique, devient nécessaire. Le paradoxe étant que pour mieux comprendre (et défendre) le rôle de toutes les espèces dans les écosystèmes, il faut sans doute laisser de côté les explications des processus écosystémiques en termes d'espèces (Nous ne faisons là que suivre la proposition d'O'Neill⁵⁵ en matière d'écologie écosystémique: "minimiser le rôle des 'noms latins'"). Nous proposons de raisonner à partir de la notion de "trait écologique", que nous définissons comme toute variable mesurable d'un individu, nécessaire à sa survie et à celle de ses descendants, et lié, en tant qu'effet ou que cause, à un déterminisme environnemental. Il s'agit d'une définition inspirée (et certainement pas complètement indépendante) de celle de "trait d'histoire de vie" qui dépend des modalités temporelles et évolutives des variables déterminant le succès en termes de survie et de reproduction des individus et de leur descendance – par exemple l'âge à la maturité⁵⁶.

Les traits écologiques sont de deux types: les traits de vulnérabilité – *response traits* – (la résistance au stress hydrique pour une plante ou à la disette pour un animal) et les traits d'effet – *effect traits* – (la production de biomasse aérienne ou le fouissage d'un terrier)⁵⁷. Dès lors, une communauté d'espèces peut s'analyser non pas en termes de diversité spécifique ou fonctionnelle, mais en termes de diversité de traits écologiques. Ainsi, l'impact final d'une extinction sur le fonctionnement de l'écosystème doit d'abord passer par une évaluation des effets et des réponses des traits écologiques. Cette approche possède en théorie trois intérêts majeurs: les traits sont pertinents fonctionnellement, au sens fort, car sous la juridiction des normes

⁵⁵ O'NEILL, R. V. Is it time to bury the ecosystem concept? *Ecology*, 82:3275-3284, 2001.

⁵⁶ STEARNS, S. C. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press, 1992.

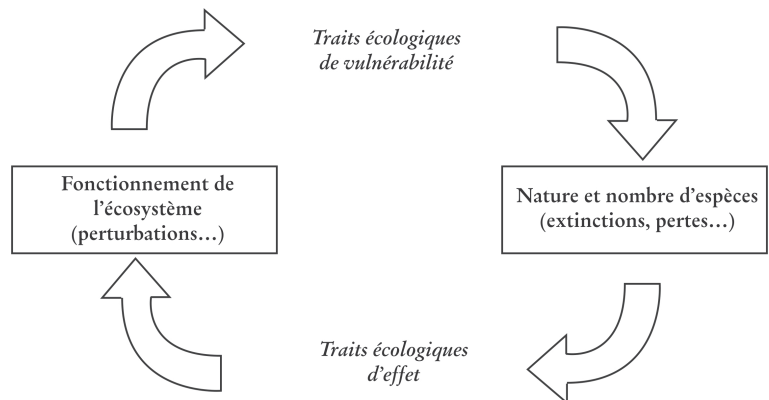
⁵⁷ LAVOREL, S. & GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5):545-556, 2002.

vitales individuelles ou populationnelles. Ils ne ressortissent ainsi à aucun paradigme écosystémique particulier. D'autre part, ces traits, qui sont pertinents écologiquement, sont aussi façonnés par l'évolution et permettent ainsi de ne pas négliger cette dimension essentielle de tout écosystème comme le relève le paradigme organiciste. Enfin, pour ce qui est du sujet qui nous concerne, la diminution de la biodiversité, ils permettent d'explicitier les deux sens de l'interrelation entre espèces et écosystèmes.

En effet, les "response" traits sont associés à des facteurs de vulnérabilité qui permettent de prédire plus précisément les dynamiques de déclin et d'extinction de groupes d'espèces donnés. Par une approche systématique, il serait ainsi possible de déterminer des règles de désassemblage des communautés qui dépassent les simples risques statistiques définis par des processus stochastiques. Des données empiriques plaident en ce sens, en montrant que les extinctions naturelles ne se font pas au hasard et, de plus, qu'extinctions au hasard et extinctions naturelles ne sont pas équivalentes en termes d'impacts écosystémiques⁵⁸. Ce phénomène est l'équivalent inverse de l'assemblage des communautés, qui lui-même ne se fait pas au hasard, mais selon des règles extensivement discutées par la communauté des écologues⁵⁹.

Pour autant, les règles de "désassemblage" des communautés ne sont pas le miroir des règles d'assemblage. Par exemple, une espèce facilitatrice peut tout à fait avoir un rôle clé lors de la mise en place de la communauté, mais n'avoir aucun impact si elle disparaît.

Grâce à l'appui de la modélisation, on devrait parvenir à anticiper les pertes d'espèces selon le schéma cyclique suivant par une approche fonctionnaliste des enchaînements d'extinctions ainsi que des extinctions multiples:



⁵⁸ RAFFAELLI, D. How Extinction Patterns Affect Ecosystems. *Science*, 306:1141, 2004.

ZAVALETA, E. S. & HULVEY, K. B. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306:1175-1177, 2004.

ZAVALETA, E. *et al.* *Op. cit.*

⁵⁹ DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge (Ma): Harvard University Press, 1975. p. 342-444.

WEIHER, E. & KEDDY, P. (eds.). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

Un modèle de ce type a été proposé pour comprendre l'évolution d'un écosystème benthique touché par une perte de biodiversité, écosystème dans lequel la turbidité de l'eau joue un rôle majeur aussi bien sur les traits d'effet que de réponse⁶⁰.

⁶⁰ SOLAN, M. *et al.* Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science*, 306:1177-1180, 2004.

Ce schéma est essentiel dans le but de prioriser les actions de conservation et de cibler les espèces ou groupes d'espèces les plus importants, à la fois en termes de vulnérabilité et d'importance fonctionnelle dans une perspective de préservation et de stabilisation des FE⁶¹.

⁶¹ ZAVALETA, E. *et al.* *Op. cit.*

Mais ce schéma d'analyse pose également les fondations d'une conceptualisation solide des catégories d'importance écologique des espèces qui pour l'instant sont des plus floues et largement *ad hoc*. Nombre d'écologistes cités dans cet article insistent sur des caractéristiques propres à certaines espèces qu'ils jugent importantes sans jamais fournir une critériologie argumentée et cohérente.

⁶² LAVOREL, S. & GARNIER, E. *Op. cit.*

Entre une démarche de théorisation très généralisante, cherchant à établir les corrélations phénoménologiques du rapport B-FE, et une démarche plus au cas par cas, individuant les espèces mais ne pouvant s'abstraire du particulier pour parvenir au général, il semble que la voie médiane, basée sur la recherche de régularités entre les traits écologiques des espèces et FE soit la plus prometteuse pour comprendre l'impact des extinctions sur les écosystèmes. Il reste néanmoins à analyser plus en détail les régularités qui déterminent les liens au sein d'une espèce et d'un écosystème entre traits écologiques d'effet et traits écologiques de réponse, ainsi que la réponse de ces traits écologiques à un ensemble varié de forces sélectives⁶². Enfin, on ne peut passer sous silence la poursuite nécessaire des réflexions sur la dimension normative du fonctionnement des écosystèmes, laquelle doit aborder la question du bouclage des flux de matière dans un réseau de traits écologiques en interrelations complexes. Peut-être que la conservation de la diversité des espèces à tout à gagner à éviter de parler directement des espèces: non seulement pour parfaire notre connaissance des processus écosystémiques, mais aussi pour ne pas orienter les recherches en cours selon des biais émotionnels et éthiques trop marqués.

Julien Delord est ATER (assistant professor) à l'Ecole Normale Supérieure (Paris-Ulm) au Département Environnement (CÉRES-ERTI). Après des études d'ingénieur agronome spécialisé en écologie, il s'est tourné vers l'histoire et la philosophie des sciences et a soutenu en 2003 une thèse sur l'histoire du concept d'extinction d'espèce. Ses sujets de recherche vont de la philosophie de l'écologie à l'éthique environnementale en passant par la critique des discours sur la "soutenabilité" environnementale.

juliendelord@caramail.com

LE RÔLE DE LA BIODIVERSITÉ DANS LE FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

*Dominique Gravel
Isabelle Gounand
Nicolas Mouquet*

Avec la dégradation générale des conditions environnementales, beaucoup craignent une 6^{ème} vague d'extinction massive d'espèces. Cette crainte a suscité de nombreuses recherches sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, notamment en matière d'écologie des communautés et des écosystèmes. Affrontées au cours des années 1990, ces approches appellent une intégration des deux disciplines. Les auteurs présentent ici quelques éléments de synthèse. C'est une démarche importante car dans le contexte actuel du changement global, l'influence des sociétés humaines est susceptible d'altérer les mécanismes homéostatiques à l'oeuvre dans les écosystèmes et, à terme, de déstabiliser la dynamique de nombreux écosystèmes, provoquant ainsi des dommages qui pourraient gravement affecter certaines sociétés humaines. L'édification d'une théorie intégrée à l'interface de l'écologie des communautés et des écosystèmes, est donc plus que jamais d'actualité.

O PAPEL DA BIODIVERSIDADE NO FUNCIONAMENTO DOS ECOSSISTEMAS

Com a degradação geral das condições ambientais, muitos temem uma sexta onda de extinção maciça de espécies. Esse temor suscitou grande número de pesquisas sobre a relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas, notadamente no que se refere às chamadas ecologia das comunidades e ecologia dos ecossistemas. Confrontando-se no decorrer dos anos 1990, as abordagens pregam hoje uma integração das duas disciplinas. Os autores deste artigo apresentam aqui alguns elementos para tal síntese. Trata-se de uma iniciativa importante, pois, no contexto contemporâneo de mudanças globais, a influência das sociedades humanas ameaça alterar os mecanismos homeostáticos que atuam nos ecossistemas e, ao fim e ao cabo, desestabilizar a dinâmica de inúmeros ecossistemas, provocando, assim, danos que poderiam afetar gravemente certas sociedades humanas. Portanto, a construção de uma teoria integrada tendo como interface a ecologia das comunidades e dos ecossistemas não poderia ser mais atual.

Introduction

Avec la destruction et la fragmentation des habitats, le prélèvement direct des organismes, les changements climatiques, les changements des cycles biogéochimiques, la pollution et finalement, les invasions biologiques, l'homme a probablement déclenché la 6^{ème} vague d'extinctions massive de la biodiversité. Au-delà des questions éthiques associées à l'impact de l'homme sur son environnement, les écologues ont identifié les conséquences néfastes de la perte de biodiversité sur le fonctionnement même des écosystèmes et les services qu'ils rendent à nos sociétés.

La diversité joue un rôle très important dans le fonctionnement de l'écosystème et la nature des assemblages d'organismes au sein des écosystèmes est un élément central pour en comprendre la mécanique (figure 1). Les écologues utilisent le terme "fonctionnement" pour référer aux propriétés et/ou processus biotiques et abiotiques au sein des écosystèmes, comme par exemple le recyclage ou la production de biomasse. Les "services" représentent tous les bénéfices que les populations humaines obtiennent des écosystèmes, notamment la production de nourriture, le contrôle biologique, la pollinisation, etc. Des travaux récents ont aussi mis clairement en évidence le lien entre les aspects biologique et économique de la biodiversité.

Cette crise d'extinctions massive a motivé deux décennies de recherche pour comprendre plus clairement la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Cet effort a nécessité une synthèse entre plusieurs sous-disciplines de l'écologie, essentiellement l'écologie des communautés et des écosystèmes.

L'écologie des communautés se réfère aux interactions entre les espèces au sein des systèmes écologiques. Les fondateurs de la discipline sont entre autres G. E. Hutchinson, R. H. MacArthur (voir figure 2) et R. H. Whittaker. Elle met l'accent sur l'assemblage des communautés et place la diversité biologique au centre de la compréhension du fonctionnement des systèmes écologiques (le contenu des boîtes, figure 3). Le concept à la base de la discipline est la théorie de la niche écologique, qui explique la composition des communautés à partir de la complémentarité des espèces et des contraintes environnementales.

L'écologie des écosystèmes intègre les propriétés physico-chimiques des systèmes écologiques et se réfère aux liens entre les organismes et l'environnement physique dans lequel ils interagissent. Les fondateurs de la discipline

sont entre autres E. P. Odum (figure 2), C. S. Elton et G. E. Likens. Elle met l'accent sur la caractérisation des flux d'énergie et de matière au travers des organismes et dans l'environnement pour comprendre les propriétés générales des systèmes écologiques (les flèches entre les boîtes, figure 3). Cette discipline propose une vision globale de l'organisation des écosystèmes en considérant souvent l'environnement physique comme l'un des principaux moteurs de la diversité biologique.

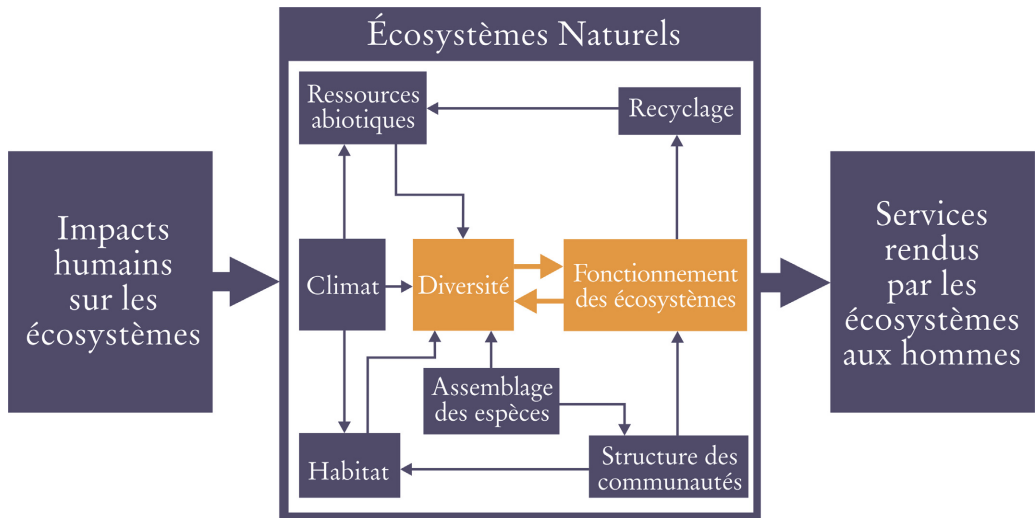


Figure 1: Fonctionnement des écosystèmes et interaction avec les sociétés humaines. Le fonctionnement des écosystèmes naturels est affecté par l'action de l'homme. L'homme impacte la diversité des écosystèmes de façon directe mais aussi indirecte en agissant sur les facteurs environnementaux qui la détermine. Par exemple, l'homme affecte l'environnement par les changements climatiques, la pollution ou les changements physiques des habitats. Il peut également affecter l'environnement biotique (la diversité biologique), que ce soit par l'introduction de nouvelles espèces ou le prélèvement sélectif de certaines espèces (par exemple pêche commerciale). Le fonctionnement de l'écosystème comprend toute une gamme de services dont l'Homme bénéficie.

Ces deux approches complémentaires se sont opposées dans la littérature à la fin des années 90 pour expliquer la relation entre la biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. L'écologie des écosystèmes, centrée sur les flux et les facteurs environnementaux, a étudié comment la productivité potentielle (i.-e. fertilité) propre à un écosystème influençait sa diversité. Par contre, l'écologie des communautés, centrée sur les espèces, s'est intéressée plutôt à l'impact de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes, notamment sur leur productivité (figure 1). C'est maintenant une vision synthétique qui domine ses discipli-

nes, considérant que l'environnement physique détermine un "espace des possibles" et que la diversité y réalise un niveau de fonctionnement particulier.

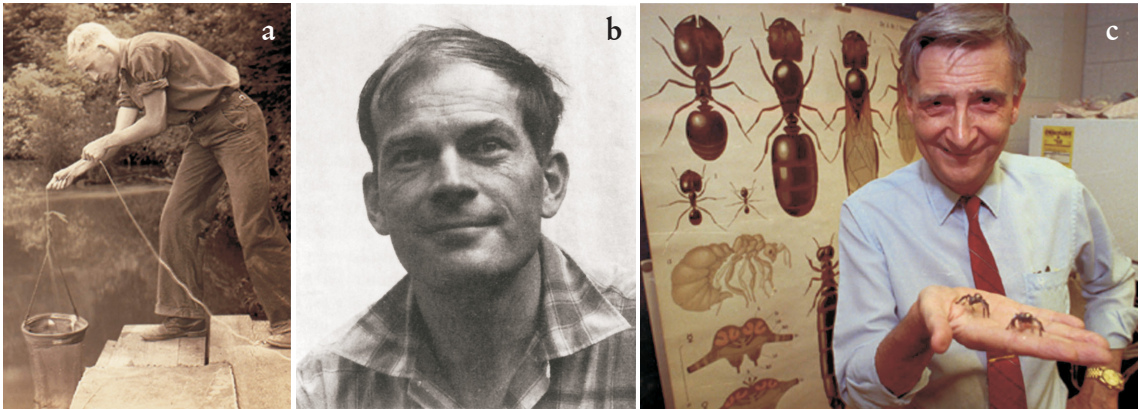


Figure 2: Chercheurs fondateurs en écologie. a) Eugène P. Odum (1913-2002) fut l'un des pionniers de l'écologie des écosystèmes. b) Robert H. MacArthur (1930-1972) fut l'un des pionniers de l'écologie des communautés. c) Edward O. Wilson (1920-) travaille sur la diversité dans les écosystèmes et est à l'origine du terme "biodiversité".

Néanmoins, il manque encore à cette synthèse une véritable intégration des deux disciplines. Par exemple, les chercheurs commencent à comprendre l'émergence d'une boucle de rétroaction entre le fonctionnement des écosystèmes et la diversité biologique. Ils développent également une vision plus globale de la complexité des communautés écologiques (relation trophique, facilitation, complexité), en tenant compte des différentes échelles spatiales et temporelles d'organisation de la diversité. Les plus originaux poussent l'analyse jusqu'à intégrer l'évolution des organismes dans leur travail. Ces points requièrent une vision intégrée des écosystèmes associant flux de matière, d'énergie et interactions biotiques au sein des communautés. Cet objectif est maintenant le nouvel agenda de recherche pour notre communauté scientifique et nous présentons dans cet article quelques éléments de synthèse à l'interface des disciplines de l'écologie des écosystèmes et des communautés.

Concepts fondamentaux pour une théorie du fonctionnement de la biodiversité

Avant d'aborder dans le détail la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, nous présenterons très brièvement quelques concepts fondamentaux pour comprendre la biodiversité et son fonctionnement.

Cette brève introduction permettra de présenter sommairement les grandes questions qui animent les écologues: qu'est-ce que la biodiversité? Comment expliquer l'incroyable biodiversité trouvée sur terre? Comment est-ce que circulent et sont échangés matière et énergie au sein d'un écosystème?

Les écologues se questionnent couramment sur l'existence de lois fondamentales régissant la biodiversité comme celles que l'on retrouve dans d'autres disciplines. Existe-t-il en écologie des principes immuables, analogues par exemple à la loi des gaz en physique? La complexité du monde vivant nous rend définitivement la tâche très ardue mais certains éléments de réponse sont maintenant disponibles. Ces éléments nous permettent de mieux comprendre la répartition de la biodiversité et son fonctionnement.

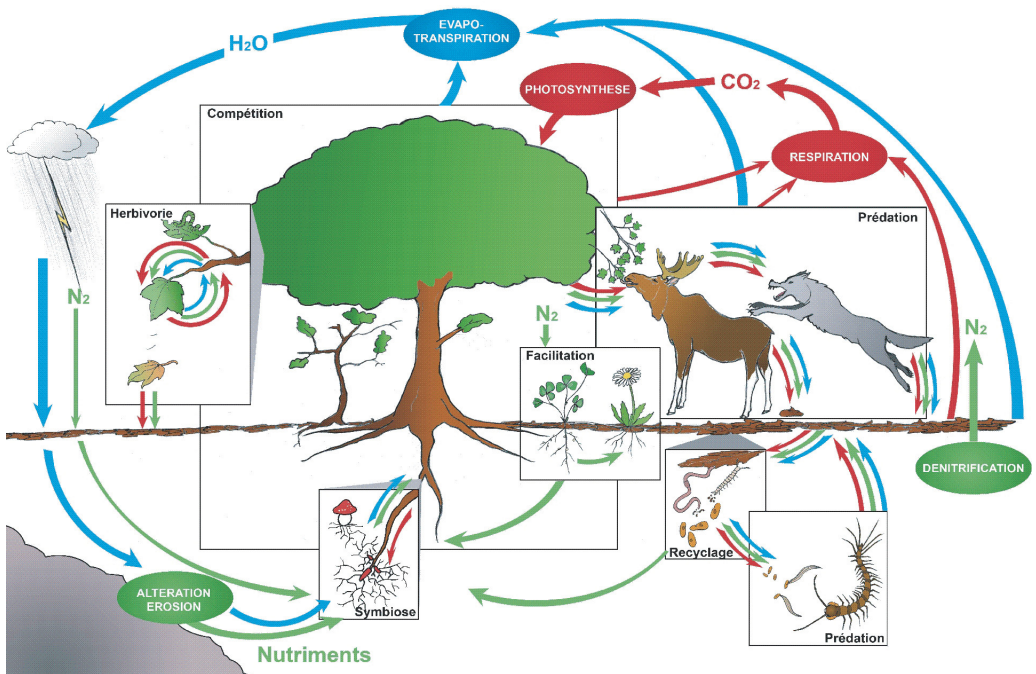


Figure 3: Représentation schématique des interactions et flux dans les écosystèmes. Les écosystèmes abritent des communautés d'espèces qui interagissent entre elles de différentes façons. On représente ici les principaux types d'interactions directes soit négatives (prédation, herbivorie), soit positives (symbiose), ou indirectes, soit négatives (compétition), soit positives (facilitation). Les écologues des communautés se sont en particulier intéressé à la dynamique de ces interactions (boîtes). Les écologues des écosystèmes se sont en revanche intéressé à la dynamique des flux (flèches entre les boîtes) en particulier hydrique (bleu), de carbone (rouge) et de nutriments en général (vert) notamment d'azote. Ces flux traversent les communautés et forment des cycles. Les communautés constituent donc un nœud de couplage des différents cycles biogéochimiques.

La biodiversité est structurée et hiérarchique

On doit à Thomas Lovejoy en 1980 le terme diversité biologique, et finalement à Edward O. Wilson (souvent perçu comme l'ambassadeur scientifique de la biodiversité, voir figure 2) le terme biodiversité dans une publication scientifique en 1988. On définit trois grands niveaux à la diversité du vivant: génétique, spécifique et des écosystèmes. Le premier se réfère à la variabilité du patrimoine génétique au sein d'une même espèce. Ainsi, deux jaguars n'ont pas les mêmes tâches, tout comme deux plantes de la même espèce n'auront pas la même tolérance à un contaminant. Cette diversité génétique diffère de la diversité phénotypique, causée par la plasticité des individus d'une espèce dans un environnement variable.

La diversité spécifique (ou taxonomique), se réfère au nombre d'espèces proprement dit. Depuis quelques années, les écologues ont raffiné le concept en introduisant les notions de diversité fonctionnelle (des fonctions écologiques réalisées par les espèces) et phylogénétique (diversité des histoires évolutives). Finalement, on trouve la diversité des écosystèmes, parce que la biodiversité est aussi structurée dans l'espace.

La biodiversité est un descripteur très dynamique des écosystèmes, avec des événements d'extinctions, de colonisations et (à une autre échelle de temps) d'évolution. Les écosystèmes sont aussi de complexes assemblages d'espèces qui interagissent entre elles par la prédation, la compétition, la facilitation, etc. (figure 3). On décrit souvent cette complexité avec l'analogie d'un réseau (figure 4a): chaque espèce est un point (nœud) du réseau, et les liens de consommation entre les espèces sont les lignes qui unissent les nœuds. Très souvent on simplifie cette complexité en considérant des compartiments du réseau (figure 4b): les producteurs, les herbivores, les détritivores etc.. La diversité horizontale réfère à la diversité au sein d'un compartiment, la diversité verticale réfère à la diversité de compartiments (on réfère parfois au nombre de niveaux trophiques).

Les espèces interagissent pour acquérir leurs ressources

Pourquoi est-ce que la biodiversité varie systématiquement d'un endroit à l'autre, que ce soit entre deux profondeurs d'eau dans un lac, ou entre la forêt tropicale et la forêt boréale? Même si ce concept n'est pas nécessairement reconnu comme une loi, il s'agit définitivement d'un principe fondateur de l'écologie: la diversité à un endroit et

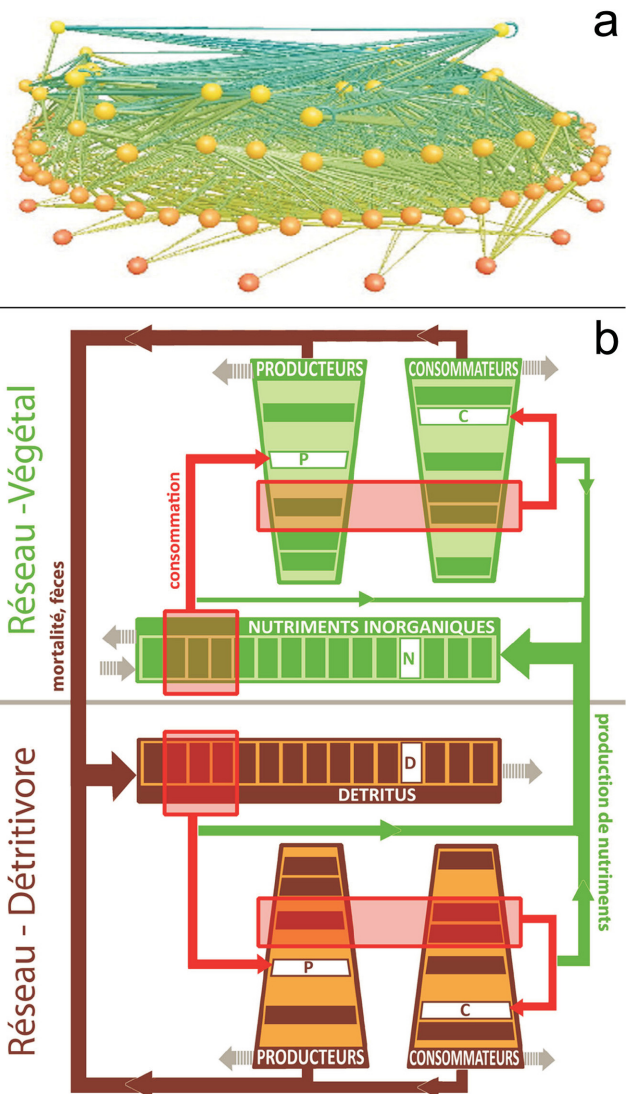
un moment donné est toujours plus petite que la diversité régionale (potentielle). Il doit donc exister des mécanismes qui réduisent la diversité locale. Évidemment, l'environnement est un premier filtre qui limite les espèces à des habitats particuliers (il n'y a pas de palmiers en toundra). Mais il y a aussi des interactions biotiques, i.-e. des interactions entre deux espèces, qui affectent la distribution. Parmi celles-ci, la compétition inter-spécifique et la prédation (figure 3) sont d'importantes interactions qui structurent les communautés. La compétition, entre autres, est un facteur biotique très important qui réduit la diversité horizontale.

Figure 4:

Illustration de la complexité et de la simplification des écosystèmes.

a) La figure en toile d'araignée illustre le réseau de consommation entre prédateurs et proies au sein d'un lac du Wisconsin (Little Rock lake). Les points représentent des espèces, les flèches qui les relient les interactions de prédation observées.

b) Modèle niche-recyclage: représentation simplifiée d'un écosystème utilisée dans la modélisation. On intègre le recyclage en couplant un réseau trophique basé sur les végétaux et un réseau détritifique. Les compartiments représentent soit les ressources primaires des réseaux (nutriments inorganiques N ou détritiques D), divisés en différentes classes, soit les groupes fonctionnels d'espèces (producteurs P ou consommateurs C). Les flèches représentent les flux de nutriments entre les différents compartiments. Les différents organismes meurent et produisent des déchets qui alimentent les détritiques (flèches marron). Elles produisent aussi des nutriments inorganiques (flèches vertes). L'écosystème échange aussi avec l'extérieur (flèches grises) quand par exemple des organismes migrent ou des nutriments sont lessivés.



Si ces facteurs contribuent à diminuer la biodiversité, il faut en revanche des mécanismes pour la maintenir. Certains écosystèmes comme les forêts tropicales ou les récifs coraliens sont extrêmement diversifiés. Depuis longtemps, un grand défi des écologues des communautés est de comprendre les mécanismes qui maintiennent la biodiversité. Le maintien de la diversité implique des mécanismes de coexistence. À l'avant-plan de ces mécanismes se trouve la théorie de la niche écologique. Les espèces coexistent entre elles parce que l'environnement est hétérogène et que les espèces se partagent cette hétérogénéité en se spécialisant (complémentarité). Il s'agit de l'essence même de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle de Darwin: la biodiversité émerge de l'adaptation des espèces à des environnements très spécifiques, qu'ils soit abiotiques ou biotiques. Il s'en suit une prédiction simple: plus un environnement est hétérogène, plus il devrait supporter d'espèces.

L'utilisation des ressources est inefficace

Les interactions entre les organismes peuvent également limiter la diversité verticale. Il est rare de trouver des chaînes alimentaires constituées de plus de quatre à cinq niveaux trophiques. Le plus souvent, on trouve une chaîne constituée de producteurs, herbivores et carnivores. Alors, qu'est-ce qui limite la diversité verticale? L'hypothèse dominante est que la consommation de la ressource est un processus fondamentalement inefficace. À chaque fois qu'un prédateur consomme une proie, ce n'est qu'une fraction de cette énergie qui est convertie en croissance et reproduction. Le reste est dédié au maintien du métabolisme et à l'effort de prédation. Au fur et à mesure que l'on progresse dans la chaîne alimentaire il y a de moins en moins d'énergie disponible pour le niveau suivant. Et comme souvent les organismes sont de plus en plus gros au passage d'un niveau à l'autre, les besoins sont de plus en plus élevés. Par conséquent, le transfert inefficace de la ressource tend à limiter la diversité verticale des écosystèmes. Cette hypothèse prédit donc que la diversité verticale devrait augmenter avec la productivité (fertilité) du milieu.

Rien ne se perd, rien ne se crée

Les concepts qui ont été présentés jusqu'à présent se rapportent essentiellement à la discipline de l'écologie des

communautés. Le principe fondateur de l'écologie des écosystèmes emprunte au chimiste Lavoisier "rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme". En d'autres mots, une fois l'équilibre d'un écosystème atteint, ce qui en sort doit être égal à ce qui y entre. Entre les deux, une molécule peut subir de nombreuses transformations et être recyclée de nombreuses fois. Ce principe est à la base du cycle des éléments nutritifs (figure 3).

Les travaux fondateurs en écologie des écosystèmes utilisèrent le principe de balance des masses sur des bassins versants (figure 5) pour faire des budgets des principaux éléments nutritifs. On pouvait y mesurer facilement la quantité de nutriments qui entre dans l'écosystème par déposition atmosphérique, fixation biologique et altération des roches, et ce qui en sort par ruissellement. Ces mesures permettent entre autres de quantifier le fonctionnement de l'écosystème avec le taux de renouvellement des nutriments, la fraction de productivité primaire qui repose sur le recyclage, la fraction des nutriments contenue dans la biomasse vivante, morte et sous forme inorganique etc. Les écologues des écosystèmes ont trouvé entre autres choses, que le fonctionnement des écosystèmes (mesuré par exemple par la vitesse à laquelle un élément comme l'azote est renouvelé) dépend largement du type d'écosystème présent. Par exemple, la litière s'accumule et se recycle très lentement dans les sols froids et humides que l'on trouve sous les conifères, prenant plusieurs dizaines d'années avant d'être minéralisée, alors qu'elle est recyclée très rapidement dans une prairie d'herbacées.

Diversité et le fonctionnement des écosystèmes: mécanismes et expériences

Les écologues des communautés se sont donc intéressés aux facteurs biotiques et abiotiques qui affectent la biodiversité, alors que les écologues des écosystèmes se sont intéressés aux flux de matière dans l'écosystème. De ces travaux, on sait que l'environnement et les interactions biotiques affectent la biodiversité potentielle d'un endroit, et que la composition de la communauté affecte son fonctionnement. Devant le constat d'une dégradation de la biodiversité sous l'action de l'homme, les écologues se sont questionné sur les conséquences de ce phénomène sur le fonctionnement des écosystèmes.

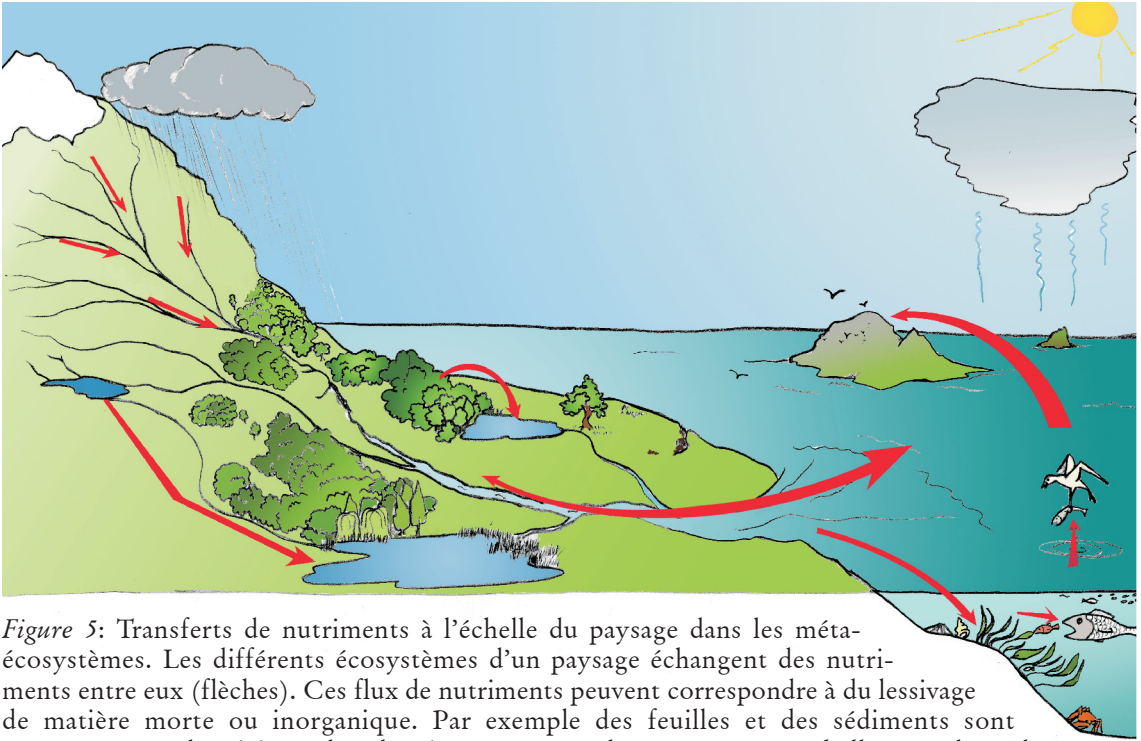


Figure 5: Transferts de nutriments à l'échelle du paysage dans les méta-écosystèmes. Les différents écosystèmes d'un paysage échangent des nutriments entre eux (flèches). Ces flux de nutriments peuvent correspondre à du lessivage de matière morte ou inorganique. Par exemple des feuilles et des sédiments sont transportés par les rivières d'un bassin versant vers l'océan. A cette échelle, c'est le cycle hydrique, déterminé notamment par l'évaporation, le vent et la topographie, qui intervient comme force principale de transport. Les flux de nutriments peuvent aussi correspondre à des migrations ou transports par des organismes. Par exemple le guano d'oiseaux qui pêchent des poissons en mer enrichit l'écosystème-île où ils nichent avec des nutriments venant de l'écosystème marin.

Mécanismes sous-jacents d'une relation entre la diversité et le fonctionnement

Des modèles théoriques ont d'abord été utilisés pour démontrer que trois mécanismes différents peuvent générer une relation positive entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. *L'effet d'échantillonnage* est purement "statistique" et considère que les assemblages riches en espèces sont plus productifs simplement parce qu'ils ont plus de chances d'abriter une espèce très productive. *La complémentarité* des niches se traduit par une complémentarité des traits écologiques présents au sein de la communauté. Dans ce cas, en augmentant la diversité on augmente le nombre de fonctions réalisées par les espèces (ou niches écologiques utilisées) au sein de l'écosystème. Enfin, *la facilitation*, définie comme une interaction positive entre deux espèces, a été moins étudiée, mais est de plus en plus reconnue comme un facteur important pouvant expliquer une relation positive entre diversité et fonctionnement (figure 6).

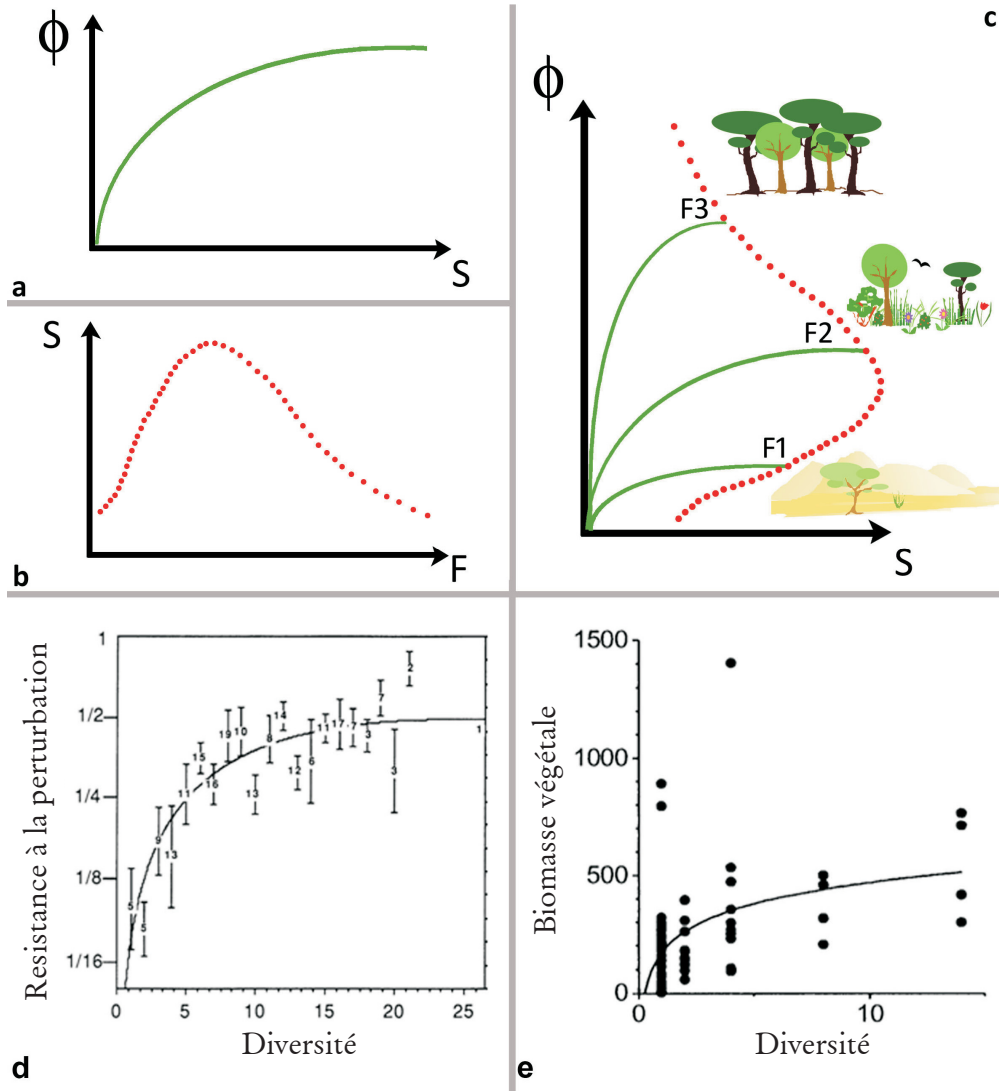


Figure 6: Relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. a) Les écologues des communautés ont trouvé que la productivité f des écosystèmes croît en fonction de la diversité S : plus de ressources sont utilisées (complémentarité de niche) et on a plus de chance d'y trouver une espèce très productive (effet de sélection); b) Les écologues des écosystèmes ont trouvé que la relation entre la diversité spécifique S et la fertilité F prend la forme d'une cloche, avec une diversité maximale à une fertilité intermédiaire; c) la combinaison de a) et b) explique la relation entre productivité f et diversité S ; d) résultats empiriques démontrant une relation positive entre la diversité et la stabilité de la production de biomasse après une perturbation. Ces résultats proviennent d'une expérience où l'on compare la résistance à une perturbation (sécheresse) de parcelles présentant différents niveaux de diversité; e) résultats empiriques démontrant une relation positive entre la diversité et la productivité. Les résultats proviennent de l'expérience Biodepth (pour le site du Portugal) qui a manipulé expérimentalement la diversité des plantes dans des prairies situées sur plusieurs sites dans toute l'Europe. Ces résultats vérifient la relation croissante diversité-fonctionnement prédite en a) à partir de modèles théoriques.

La plupart des nombreuses expériences qui ont testé cette hypothèse ont utilisé des communautés végétales, surtout pour des raisons pratiques. Deux d'entre elles ont particulièrement marqué la communauté scientifique: celle menée à Cedar Creek au Minnesota et l'expérience pan-européenne BIODDEPTH¹. Ces expériences ont montré un effet positif de la diversité sur l'accumulation de biomasse dans les communautés ainsi que sur leur stabilité (figure 6e). Après deux décennies de travail sur la question, la vaste quantité d'expériences réalisées a permis aux chercheurs d'effectuer une analyse globale (méta analyse), confirmant un effet généralement positif de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes.

¹ BIODDEPTH est l'acronyme de *Biodiversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous Ecosystems* (*Biodiversité et Processus Écologiques dans les Écosystèmes Herbacées Terrestres*).

Plus récemment les bactéries ont été utilisées pour construire des expériences plus ambitieuses avec des plans expérimentaux complexes. On a par exemple trouvé une relation positive entre la productivité au sein de plus de 1300 assemblages de bactéries et la diversité des assemblages de 1 à 72 espèces. Une expérience avec des microcosmes a aussi démontré qu'une relation positive entre diversité et productivité réalisée dans des environnements complexes peut émerger par évolution. Ces deux expériences soulignent la robustesse de ce patron face à la complexité des assemblages et à leur histoire évolutive.

Il a aussi été clairement établi que ce n'est pas la richesse en espèces elle-même qui compte, mais plutôt la diversité des traits fonctionnels présents dans les assemblages d'espèces, voire même la diversité de l'histoire évolutive. La complexité de l'organisation de la diversité au sein des communautés en réseaux d'interactions (trophiques) a aussi été prise en compte. Ce sujet sera l'objet de la section suivante.

Diversité et variabilité temporelle

Les écologues se sont aussi demandé si la diversité influence la stabilité des communautés. Les études théoriques montrent que la biodiversité joue le rôle d'une "assurance" face aux variations environnementales si les espèces sont complémentaires dans le temps ou dans l'espace. Ces résultats sont fondamentaux car ils soulignent un effet de la biodiversité qui ne pouvait pas être détecté dans les approches classiques qui se plaçaient à un endroit et un moment donnés. Dans ce contexte, des changements de l'hétérogénéité de l'environnement (fragmentation, destruction des habitats) peuvent avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes.

Au contraire des expériences en environnement constant, peu d'études ont essayé de mesurer la relation

entre la diversité biologique et la stabilité des processus écosystémiques dans un environnement variable. Néanmoins, des données sont disponibles pour les communautés végétales, avec notamment les expériences effectuées sur les prairies dans le Minnesota. Dans cette expérience, des communautés végétales ont été soumises à un fort stress environnemental (sécheresse) et les communautés les plus diverses semblent avoir le mieux résisté (figure 6d). Cette expérience suggère un fort effet tampon de la diversité face aux variations environnementales.

Effet de la diversité sur le fonctionnement et vice versa

Les écologues ont maintenant accumulé presque deux décennies de mesures empiriques et expérimentales reliant la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les résultats de ces approches ont parfois été différents suivant qu'ils étaient analysés avec la perspective de l'écologie des écosystèmes ou des communautés. Alors que les approches expérimentales ont pour la plupart trouvé les conditions d'une relation positive entre diversité et fonctionnement des écosystèmes, le patron observé dans la nature est plutôt celui d'une courbe en cloche entre la diversité et la productivité (figure 6b).

En fait, à l'échelle locale, on trouve souvent une relation croissante entre la diversité et la productivité. Par contre, les variations de fertilité (échelle régionale) influent sur le niveau de productivité réalisée et la diversité maximale. En milieu pauvre on aura peu de biomasse produite et peu de types fonctionnels différents à causes de contraintes fortes. En milieu riche la structure de la ressource et de l'habitat sont souvent plus homogènes, ce qui limite le nombre de niches et accentue la compétition entre les espèces. Par contre, aux fertilités intermédiaires la diversité est maximale car l'environnement offre une ressource abondante et hétérogène. Au final, on retrouve une relation unimodale entre la productivité et la diversité potentielle, mais qui sera modulée par la diversité réalisée (figure 6c).

Interactions trophiques et fonctionnement de l'écosystème

Les réseaux trophiques

Un problème avec les expériences de diversité dans les prairies est qu'elles négligent les interactions de consommation (prédation et parasitisme). Mais les écosystèmes sont souvent décrits comme des réseaux très complexes, hautement organisés et à haute diversité trophique (figure 4a).

De façon générale ce système peut être simplifié en trois ou quatre compartiments correspondants à chacun des niveaux trophiques. On trouve aussi des situations plus complexes, incluant l'omnivorie où une espèce se nourrit sur plusieurs niveaux trophiques, le cannibalisme, ou des changements de régime alimentaire au cours du développement de l'organisme: une espèce de poisson peut être une proie de zooplancton au stade larvaire et un prédateur de ce même zooplancton une fois la maturité atteinte.

Pour mieux comprendre cette organisation, les écologues ont développé une série de statistiques décrivant les réseaux trophiques: nombre d'espèces par niveau trophique, nombre de liens, proportion des liens réalisés sur l'ensemble des liens possibles, le niveau trophique moyen, le niveau trophique maximal, la variabilité des diètes etc. À l'aide de ces statistiques, les chercheurs ont découvert qu'il existe des propriétés caractéristiques de ce type de réseau. Ils sont cependant toujours partagés sur les règles qui permettent l'émergence de ces structures hautement organisées, présentes que l'on soit en Arctique, dans un lac d'une plaine américaine ou en forêt tropicale africaine.

Le rôle de la diversité dans les réseaux sur la productivité primaire

Si le rôle de la diversité horizontale sur le fonctionnement des écosystèmes est relativement simple à prédire (figure 6a), il en va tout autrement du rôle de la diversité au sein de plusieurs niveaux trophiques (verticale). Un point de départ pour comprendre les interactions entre un prédateur et sa proie est ce que les écologues appellent l'effet "top-down". Cette expression réfère au contrôle de l'abondance d'une proie par son prédateur. Dans les réseaux trophiques plus diversifiés, l'effet top-down entraîne une cascade d'effets trophiques. Si un herbivore va réduire la biomasse de plantes dans un écosystème, il sera lui-même contraint par la présence d'un carnivore. Cette cascade se répercutera du prédateur jusqu'au bas de la chaîne, de sorte que le carnivore libérera la plante de son herbivore et par conséquent augmente son abondance.

Tôt dans les années 60 on a proposé la cascade trophique pour expliquer pourquoi le monde est vert: la "green world hypothesis" propose que l'abondance des végétaux sur terre est rendue possible par l'existence de consommateurs supérieurs qui réduisent l'abondance des

herbivores. Sans l'existence de ces consommateurs, les herbivores domineraient et la productivité primaire serait considérablement réduite. Dans certains cas également, la présence des consommateurs supérieurs peut accélérer le recyclage des nutriments et par conséquent la productivité primaire (figure 7). Ainsi, la structure et la diversité du réseau trophique aurait un effet majeur sur la productivité primaire des écosystèmes. Sachant que les grands prédateurs sont souvent les organismes les plus exploités et les plus sensibles aux activités humaines, on comprend bien les conséquences que cela peut entraîner sur le fonctionnement des écosystèmes.

Maintenant, si on est en mesure de dire que la diversité horizontale et la diversité verticale ont un effet sur la productivité primaire, est-ce que l'on est en mesure de prédire comment ces deux composantes de la diversité interagissent entre elles? Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour expliquer comment la diversité à un niveau influence la dynamique trophique du niveau supérieur. D'abord, la variabilité de la qualité des proies peut influencer sur la performance des prédateurs. Avec l'augmentation de la diversité des proies, il y a plus de chances de trouver une proie qui soit très résistante au prédateur, et par conséquent qui réduira la performance de ce dernier. Ensuite, il y a l'hypothèse de dilution. Avec l'augmentation de la diversité des proies, les prédateurs spécialisés perdent leur efficacité à trouver et attaquer leurs proies, de sorte que leur efficacité s'en trouve diminuée. Finalement, à l'opposé de la première hypothèse, il est possible que l'augmentation de la diversité des proies permette une diète plus équilibrée des prédateurs et donc une performance accrue. Alors que les deux premières hypothèses prédisent une diminution de l'effet top-down avec la diversité, la troisième hypothèse prédit un effet accru avec l'augmentation de la diversité des proies.

Quand à l'effet de la diversité de l'ensemble du réseau trophique sur le fonctionnement, on pense que dans les réseaux plus complexes, les cascades trophiques seraient plus faibles. Dans les systèmes diversifiés, l'effet top-down serait dilué en raison d'une répartition des interactions fortes sur une diversité plus élevée d'espèces. L'omnivorie court-circuiterait aussi cet effet. En définitive l'effet de la diversité sur la productivité primaire semble contextuel. Il dépend profondément de la nature des interactions trophiques au sein du réseau.

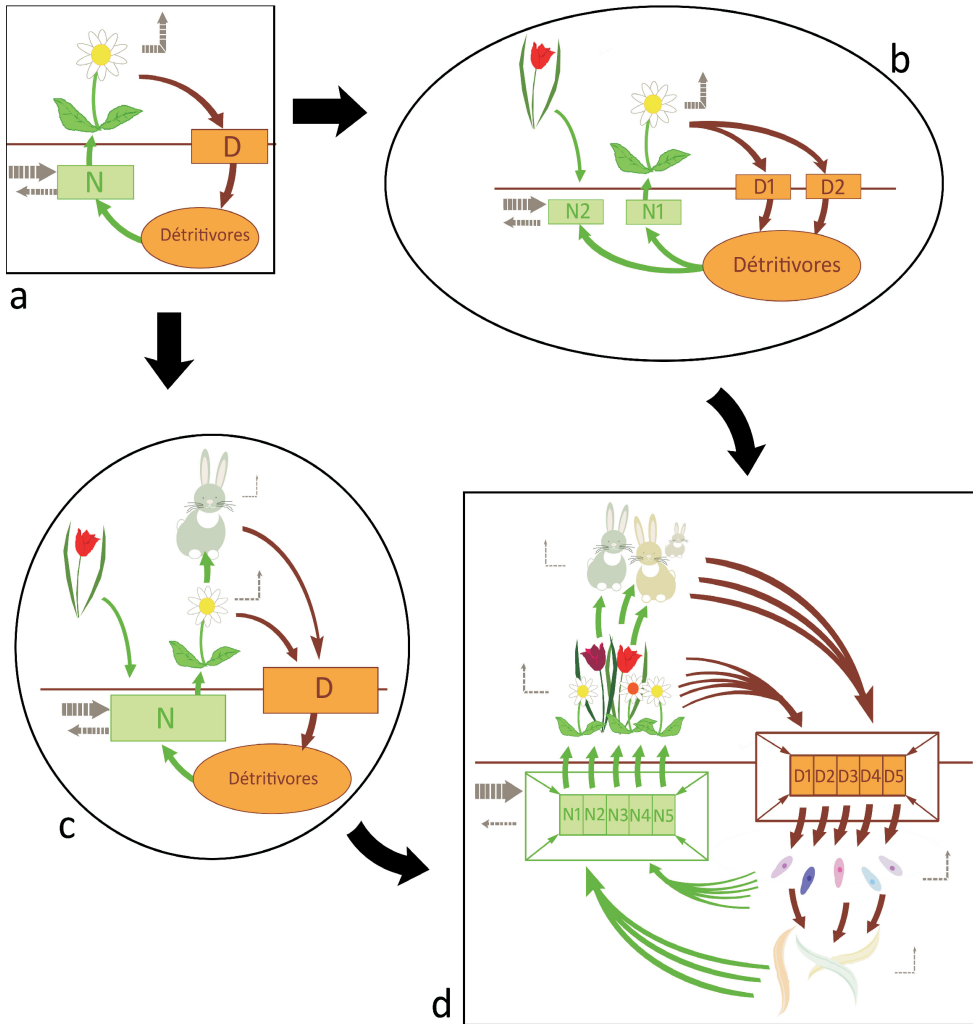


Figure 7: Effets de facilitation indirects dans les écosystèmes permettant une rétroaction positive entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les symboles décrivent les variables suivantes: *D*: débris; *N*: nutriments inorganiques. Les flèches représentent les flux de matière; celles hachurées représentent les échanges avec l'extérieur (entrées et sorties). a) Le système de base: Une plante puise dans *N* pour sa croissance, produit des débris *D*, recyclés en nutriments par les détritivores. Une partie est lessivée hors du système; b) Facilitation due à l'hétérogénéité de la ressource. Lorsqu'une plante spécialisée sur une ressource retourne des débris, ceux-ci sont recyclés par les détritivores et retournés aux plantes sous différentes formes. Ce recyclage peut aider une plante spécialisée sur ces autres formes de ressource. c) Facilitation par la réduction du lessivage: si un herbivore consomme la plante pour sa propre croissance et a un taux de lessivage suffisamment faible, il réduit le lessivage des nutriments hors du système. Par conséquent, plus de matière organique sera recyclée et la fertilité s'en trouve améliorée. d) Cas d'un écosystème complexe: quand la diversité augmente, la ressource est plus intensément prélevée et son lessivage diminue. Bien que le lessivage total ne change pas, plus de nutriments se trouvent dans la biomasse. Les mécanismes de facilitation agissant de même dans le réseau détritivore (les apports de débris sont variés), l'ensemble de l'écosystème se trouve animé d'une rétroaction positive entre la diversité et le fonctionnement.

La complexité des réseaux et la stabilité

Depuis une trentaine d'années, les écologues ont essayé de comprendre si les écosystèmes plus diversifiés et plus complexes étaient plus stables. L'idée de base remonte aux années 50 avec entre autres, R. H. MacArthur qui croyait que la diversité des liens permettait une répartition plus diffuse de l'énergie au sein du réseau trophique, lui conférant une meilleure résistance aux perturbations.

Cette idée fut dominante jusqu'au début des années 70, où le britannique R. M. May, formé en physique théorique réalisa un travail très innovateur sur la stabilité des réseaux très complexes. Il prédit alors que la stabilité des réseaux trophiques croît proportionnellement à $1/\sqrt{sC}$, où s est la diversité du réseau et C sa complexité. Pour certains, cette formule très élégante rappellera des formules fondamentales en physique. En quelques mots, cette hypothèse prédit qu'il est de plus en plus difficile de trouver un système stable au fur et à mesure que s'élèvent sa diversité et sa complexité.

Évidemment, ce travail a porté un dur coup aux écologues sensibles à la conservation de la biodiversité. Il s'en suivit alors une vague d'études théoriques et empiriques qui mirent à l'épreuve cette théorie. Dans l'ensemble, après 30 ans de recherche, il n'y a toujours pas de consensus sur cette relation. Pourtant, on sait maintenant que les propriétés particulières des réseaux trophiques contribuent au maintien de leur stabilité, notamment la diversité des types de liens de consommation qui les animent.

Dans le modèle de May, on considérait que tous les liens étaient de la même intensité, autrement dit qu'il n'y avait pas de sélection ni de préférences alimentaires. Dans la réalité, on sait que des liens faibles, c'est-à-dire des "liens de secours", permettent de stabiliser le système. Si les espèces ont généralement une proie qu'elles vont exploiter préférentiellement, elles ont généralement des proies alternatives qui sont consommées lorsque leur proie préférée se fait rare. Conformément à cette hypothèse, on trouve que les réseaux sont souvent dominés par des systèmes avec une majorité de liens faibles et quelques liens forts. Néanmoins, il n'existe pas de relation universelle entre la diversité, la complexité et la stabilité des écosystèmes. La théorie est toujours vigoureusement débattue.

Perspectives et nouvelles directions

Les changements d'états abrupts

Un aspect du fonctionnement des écosystèmes lié à la complexité des réseaux trophiques est l'existence des états stables alternatifs. Les écosystèmes ont tous une certaine stabilité, après une perturbation de l'une de leurs composantes, par exemple après le prélèvement d'une espèce, ils reviennent à leur équilibre. Sans cela les écosystèmes ne pourraient pas soutenir les multiples perturbations d'un environnement qui fluctue constamment (feux, migrations etc.). Néanmoins, certains écosystèmes sont moins stables que d'autres, et après une perturbation ils peuvent changer abruptement. C'est ce que l'on appelle les états stables alternatifs.

Un bon exemple, bien documenté, est le cas des lacs peu profonds. Il est bien connu qu'avec l'action de l'homme, de nombreux lacs sont sujets à une charge accrue de nutriments, ce qui entraîne souvent la prolifération d'algues. Ce phénomène peut changer complètement le fonctionnement d'un lac. Il passe alors d'un état clair à un état trouble, autrefois dominé par les plantes aquatiques et bien oxygéné, alors dominé par les algues et anoxique. Ce phénomène s'appelle l'eutrophisation.

On pourrait croire qu'en réduisant la charge de nutriments qui lui parvient, un lac eutrophe pourra retrouver son état originel, mais ce n'est pas le cas. L'état eutrophe est un état stable alternatif. Ce phénomène serait attribuable notamment à la disparition des plantes qui servent de refuge aux herbivores, qui normalement devraient contrôler l'abondance des algues. Il y a une forte cascade trophique dans les lacs sans plantes: les poissons ne nourrissent des herbivores, qui eux se nourrissent des algues. Avec la disparition de ces refuges, les poissons limitent l'abondance des herbivores, et maintiennent l'état eutrophe même si la charge en nutriments est faible. Cet exemple illustre bien l'effet de la diversité trophique sur la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes. D'autres exemples d'états stables alternatifs contrôlés par la diversité biologique existent: prairies arborées, déserts, récifs coralliens etc...

Le rôle de l'espace

Jusqu'à présent, nous avons considéré les écosystèmes comme s'ils étaient tous isolés les uns des autres, sans jamais se préoccuper des flux entre les écosystèmes.

Il s'agit d'une toute autre dimension de l'écologie (celle des métaécosystèmes), dans laquelle on voit émerger des phénomènes complexes.

Les écosystèmes ne sont jamais totalement isolés dans l'espace (figure 5). Les différents cycles des nutriments comprennent souvent des vecteurs biologiques entre les écosystèmes. Par exemple, les îles dans un océan reçoivent des détritiques en provenance du milieu marin avec les algues qui se sont détachées, carcasses d'animaux échoués, nutriments apportés par les oiseaux qui se nourrissent en mer, mais nichent sur les îles. Ces différents dépôts d'énergie et de matière peuvent contribuer considérablement à la productivité primaire de ces îles. De même, les saumons qui frayent dans les rivières et ruisseaux contribuent à la productivité des forêts avoisinantes lorsqu'ils sont attaqués et transportés par des prédateurs terrestres comme les ours. Les mouches qui se développent en milieu lacustre et ensuite vont se reproduire sur terre contribuent également au cycle des nutriments en forêt. Finalement, une large part du carbone disponible pour la biomasse microbienne des lacs provient du lessivage des sols de forêts environnantes. Comme les écosystèmes sont connectés dans l'espace par différents flux d'énergie et de matière, l'état de chacun de ces écosystèmes influencera son voisin. Ainsi deux écosystèmes très contrastés peuvent interagir entre eux. Par exemple, on imagine facilement que la récolte des arbres d'une forêt influencera la composition des eaux de ruissellement, et donc le fonctionnement d'un lac voisin. Et nécessairement, comme la diversité d'un écosystème a un effet sur son fonctionnement, ceci aura des répercussions sur l'écosystème voisin.

Exemple de l'action de l'homme au sein d'écosystèmes diversifiés: le cas des pêches

On trouve dans la littérature de très nombreux exemples d'écosystèmes qui, à la suite de l'action de l'homme, ont un fonctionnement largement diminué. Le cas le plus patent pour illustrer l'impact des pertes de biodiversité sur les services des écosystèmes rendus aux humains, celui qui est certainement le plus documenté et aussi celui qui nous affecte le plus, est l'état des stocks de poissons commerciaux à travers le monde. En 2003, on concluait que la surpêche industrielle avait déjà conduit à une réduction de 90% des grands prédateurs. Un article très controversé publié en 2006 dans *Science* fit suite à cette première étude, où on prédit même qu'il n'y aura plus de poissons en 2048!

Cette dernière étude démontre que la réduction de cette biodiversité dans les océans a eu un impact très négatif sur différents services rendus par les écosystèmes marins comme la quantité de pêcheries et le maintien de la qualité de l'eau. Ces écosystèmes devenus moins diversifiés (en espèces et habitats) étaient également plus susceptibles d'effondrement et de fortes fluctuations. Essentiellement, cette étude et de nombreuses autres sur les pêches ont démontré que non seulement le prélèvement d'une espèce a un effet négatif sur sa propre abondance, mais que cet effet se répercute sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème marin.

Emergence de phénomènes de rétroaction

En définitive les écologues ont élucidé d'une part comment l'environnement modulait la biodiversité (comme filtre de sélection adaptative et déterminant de la fertilité du milieu) et d'autre part comment la diversité modulait à son tour la biomasse produite en fonction de la fertilité. Il reste à comprendre comment la productivité réalisée affecte en retour la diversité potentielle.

Les premiers écologues des écosystèmes tels Odum et Margalef ont lancé dans les années 60 l'idée que des processus de rétroaction positive contribuent à l'organisation des écosystèmes. On croyait alors qu'au fur et à mesure qu'un écosystème se développe, qu'il se construit au gré de l'arrivée de nouvelles espèces, les conditions environnementales changent et seraient de plus en plus propices à l'arrivée de nouvelles espèces.

Cette idée d'auto-organisation est actuellement à l'avant-garde d'une nouvelle théorie intégrée du rôle de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans un écosystème, la productivité primaire dépend entre autres de l'efficacité du recyclage de la ressource. L'efficacité du recyclage se définit par deux variables: le taux de conversion des détritiques en ressource inorganique et le taux d'exportation de la ressource hors du système. On sait que la diversité verticale permet de diminuer le taux d'exportation de la ressource et donc d'augmenter la productivité globale du système. On sait également que la diversité horizontale permet d'augmenter le taux de conversion des détritiques. Par conséquent, on pose l'hypothèse qu'il y ait une rétroaction positive entre la diversité biologique (horizontale et verticale) et le fonctionnement de l'écosystème (voir figure 7).

Pour en savoir plus:

CHAPIN, F. S.; ZAVALA, E. S. *et al.* Conséquences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783):234-242, 2000.

COSTANZA, R.; DARGE, R. *et al.* The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630): 253-260, 1997.

HECTOR, A. & BAGCHI, R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448 (7150):188-191, 2007.

LOREAU, M. & NAEEM, S. *et al.* Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804-808, 2001.

McCANN, K. S. The diversity-stability debate. *Nature*, 405 (6783):228-233, 2000.

SCHEFFER, M. & CARPENTER, S. *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856):591-596, 2001.

Dominique Gravel est professeur en biologie à l'Université du Québec à Rimouski et titulaire de la chaire de recherche du Canada en Écologie des Écosystèmes Continentaux. Ses recherches comprennent l'écologie des communautés, des écosystèmes et des paysages. Au moyen de modèles mathématiques, de l'informatique et d'expériences sur le terrain, ses travaux posent les assises fondamentales pour prédire comment les écosystèmes s'organiseront à la suite des changements globaux.

dominique_gravel@uqar.qc.ca

Isabelle Gounand développe une thèse en Écologie à l'Institut des Sciences de l'Évolution, l'Université Montpellier 2, France.

isagounand@univ-montp2.fr

Nicolas Mouquet est chercheur CNRS en Écologie des Communautés à l'Institut des Sciences de l'Évolution à l'Université Montpellier 2, France. Son travail concerne les conditions de l'émergence et du maintien de la diversité biologique ainsi que les propriétés émergentes au niveau des écosystèmes. Ses modèles d'études sont les métacommunautés et des métaécosystèmes, la biogéographie évolutive et l'évolution expérimentale.

<http://nicolasmouquet.free.fr/>

Il y a de nombreuses années, la théorie Gaïa lancée par le britannique Lovelock alimentait la controverse. Selon cette hypothèse, la Terre serait analogue à un système physiologique dynamique qui maintient l'environnement de la planète sous des conditions favorables au développement de la vie. L'ensemble des organismes vivants seraient les composantes d'un vaste organisme, comme le sont les cellules d'un corps humain, assurant la régulation de l'environnement pour maximiser son fonctionnement.

Un exemple souvent cité est la stabilisation de la composition de l'atmosphère, qui contrôle à la fois le climat, la production primaire (dépendante du CO₂) et la production secondaire (dépendante de O₂). Cette théorie pêche sans doute par ses hypothèses trop fortes, les échelles probablement trop larges à laquelle elle a placé les boucles de rétroaction et de l'anthropocentrisme de sa notion centrale d'harmonie. Néanmoins, on peut considérer des effets de rétroaction à des échelles plus réalistes (écosystèmes ou méta-écosystèmes) en intégrant les mécanismes reliant diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes.

Dans le contexte actuel des changements globaux, l'influence de l'homme sur les cycles écologiques pourrait court-circuiter cette auto-régulation et faire basculer la dynamique d'un grand nombre d'écosystèmes vers des états moins stables et donc moins favorables à l'humanité. Cette idée fait actuellement son chemin, à l'aube d'une théorie intégrée à l'interface entre l'écologie des communautés et des écosystèmes.

ESPECIAÇÃO ESPONTÂNEA EM POPULAÇÕES ESPACIALMENTE DISTRIBUÍDAS E PADRÕES DE DIVERSIDADE

Elizabeth M. Baptestini
Marcus A. M. de Aguiar

A origem das espécies é um assunto que tem fascinado tanto os pesquisadores quanto o público em geral. Em 1859 Charles Darwin deu o passo fundamental para a solução desse problema com a publicação de seu famoso livro *On the Origin of Species*. A descoberta dos mecanismos de transmissão hereditária de características por Gregor Mendel e os subsequentes desenvolvimentos da teoria genética impulsionaram esses estudos, levando à formulação de vários mecanismos de formação de espécies – conhecidos como *especiação*. Apesar de todos esses avanços, ainda não somos capazes de compreender totalmente a origem e a dinâmica da enorme diversidade biológica existente em nosso planeta. Neste trabalho, discutimos um novo modelo de especiação baseado em premissas biológicas realistas e capaz de gerar grupos genética e espacialmente isolados, a partir de uma população inicial de indivíduos geneticamente idênticos. A dinâmica é baseada em acasalamento seletivo determinado por afinidade genética e proximidade espacial. O modelo, que não inclui qualquer tipo de barreira geográfica, interação ecológica ou seleção natural, é capaz de gerar padrões de diversidade compatíveis com padrões observados em espécies reais.

ESPÉCIATION SPONTANNÉE EN POPULATIONS DISTRIBUÉES DANS L'ESPACE ET PATRONS DE DIVERSITÉ

L'origine des espèces est un sujet qui a toujours fasciné les scientifiques aussi bien que le public en général. En 1859 Charles Darwin a franchi le pas pour la solution de ce problème avec la publication de son oeuvre majeure – *On the Origin of Species*. Aussi la découverte des mécanismes de transmission des caractéristiques héréditaires par Gregor Mendel, de même que le développement de la théorie génétique qui lui a survécu ont représenté un grand essor dans ce champs, aboutissant à la formulation de plusieurs mécanismes de formation d'espèces – connus par le concept d'*espéciation*. Malgré tout ce progrès scientifique, nous ne sommes pas encore capables de comprendre entièrement l'origine et la dynamique de l'énorme diversité existante sur la planète. Dans ce contexte cet article propose la discussion d'un nouveau modèle d'espéciation, fondé sur des premisses biologiques réalistes, capables d'engendrer des groupes génétiquement et spatialement isolés, à partir d'une population initiale d'individus identiques du point de vue génétique. La dynamique à son tour est fondée sur l'accouplement sélectif déterminé par l'affinité génétique et la proximité spatiale. Le modèle – qui n'inclut aucun type de barrière géographique ni d'interaction écologique ou de sélection naturelle – est capable de générer des patrons de diversité compatibles avec des patrons observés chez les espèces dans la nature.

Introdução

Em 2009 comemoramos os 150 anos da publicação do livro *A Origem das Espécies* de Charles Darwin e muito se tem falado a respeito de teoria da evolução. A seleção natural, proposta por Darwin, age de tal forma que indivíduos com características favoráveis têm mais chances de sobreviver e reproduzir-se do que aqueles com características menos favoráveis. Dessa forma, características hereditárias favoráveis tornam-se mais comuns em gerações sucessivas de uma população, enquanto que as desfavoráveis tornam-se menos comuns. Um exemplo clássico de seleção natural é a evolução das baleias. É curioso imaginar um mamífero que vive na água e que precisa ir à superfície para respirar. Os ancestrais da baleia viviam na terra, e esses animais evoluíram para viverem em um ambiente marinho, provavelmente devido à abundância de alimentos nesse habitat. Para se adaptarem ao novo ambiente esses mamíferos passaram por mudanças notáveis, como por exemplo, seu nariz, que deixou de se localizar na face e foi para a parte superior da cabeça.

A formação de uma nova espécie, a *especiação*, pode implicar a transformação completa de uma espécie em outra, processo conhecido como *anagênese* – como no caso das baleias –, ou a divisão de uma espécie em outras, chamada de *cladogênese*. Neste trabalho vamos discutir um tipo particular de cladogênese em que uma única espécie ancestral se ramifica dando origem a outras espécies. Antes de falar sobre a especiação e como ela se dá vale a pena definir o conceito de *espécie*.

Podemos facilmente rotular um elefante e uma formiga como pertencentes a espécies diferentes, pois ambos pertencem a grupos com fronteiras claramente demarcadas. O reconhecimento dessas fronteiras muitas vezes é fácil, e conseguimos classificar como espécies diversos tipos de plantas e de animais, mas outras vezes os indivíduos de duas espécies possuem tantas características em comum que essa classificação torna-se muito difícil. No século XX, o grande evolucionista Ernst Mayr propôs a seguinte definição: uma espécie é formada por um conjunto de indivíduos que são fisiologicamente capazes de, real ou potencialmente, cruzarem entre si e produzir descendentes férteis, encontrando-se isolados reprodutivamente de outros conjuntos semelhantes. O comportamento reprodutivo é uma característica primária na determinação das fronteiras de uma espécie.

Note que a definição de Mayr não pode ser aplicada a organismos que se reproduzem assexuadamente, pois seus descendentes não são produzidos por cruzamento.

Descobrir quando e como uma nova espécie se desenvolveu é um desafio fascinante. A formação de uma nova espécie está associada diretamente a modificações do genoma de uma população. Quando existe livre fluxo de genes entre as várias populações de uma espécie, o conjunto genético formado pelos indivíduos mantém-se mais ou menos uniforme. No entanto, se o fluxo genético entre conjuntos de indivíduos for interrompido, essas subpopulações irão lentamente acumulando diferenças genéticas, por mutação, recombinação genética e seleção. As diferenças acumuladas podem levar a uma situação que já não permita o cruzamento entre indivíduos dessas populações. Nesse momento obtêm-se duas espécies diferentes, por isolamento reprodutivo. Uma vez formada a nova espécie, a divergência entre ela e a espécie ancestral torna-se praticamente irreversível e cada vez mais acentuada.

Tipos de especiação

A forma como o fluxo genético entre os grupos de indivíduos de uma mesma espécie torna-se restrito é o fator que irá determinar o tipo de especiação que eventualmente ocorrerá.¹ Por exemplo, se o fluxo genético é nulo temos a especiação alopátrica, em que grupos ficam isolados geograficamente, impedindo a troca genética pela reprodução sexual. No outro extremo temos a especiação simpátrica, em que o fluxo é total e mesmo assim surgem grupos que se tornam diferentes da espécie ancestral, formando então novas espécies. Especiações em que ocorrem fluxos genéticos parciais são chamadas peripátrica e parapátrica. Vamos falar com mais detalhes das especiações alopátrica e simpátrica.

Especiação alopátrica

É o modo mais conhecido de especiação. Primeiro, uma população se divide em subpopulações de forma a impedir o contato direto entre elas; a partir daí cada subpopulação passa por processos independentes de evolução, até se tornarem tão diferentes entre si que indivíduos de um grupo tornam-se incapazes de cruzar com indivíduos do outro grupo e deixar descendentes férteis. O isolamento de subpopulações pode ocorrer de diversas maneiras, através de mudanças climáticas ou pelo aparecimento de cadeias de montanhas ou rios.

¹ COYNE, Jerry A. & ORR, H. Allen. *Speciation*. Sunderland (MA): Sinauer Associates Inc., 2004.
GAVRILETS, Sergey; LI, Hai & VOSE, Michael D. Patterns of Parapatric Speciation. *Evolution*, 54:1126-1134, 2000.

Um exemplo clássico de especiação alopátrica aconteceu com os pássaros conhecidos como Tentilhões de Darwin, espécie encontrada pelo biólogo em Galápagos, durante a famosa viagem do navio Beagle. São aproximadamente 14 espécies de tentilhões vivendo nas diferentes ilhas no arquipélago de Galápagos. Darwin observou que, apesar da forte semelhança entre as várias espécies, cada uma possuía forma característica de bico, devido às diferenças de alimentação e habitat ocupado por cada espécie. O isolamento nas ilhas impede a migração e o fluxo de genes entre as espécies, favorecendo a estabilização de características genéticas peculiares.

Especiação simpátrica

O grande evolucionista Ernst Mayr defendia que a especiação simpátrica só era possível teoricamente, mas não acontecia na natureza. Esse ponto de vista foi aceito durante muitos anos. Porém, tem crescido o número de evidências de que a especiação simpátrica pode ocorrer sob certas circunstâncias. Na especiação simpátrica, diferentes espécies surgem de uma população ancestral no mesmo espaço onde coabitam, através do processo de acasalamento seletivo. Embora existam evidências em insetos, peixes e aves, a especiação simpátrica tem sido difícil de quantificar empiricamente.

Um exemplo clássico de que - acredita-se - a especiação tenha ocorrido de forma simpátrica é o dos peixes ciclídeos.² Estudos feitos com 300 espécies de ciclídeos encontradas no Lago Vitória na África indicam existência de um mesmo ancestral, que teria vivido há aproximadamente 12,5 milhões anos atrás.

Um possível exemplo de especiação em curso é o que vem ocorrendo com uma espécie de pássaro em Camarões, na África.³ Os pássaros dessa espécie colocam seus ovos nos ninhos de outras espécies de pássaros. Quando os filhotes tornam-se adultos, incorporam certas características, como o padrão de canto e outros hábitos, dos seus pais adotivos. Embora esses novos pássaros ainda possam acasalar entre si, já existem diferentes raças e as fêmeas, ao se acasalarem, têm preferência pelos machos com o mesmo padrão de canto que elas emitem.

Um novo mecanismo de especiação

Existem na natureza entre 10 e 100 milhões de espécies.⁴ Essa incrível variedade nos leva a considerar que a alopatria talvez não seja o único mecanismo possível de

² SEEHAUSEN, Ole. *et al.* Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455:620-626, 2008.
KIRKPATRIC, Mark. Fish found in flagrant delicto. *Nature*, 408:289-299, 2000.

³ PENNISI, Elizabeth. Speciation Standing In Place. *Science*, 331:1372-1374, 2006.

⁴ MAY, R. How many species? *Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, 330:293-301, 1990; 345:13-20, 1994.

especiação. Em particular, a especiação simpátrica parece não ser tão rara como pensava Mayr.

Modelos de especiação simpátrica geralmente envolvem a segregação pela adaptação a nichos discretos ou a uma distribuição contínua de recursos, em que a seleção associa traços ecológicos a caracteres de acasalamento.⁵ Em um trabalho recente,⁶ que discutiremos aqui em detalhes, propusemos um modelo de especiação que não se baseia em suposições ecológicas, mas apenas na auto-organização da população em conjuntos reprodutivamente isolados devido ao acasalamento preferencial. Resumidamente, o processo ocorre da seguinte forma: consideramos uma população cujos membros são geneticamente idênticos e estão distribuídos de maneira uniforme no espaço. Com o passar das gerações, aparecem variações genéticas devido a mutações e recombinação. Durante a reprodução, a escolha de um parceiro para o acasalamento envolve uma distância espacial e uma distância genética entre indivíduos: o parceiro é selecionado aleatoriamente de uma região em torno do indivíduo que irá se acasalar, mas os dois genomas devem ser suficientemente similares para que a reprodução ocorra. O tamanho dessa região espacial e a máxima diferença genética para que a reprodução seja viável são parâmetros importantes do modelo. Mostramos que este acoplamento entre distâncias espaciais e genéticas pode levar à formação espontânea de domínios geográficos na população, bem como ao isolamento sexual de subpopulações no espaço dos genomas, apesar da ausência de barreiras, gradientes na distribuição de recursos ou seleção natural.

Um exemplo do mecanismo que consideramos nesse modelo ocorre com as “espécies em anel”, em que as diferenças genéticas são progressivas ao longo de uma cadeia de indivíduos. Isso faz com que os indivíduos localizados nos extremos da população sejam diferentes a tal ponto que não possam mais se acasalar, como acontece com populações de *Phylloscopus trochiloides*.⁷ Durante a última era glacial, quando a Sibéria se dividiu em pequenos focos de floresta, as populações dessa ave foram confinadas ao sul da área em que viviam anteriormente. Quando a floresta voltou a se expandir, as aves teriam seguido para o norte circundando o planalto tibetano por dois caminhos diferentes, pelo leste e pelo oeste. A partir da localização de um anel contínuo de populações de *Phylloscopus trochiloides* em torno do Planalto Tibetano, os cientistas descobriram variações graduais nos padrões de canto, na morfologia e nos marcadores genéticos de 15 populações da ave.

⁵ BAPTESTINI, Elizabeth M.; AGUIAR, Marcus A. M. de; BOLNICK, Daniel & ARAÚJO, M. S. The shape of the competition and carrying capacity kernels affects the likelihood of disruptive selection. *Journal of Theoretical Biology*, 259:5-11, 2009.
DIECKMANN, Ulf & DOEBELI, Michael. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400:354-357, 1999.

⁶ AGUIAR, M. A. M. de; BARRANGER, M.; BAPTESTINI, E. M.; KAUFMAN, L. & BAR-YAM, Y. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, 460:384, 2009.

⁷ IRWIN, Darren; BENSCH, Staffan & PRICE, Trevor D. Speciation in a ring. *Nature*, 409:333-337, 2001.
KLICKA, J. & ZINK, R. M. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277:1666-1669, 1997.

Descrição do modelo

Nosso modelo permite que uma população inicialmente homogênea se divida espontaneamente em grupos espacialmente e geneticamente isolados. Dois ingredientes que controlam o acasalamento são fundamentais para esse processo: a distância espacial S e a distância genética G entre os parceiros.

O parâmetro S restringe o acasalamento somente aos pares de indivíduos cuja distância espacial seja menor ou igual a S . Embora todos os indivíduos de uma mesma espécie possam acasalar entre si, lançamos a hipótese de que eles preferem fazê-lo com parceiros mais próximos. No entanto, o vínculo espacial, tão somente, não é capaz de bloquear o fluxo genético, pois dois indivíduos A e B , que estejam situados a uma distância maior do que S , podem trocar material genético via um indivíduo intermediário C , que esteja localizado a uma distância intermediária menor que S , entre A e B . No modelo, o espaço físico é descrito por uma rede bi-dimensional de tamanho $L \times L$ com condições periódicas de contorno, representando uma região espacial grande e sem barreiras. Os indivíduos são alocados nos sítios da rede. Embora cada sítio possa suportar mais de um indivíduo, a densidade populacional nas nossas simulações é geralmente baixa. Além disso, os filhos, ao nascerem, podem dispersar com taxa D e ocupar sítios vizinhos ao do pai, que morre para dar lugar ao filho. O número total de indivíduos na população é mantido constante.

A distância genética G é a diferença máxima permitida entre os genomas de dois indivíduos para que eles possam se acasalar. Ela permite que os indivíduos se reconheçam como sendo de uma mesma espécie e produzam descendentes férteis. A incompatibilidade genética entre dois indivíduos pode ser interpretada como a ineficiência do macho em atrair a fêmea (por serem diferentes), diferenças estruturais nos órgãos sexuais, dificuldade do esperma em fecundar o óvulo e, até mesmo, a produção de descendentes inviáveis.

Modelamos o genoma de cada indivíduo por uma sequência de B genes com dois alelos cada ou, posto de outra forma, com B loci onde cada locus pode assumir os valores 0 ou 1 (ou a e A , na linguagem genética usual). O número total de diferentes genomas é 2^B e a representação do genoma de um indivíduo i é dada por: $g^i = (s_1^i, s_2^i, s_3^i, \dots, s_B^i)$, com $s_k^i = 0$ ou 1. A distância entre os indivíduos i e j no

espaço dos genomas é definida como: $d_{ij} = S|s_k^i - s_k^j|$, que é o número de alelos diferentes em cada genoma.

Nós iniciamos as simulações com uma única espécie, na qual todos os indivíduos possuem genomas idênticos e estão distribuídos aleatoriamente no espaço. Todos os indivíduos da população têm uma chance de acasalar. No entanto, como não é comum na natureza que todos deixem descendentes, introduzimos uma probabilidade Q de que o indivíduo não se reproduza. Nesse caso, um indivíduo vizinho é escolhido para fazê-lo em seu lugar. Quando um indivíduo de fato é escolhido para se acasalar, observando-se os seguintes passos: primeiramente são selecionados todos os outros indivíduos que estejam dentro de seu raio espacial S e, dentre esses, os que possuem afinidade genética, isto é, todos os que possuem uma diferença genética $d \leq G$. Dentro desse conjunto é escolhido aleatoriamente um parceiro para a reprodução.

O fato de permitir que alguns indivíduos não se acasalem torna o modelo mais realista. Em populações naturais, indivíduos mais bem adaptados deixam mais descendentes. Como no caso do modelo não é possível distinguir quais os mais adaptados, isso é feito de maneira aleatória e o modelo é dito *neutro*.

Acontecendo, enfim, o acasalamento, o filho gerado ocupará sempre o lugar do primeiro indivíduo escolhido para acasalar e seu genoma será uma combinação do genoma dos pais. Dado que os genomas da “mãe” e do “pai” são respectivamente g^i e g^j , o genoma do filho é gerado por recombinação usando processos de crossover. No caso de usarmos apenas um crossover, escolhemos um ponto k para que ocorra a quebra do genoma em uma posição aleatória do genoma dos pais. Assim, temos a produção de dois novos genomas,

$$g^a = (s_0^i, \dots, s_k^i, s_{k+1}^j, \dots, s_N^j)$$

$$g^b = (s_0^j, \dots, s_k^j, s_{k+1}^i, \dots, s_N^i)$$

onde cada locus tem ainda uma pequena probabilidade de sofrer mutação. Um desses novos genomas é escolhido para ser o genoma do filho.

Nenhuma das restrições de acasalamento, espacial ou genética, leva sozinha à especiação. No entanto, quando ambas estão presentes, pode ocorrer especiação, dependendo dos valores de S e G e dos demais parâmetros, como densidade de indivíduos e taxa de mutação, conforme vemos na figura 1.

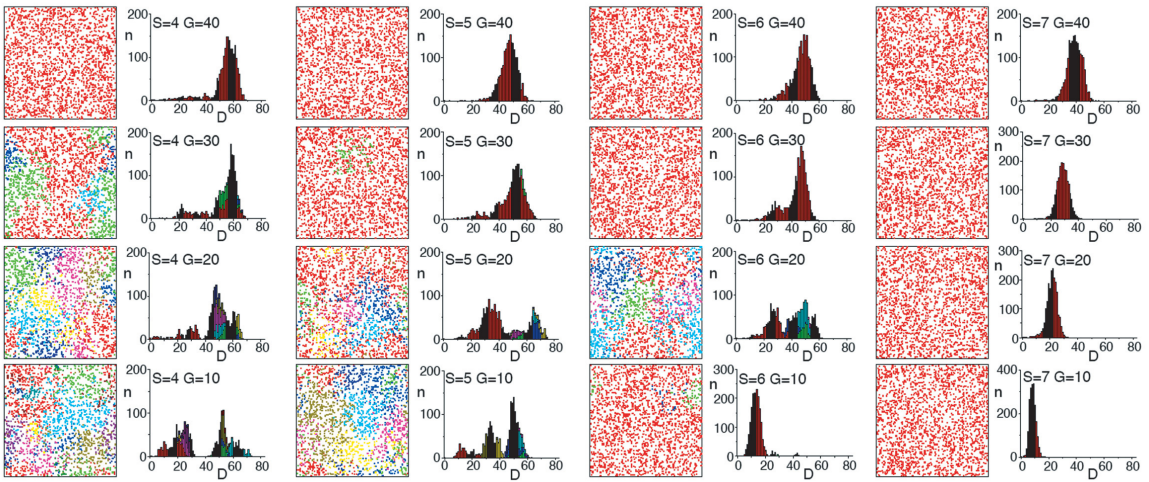


Figura 1: Populações após 1000 gerações para diferentes valores de S e G. Foram simulados 2000 indivíduos em uma rede espacial de tamanho 128 x 128 com taxa de mutação 0.001 e $Q=0.3$. Cada indivíduo é representado por um ponto e diferentes cores indicam diferentes espécies. Os histogramas mostram a distância genética de cada indivíduo da população em relação a um indivíduo de referência, escolhido ao acaso.

Em cada quadro, apresentamos a distribuição espacial dos indivíduos (pontos) pertencentes a cada espécie (representadas por cores diferentes) e o respectivo histograma no espaço dos genomas. Esses histogramas mostram a distância genética de todos os indivíduos em relação a um indivíduo de referência, escolhido aleatoriamente. Na figura correspondendo a $S=6$ e $G=30$, por exemplo, existe apenas uma espécie. No entanto, o histograma evidencia que há indivíduos dessa espécie com distância genética maior do que $G=30$ do indivíduo de referência. Isso acontece porque existem indivíduos com genomas intermediários que garantem o fluxo genético, mesmo que indireto, entre esses indivíduos. Nesse caso, a população constitui uma única espécie.

A dinâmica de especiação que ocorre no nosso modelo é ilustrada na figura 2. Após 400 gerações, a única espécie inicial se divide em duas e, a partir daí, novas espécies vão surgindo. Cada espécie é geneticamente isolada das outras. O número total de espécies varia ao longo do tempo, isto é, algumas delas com muitos indivíduos podem se dividir, enquanto que outras com poucos indivíduos podem ser extinguir. Apesar das espécies não serem homoganeamente distribuídas, elas tendem a ocupar diferentes regiões no espaço, com certa sobreposição em suas fronteiras. Os histogramas mostram para cada distribuição espacial a correspondente distribuição no espaço dos genomas.

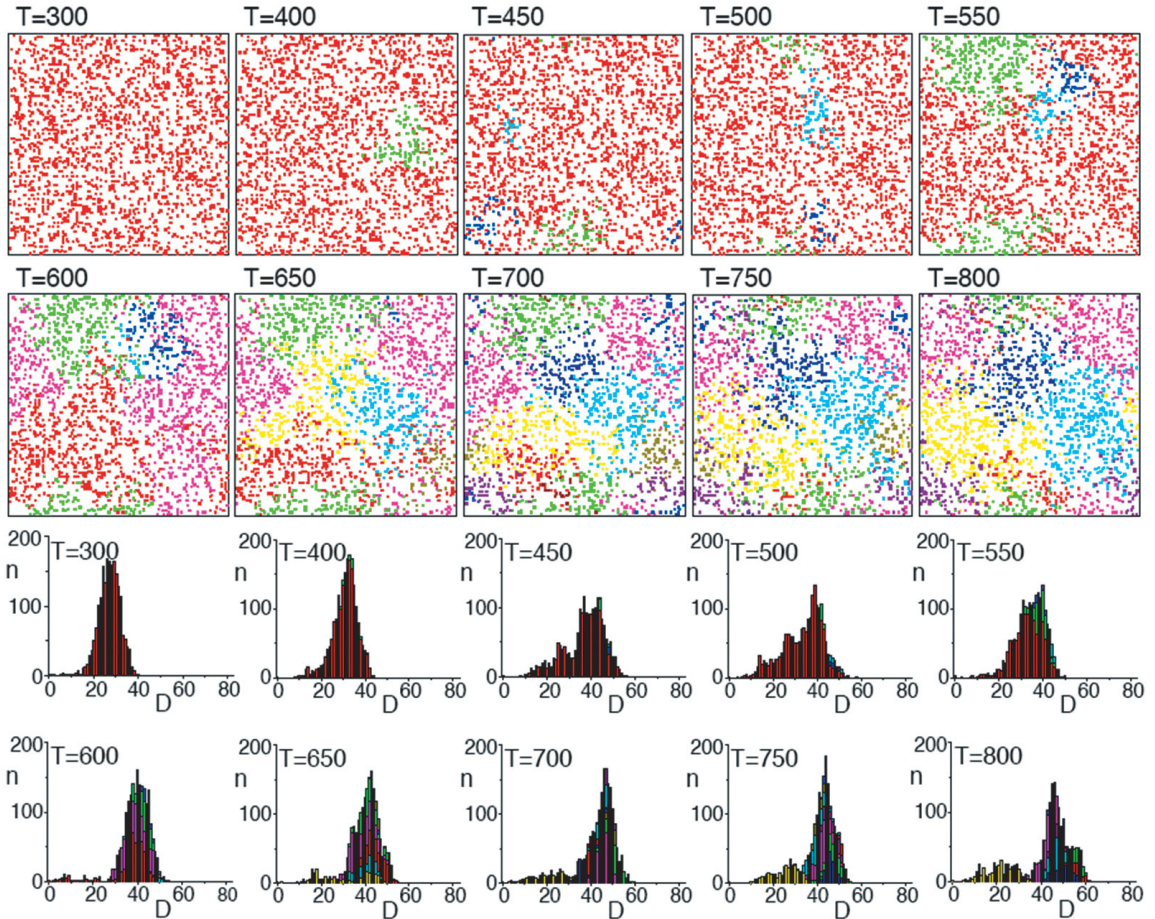


Figura 2: Evolução temporal de uma população para $S=6$ e $G=20$.

⁸ Mais detalhes e comparações podem ser encontradas em AGUIAR, M. A. M. de. *et al. Op. cit.*

⁹ ROSENZWEIG, M. L. Tempo and Mode of Speciation. *Science*, 277:1622-1623, 1997.

¹⁰ D'ARCY, W. E. *Flora of Panama: Checklist and Index*. vols. 1-4. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 1987. Plotted in Ref. 4.
VOLKOV, I.; BANAVAR, J. R.; HUBBELL, S. P. & MARITAN, A. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature*, 450:45, 2007.

Esse modelo de especiação também nos permite obter padrões de abundâncias e diversidade. Nós observamos que os resultados que se verificam nas simulações são consistentes com o que tem sido observado na natureza. Ilustraremos aqui apenas as relações espécie-área (figura 3) e abundância-rank (figura 4).⁸

Na figura 3 apontamos o número de espécies em função da área amostrada em um gráfico log-log para $S=5$ e $G=20$ (pontos pretos, eixos de baixo e à esquerda). Verificamos um comportamento quase linear, característico de varias comunidades ecológicas.⁹ Em vermelho, eixos à direita e acima, ficam evidentes dados de abundância de árvores no Panamá¹⁰ para ilustrar o comportamento típico desse tipo de medida.

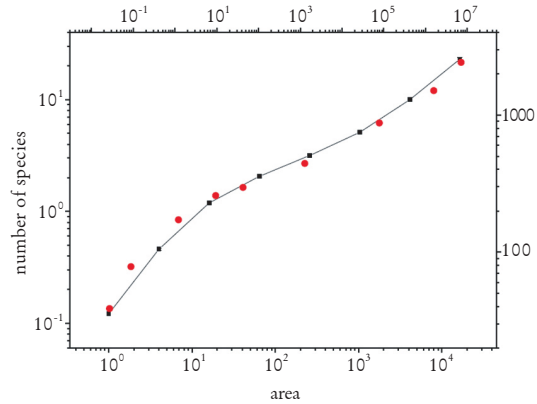


Figura 3: Número de espécies encontradas em função da área amostrada. Nesse caso, a simulação foi feita em uma rede 256 x 256, com 8.000 indivíduos, e $S=5$ e $G=20$ (pontos pretos). Os pontos vermelhos (eixos à direita e acima) são dados empíricos.¹¹

¹¹ D'ARCY, W. E. *Op. cit.*

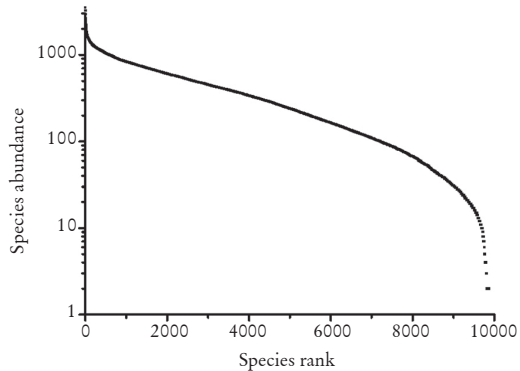


Figura 4: Número de indivíduos em função do rank da espécie (veja texto).

¹² HUBBELL, S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.

Elizabeth M. Baptestini é graduada e doutora em Física. Atualmente realiza pós-doutorado na Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
betinha@ifi.unicamp.br

Marcus A. M. de Aguiar é graduado e doutor em Física, professor de Física na Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, e pesquisador 1B do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).
aguiar@ifi.unicamp.br

Na figura 4 graficamos cada espécie em função de seu *rank*, definido de forma que a espécie mais abundante tem $rank=1$, a segunda espécie mais abundante tem $rank=2$, e assim por diante. A curva em forma de *S* é novamente típica de várias comunidades ecológicas¹² e aparece também em nossas simulações.

Em resumo, procuramos mostrar que o mecanismo de especiação topopátrico leva a distribuições de abundância e diversidade compatíveis com as observadas na natureza. Comparações específicas evidenciam acordo excelente entre o modelo e dados observacionais. Embora o modelo seja neutro, sem seleção natural e sem barreiras geográficas, a presença desses fenômenos pode intensificar ainda mais o processo de especiação; e seus efeitos nas populações estão sob investigação no momento.

AS IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS DA VARIAÇÃO INTRAPOPULACIONAL

*Márcio S. Araújo
Sérgio F. dos Reis*

A teoria ecológica foi construída sob a suposição de que os indivíduos de uma população são ecologicamente equivalentes, possuindo as mesmas probabilidades de sobrevivência e reprodução, interagindo com os mesmos competidores, predadores e parasitas, consumindo os mesmos recursos alimentares. Há crescente evidência empírica, no entanto, de que os indivíduos de uma população podem variar substancialmente em relação a seus atributos ecológicos. Nos últimos anos, modelos ecológicos populacionais e de interações entre espécies têm incorporado diferentes formas de variação ecológica intrapopulacional. Em geral, tal variação estabiliza as dinâmicas ecológicas, aumentando tanto a persistência das populações quanto a coexistência de competidores e predadores (parasitas) e suas presas (hospedeiros). Por um lado, a maioria dos modelos tem caráter eminentemente fenomenológico, o que dificulta a compreensão dos mecanismos subjacentes ao efeito estabilizador desse tipo de variação. Por outro lado, um princípio unificador refere-se ao fato de que a variação ecológica intrapopulacional exerce maior influência nas dinâmicas ecológicas não-lineares do que nas lineares. Cabe então aos empiricistas determinar a forma e a frequência de dinâmicas ecológicas não-lineares em populações naturais, como forma de melhor subsidiar os modelos ecológicos e apontar os sistemas naturais em que se espera que a variação intrapopulacional tenha papel preponderante.

LES IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES DE LA VARIATION DES INDIVIDUS À L'INTÉRIEUR D'UNE POPULATION

La théorie écologique classique a été bâtie sur l'hypothèse selon laquelle les individus d'une population sont écologiquement équivalents, possèdent les mêmes probabilités de survivre et de se reproduire, interagissent avec les mêmes compétiteurs, prédateurs et parasites et consomment les mêmes ressources alimentaires. Il y a cependant aujourd'hui une évidence empirique témoignant que les individus d'une population peuvent varier substantiellement leurs attributs écologiques. Les dernières années, des modèles écologiques de populations aussi bien que d'interactions entre les espèces ont introduit de différentes formes de variation écologique intrapopulation. Celle-ci en général rend stables les dynamiques écologiques, en augmentant aussi bien la persistance des populations que la coexistence des compétiteurs et prédateurs (des parasites) et leurs proies (des hôtes). La plupart des modèles présente d'autre part un caractère éminemment phénoménologique, ce qui rend difficile la compréhension des mécanismes sous-jacents à l'effet stabilisateur de ce type de variation. Le fait que la variation écologique à l'intérieur d'une population exerce une influence plus grande dans les dynamiques écologiques non-linéaires que dans les dynamiques linéaires peut être un principe d'unification. C'est alors aux empiristes de déterminer la forme et la fréquence des dynamiques écologiques non-linéaires dans les populations naturelles, pour perfectionner les modèles écologiques et pour signaler dans quels systèmes naturels on s'attend que la variation des populations puisse jouer un rôle véritablement important.

Introdução

A teoria ecológica clássica, como parte da ecologia matemática, baseia-se na aproximação do campo-médio – um formalismo matemático originado na física teórica.¹ No contexto desse formalismo, supõe-se que o sistema ecológico de interesse é homogêneo, no sentido de que os indivíduos interagem igualmente uns com os outros e com seu ambiente e, portanto, são ecologicamente equivalentes.² Isso significa dizer que na maioria dos modelos ecológicos clássicos existe a suposição implícita de que todos os indivíduos de uma população utilizam-se dos mesmos recursos e interagem com os mesmos competidores, predadores e parasitas.³ Sob essa suposição, portanto, as médias populacionais são adequadas para descrever as dinâmicas ecológicas e evolutivas.⁴ Tomemos como exemplo o modelo de crescimento populacional dependente de densidade⁵

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1)$$

em que N é o tamanho da população, r é a taxa intrínseca de crescimento e K é a capacidade de suporte. Nessa equação, a taxa de crescimento populacional dN/dt é alterada pela simples mudança do tamanho da população, independentemente da sua composição, ou seja, todos os indivíduos têm o mesmo impacto sobre a dinâmica populacional independentemente de sua classe etária, seu sexo ou seu fenótipo. Vale notar que, no caso dos modelos de crescimento populacional, uma importante exceção são os modelos matriciais inicialmente propostos por Leslie⁶, incorporando estrutura etária, e por Williamson⁷ incorporando heterogeneidade entre os sexos. A suposição de homogeneidade ecológica entre os indivíduos de uma população também aparece em modelos de interação entre duas espécies, como por exemplo o modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra⁸

(2a)

(2b)

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{(N_1 + a_{12} N_2)}{K_1} \right) \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{(N_2 + a_{21} N_1)}{K_2} \right)$$

em que N_1 e N_2 representam os tamanhos populacionais das espécies 1 e 2, respectivamente, r_1 e r_2 suas respectivas taxas intrínsecas de crescimento e K_1 e K_2 suas respectivas capacidades de suporte. O grau de interferência competi-

- ¹ DIECKMANN, U. & METZ, J. A. J. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2004.
- ² WEISS, P. Hypothèse du champ moléculaire et propriétés ferromagnétiques. *Journal de Physique*, 6:661-690, 1907.
- ² DURRETT, R. & LEVIN, S. A. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46:363-394, 1994.
- ³ BOLNICK, D. I. *et al.* The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161(1): 1-28, 2003.
- ⁴ PASCUAL, M. Computational Ecology: From the Complex to the Simple and Back. *PLoS Computational Biology*, 1(2):101-105, 2005.
- PASCUAL, M. & LEVIN, S. A. From individuals to population densities: searching for the intermediate scale of non-trivial determinism. *Ecology*, 80:2225-2236, 1997.
- ⁵ ROUGHGARDEN, J. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. New York: Macmillan, 1979.
- ⁶ LESLIE, P. H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3):183-212, 1945.
- LESLIE, P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35(3-4):213-245, 1948.
- ⁷ WILLIAMSON, M. H. Some extensions in the use of matrices in population theory. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 21:13-17, 1959.
- ⁸ ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

⁹ ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

¹⁰ BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*

¹¹ BRECKLING, B.; MIDDELHOF, U. & REUTER, H. Individual-based models as tools for ecological theory and application: Understanding the emergence of organizational properties in ecological systems. *Ecological Modelling*, 194:102-113, 2006.

¹² WERNER, E. E. & GILLIAM, J. F. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 15:393-425, 1984. POLIS, G. A. Age structure component of niche width and intra-specific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, 123(4): 541-564, 1984.

¹³ SLATKIN, M. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38(3):622-630, 1984.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4):419-461, 1989.

¹⁴ SKÚLASON, S. & SMITH, T. B. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(9):366-370, 1995.

SMITH, T. B. & SKÚLASON, S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27:111-113, 1996.

¹⁵ BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*

¹⁶ TEBBICH, S. *et al.* Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *Condor*, 106:95-105, 2004.

MARTINS, E. G. *et al.* Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica*, 40(1):132-135, 2008.

va exercido pela espécie 1 sobre a espécie 2 é modelado por a_{21} enquanto que o grau de interferência competitiva de 2 sobre 1 é dado por a_{12} . É importante notar que qualquer aumento no tamanho de 1 tem o mesmo impacto sobre 2 (equação 2b), independente de qual(is) classe(s) de indivíduos (por exemplo, idade, sexo, fenótipo) é mais abundante em 1 – o mesmo vale para o efeito de 2 sobre 1. Na mesma linha, no modelo presa-predador de Lotka-Volterra⁹

$$\frac{dN}{dt} = rN - CNP \quad (3a) \qquad \frac{dP}{dt} = -mP + gCNP \quad (3b)$$

em que N é o número de presas, P o número de predadores, r é a taxa intrínseca de crescimento da presa, C é uma constante que mede a taxa de captura da presa pelo predador quando estes se encontram – a taxa de encontro é dada pelo produto NP – e g é a eficiência de conversão de presas em novos predadores, podemos notar que todas as presas são igualmente suscetíveis ao predador (equação 3a) e todos os predadores são igualmente beneficiados pelo número de presas (equação 3b).

Essa simplificação, inerente à modelagem matemática dos fenômenos naturais em geral e, conseqüentemente, dos fenômenos ecológicos em particular, tem, no entanto, convivido com a percepção de que os indivíduos que constituem as populações naturais podem apresentar variação ecológica substancial.¹⁰ Essa variação intrapopulacional pode emergir em diferentes escalas de complexidade de organização – desde indivíduos até agregados de indivíduos.¹¹ Fatores endógenos óbvios que podem gerar esse tipo de variação incluem mudanças ontogenéticas no nicho ecológico, em que jovens e adultos consomem recursos diferentes¹², o sexo, em que machos e fêmeas, em função de diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais, em muitos casos relacionadas à reprodução, consomem recursos distintos¹³ e classes fenotípicas discretas, em que as populações apresentam morfotipos que consomem recursos diferentes¹⁴. Um tipo de variação menos óbvio, porém igualmente importante, refere-se ao caso em que os indivíduos de uma população apresentam variação em seus nichos que não pode ser atribuída nem a sua classe etária, nem ao seu sexo, nem a qualquer tipo de descontinuidade fenotípica, fenômeno este recentemente definido como “especialização individual”¹⁵ (figura 1). Vale notar que fatores exógenos relativos ao ambiente em que os organismos vivem podem interagir de maneira complexa com os fatores endógenos para gerar variação ecológica intrapopulacional.¹⁶

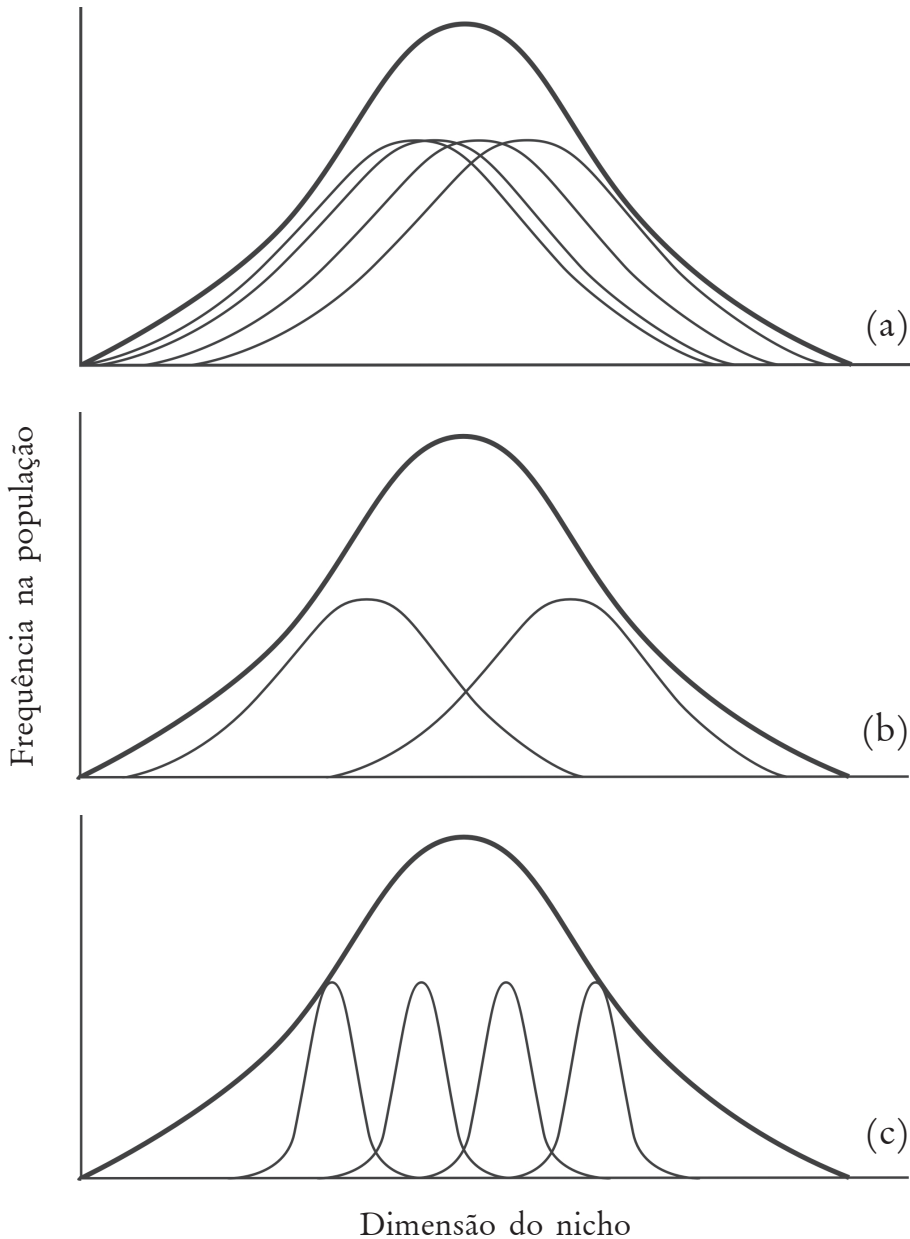


Figura 1: Diagrama esquemático que mostra como os indivíduos podem dividir o nicho populacional (curva grossa). (a) ausência de variação intrapopulacional: os nichos individuais (curvas finas) se sobrepõem amplamente ao nicho populacional. (b) a população é formada por dois grupos de indivíduos, cada grupo especializado em uma porção do nicho populacional; esses grupos podem corresponder a classes etárias, sexos ou classes fenotípicas discretas. (c) especialização individual: a variação intrapopulacional se dá no nível do indivíduo. Populações naturais podem apresentar uma mistura desses três casos idealizados. As curvas Gaussianas usadas aqui podem ser maus descritores dos nichos de algumas populações naturais, mas servem para ilustrar o conceito de variação intrapopulacional.

Apesar de relativamente negligenciada pela teoria ecológica, a variação ecológica intrapopulacional, em suas diferentes formas, é um fenômeno comum na natureza, presente em um grande número de espécies de vertebrados e invertebrados.¹⁷ Esse fato, por sua vez, nos coloca diante da seguinte questão: a variação intrapopulacional de atributos ecológicos pode alterar qualitativa ou quantitativamente as dinâmicas ecológicas de populações e comunidades ou esse nível adicional de complexidade pode ser ignorado pela teoria ecológica? O objetivo deste artigo é revisar a literatura existente sobre o efeito da variação ecológica intrapopulacional sobre as dinâmicas ecológicas populacional, de comunidades e de ecossistemas, na tentativa de responder essa questão.

Implicações ecológicas

Nos últimos vinte anos, modelos envolvendo uma ou mais espécies têm investigado o efeito da incorporação da variação intrapopulacional em parâmetros ecológicos nas dinâmicas ecológicas. Abaixo, apresentamos esses modelos e seus principais resultados.

Modelos populacionais

Nesta categoria de modelos, as dinâmicas ecológicas de populações manifestando algum tipo de variação ecológica intrapopulacional são comparadas às dinâmicas dos mesmos modelos em que não há esse tipo de variação (tabela 1). Todos os modelos analisados nesta categoria são discretos, ou seja, os indivíduos se reproduzem em intervalos discretos, e, portanto, o tamanho populacional no tempo $t+1$, N_{t+1} , é função do tamanho populacional no tempo t , N_t . Além disso, existe uma predominância de modelos analíticos nesta categoria de modelos (tabela 1).

Um subconjunto desses modelos investiga o efeito da variação individual nas probabilidades de sobrevivência e fecundidade no tempo t sobre a variância do tamanho populacional no tempo $t+1$, $S^2_{N_{t+1}}$.¹⁸ A importância desses modelos reside no fato de que $S^2_{N_{t+1}}$ é na verdade uma medida indireta do risco de extinção da população, especialmente em se tratando de populações pequenas. Isso se deve ao fato de que em populações pequenas N está relativamente próximo de zero e, portanto, maiores valores de $S^2_{N_{t+1}}$ implicam maior risco de extinção. Uma série desses modelos concluiu que se existe variação não-aleatória nos parâ-

¹⁷ BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*
WERNER, E. E. & GILLIAM, J. F. *Op. cit.*
SHINE, R. *Op. cit.*
SMITH, T. B. & SKÚLASON, S. *Op. cit.*

¹⁸ CONNER, M. M. & WHITE, G. C. Effects of individual heterogeneity in estimating the persistence of small populations. *Natural Resource Modeling*, 12(1):109-127, 1999.
FOX, G. A. Extinction risk of heterogeneous populations. *Ecology*, 86(5):1191-1198, 2005.
FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology*, 83(7):1928-1934, 2002.
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation and demographic stochasticity. *Conservation Biology*, 17(4):1170-1172, 2003.
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and reduced demographic stochasticity. *Conservation Biology*, 16(1):109-116, 2002.
VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *American Naturalist*, 171(4):455-467, 2008.
MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature*, 454:100-103, 2008.

- metros demográficos individuais, $s^2_{N_{t+1}}$ é sempre reduzida, diminuindo portanto o risco de extinção das populações.¹⁹ Esses resultados são corroborados pelo modelo numérico de Conner & White²⁰ que, usando uma medida de persistência das populações (tabela 1), concluíram que a variação intrapopulacional aumenta a persistência populacional. Neste modelo, no entanto, a variação individual nos parâmetros demográficos é estocástica, o que contradiz em parte os resultados dos modelos anteriores. Dois outros modelos nessa categoria parecem contradizer ainda mais esses resultados, um deles parcialmente²¹, o outro de forma completa²². O modelo matricial de Vindenes *et al.*²³ concluiu que a variação individual não-aleatória nos parâmetros demográficos pode aumentar ou diminuir $s^2_{N_{t+1}}$, dependendo dos valores dos parâmetros usados. Além disso, os autores observaram que se não existe variação individual de fecundidade, a variação das probabilidades de sobrevivência não tem nenhum efeito sobre $s^2_{N_{t+1}}$. Melbourne & Hastings²⁴, por sua vez, usando um modelo estocástico de Ricker, concluíram que a variação não-aleatória nos parâmetros demográficos na verdade aumenta $s^2_{N_{t+1}}$. Esses autores também apresentam resultados empíricos envolvendo um experimento com besouros da espécie *Tribolium castaneum*, corroborando seus resultados teóricos.
- Dois outros modelos, um analítico²⁵ e outro numérico²⁶, analisaram o efeito da variação intrapopulacional na sensibilidade à dependência de densidade (sensibilidade à competição intraespecífica) sobre a estabilidade populacional (tabela 1). Uma diferença importante entre os dois modelos é que no primeiro a diferença se dá no nível individual, enquanto que no segundo existe variação entre coortes, em que os indivíduos de uma mesma coorte são idênticos. No modelo de Doebeli & de Jong²⁷ a base da variação é genética, enquanto que no de Lindström & Kokko²⁸ a diferença entre as coortes é determinada pelo seu ano de nascimento (efeito da coorte). Ambos os modelos usam a mesma função não-linear para modelar a dependência de densidade.²⁹ Uma característica dos modelos populacionais que usam essa função é que eles são intrinsecamente instáveis – vale notar que neste caso a instabilidade é determinística –, e tanto a variação individual quanto a variação entre coortes estabilizam a dinâmica populacional desses modelos.³⁰ Se a inclinação da função diminui o suficiente, no entanto, tornando-a mais achatada (mais “linear”), existe uma mudança qualitativa no modelo: ele se torna intrinsecamente estável.
- ¹⁹ FOX, G. A. Extinction risk of heterogeneous populations. *Op. cit.*
 FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*
 KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*
 KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*
- ²⁰ CONNER, M. M. & WHITE, G. C. *Op. cit.*
- ²¹ VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
- ²² MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*
- ²³ VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
- ²⁴ MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*
- ²⁵ DOEBELI, M. & DE JONG, G. Genetic variability in sensitivity to population density affects the dynamics of simple ecological models. *Theoretical Population Biology*, 55:37-52, 1999.
- ²⁶ LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters*, 5:338-344, 2002.
- ²⁷ DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*
- ²⁸ LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*
- ²⁹ MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. The stability of predator-prey systems. *Ecology*, 54:384-391, 1973.
- ³⁰ DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*
 LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

Tabela 1: Sumário dos modelos avaliados no presente artigo. C: competição interespecífica; PP: presa-predador; PH: parasita-hospedeiro; N: tamanho populacional.

Escala de organização biológica	Tipo de modelo	Variação intrapopulacional	Variável resposta	Efeito da variação intrapopulacional	Referências
Populacional	Analítico, discreto	Parâmetros demográficos ^a	Variância demográfica ^b ($S^2_{N_{t+1}}$)	Diminuição de $S^2_{N_{t+1}}$	Fox & Kendall, 2002 Kendall & Fox, 2002, 2003 Fox, 2005
Populacional	Númerico, discreto	Parâmetros demográficos	Persistência das populações ^c	Aumento da persistência	Conner & White, 1999
Populacional	Analítico, discreto, matricial	Parâmetros demográficos	Variância demográfica ($S^2_{N_{t+1}}$)	Diminuição, aumento ou nenhum efeito sobre $S^2_{N_{t+1}}$	Vindenes <i>et al.</i> , 2008
Populacional	Analítico, discreto	Parâmetros demográficos	Variância demográfica ($S^2_{N_{t+1}}$)	Aumento de $S^2_{N_{t+1}}$	Melbourne & Hastings, 2008
Populacional	Analítico, discreto	Sensibilidade à dependência de densidade	Estabilidade do tamanho populacional	Maior estabilidade	Doebeli & de Jong, 1999
Populacional	Númerico, discreto	Sensibilidade à dependência de densidade ^d	Estabilidade do tamanho populacional	Maior ou menor estabilidade	Lindstrom & Kokko, 2002
Populacional	Analítico, discreto	Tempo de maturação ^e	Estabilidade do tamanho populacional	Maior ou menor estabilidade	Filin & Ovadia, 2007
Populacional	Analítico, discreto	Taxa de consumo dos recursos	Estabilidade do tamanho populacional	Maior estabilidade	Lomnicki, 1980
Populacional	Númerico, discreto	Taxa de consumo dos recursos	Tempo até extinção da população	Aumento do tempo até extinção	Uchmanski, 2000
Duas espécies (C)	Númerico, discreto	Sensibilidade à competição intra e interespecífica	Coexistência	Facilita coexistência	Begon & Wall, 1987
Duas espécies (C)	IBM ^f , discreto, espacialmente explícito	Sensibilidade à competição intra e interespecífica	Coexistência	Facilita coexistência	Lankau, 2009
Duas espécies (C)	Númerico, discreto	Componente BPC ^g do nicho populacional	Coexistência	Facilita coexistência	Taper & Case, 1985
Duas espécies (PP, PH)	Númerico, discreto	Susceptibilidade dos hospedeiros e habilidade competitiva das presas	Estabilidade, coexistência	Aumenta a estabilidade e facilita coexistência	Doebeli & Koella, 1994
Duas espécies (PH)	Analítico, contínuo	Susceptibilidade ao parasita	Estabilidade	Aumenta a estabilidade do parasita	Dye & Hasibeder, 1986
Duas espécies (PP, PH)	Analítico, contínuo	Taxa de ataque do predador	Coexistência	Facilita coexistência	Okuyama, 2008
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Taxa de ataque do predador	Estabilidade, coexistência	Facilita coexistência	Maynard Smith & Slatkin, 1973
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Taxa de ataque do predador	Coexistência	Facilita coexistência	Doebeli, 1997
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Fecundidade da presa e susceptibilidade ao predador	Tamanho populacional da presa	Aumento do tamanho populacional	Hartt & Haefner, 1998
Duas espécies (PP)	Analítico, contínuo	Taxa de ataque do predador	Estabilidade	Aumenta a estabilidade	Saloniemi, 1993
Comunidade	Númerico, discreto, espacialmente explícito	Diferentes genótipos ^h	Riqueza da comunidade, tempo até extinção de 10% das espécies	Aumento do tempo de extinção, promovendo coexistência	Vellend, 2006
Comunidade	Númerico, discreto, espacialmente explícito	Tamanho dos indivíduos (herbívoros)	Abundância das plantas	Aumento da abundância das plantas	Ovadia <i>et al.</i> , 2007
Comunidade/Ecosistema	IBM, discreto, espacialmente explícito	Diferentes genótipos ⁱ	Produtividade primária	Aumento da produtividade primária	Patchespky <i>et al.</i> , 2007

a: probabilidade de sobrevivência e fecundidade de cada indivíduo. **b:** variância do tamanho populacional N na geração seguinte. **c:** as populações foram simuladas por 100 gerações; a persistência é medida pela proporção de populações sobreviventes após 100 gerações. **d:** neste caso a variação não é individual, mas entre diferentes coortes; os indivíduos de uma mesma coorte são idênticos. **e:** tempo desde o nascimento até a maturidade sexual (início da atividade reprodutiva); dependente do tamanho ao nascer, que varia entre os indivíduos. **f:** “individual-based model”. **g:** “between-phenotype component”; corresponde ao componente da variação no nicho populacional devido à variação entre os fenótipos da população. **h:** cada genótipo explora uma região específica do eixo de recursos. **i:** os genótipos diferem em características fisiológicas relacionadas à taxa de absorção e capacidade de armazenamento de nutrientes.

Sendo assim, toda a instabilidade da dinâmica se deve à estocasticidade ambiental (por exemplo, variação nas condições ambientais entre anos sucessivos³¹) – ou seja, a instabilidade da dinâmica deixa de ser determinística e passa a ser estocástica. Uma consequência disso é que o efeito da variação entre coortes também sofre uma mudança qualitativa, a qual passa a desestabilizar a dinâmica populacional ao potencializar o efeito da estocasticidade ambiental³². Esses resultados parecem contradizer os resultados observados por Filin & Ovadia³³, em que a variação individual no tempo de maturação dos indivíduos desestabiliza a dinâmica populacional no modelo determinístico, mas a estabiliza no modelo estocástico. Vale notar que Filin & Ovadia³⁴ também usaram uma função não-linear (modelo de Ricker) para modelar a dependência de densidade, ainda que diferente da função usada por Doebeli & de Jong³⁵ e Lindström & Kokko³⁶, o que indica que os resultados observados dependem do modelo escolhido.

Finalmente, dois modelos, um analítico e outro numérico, investigando o efeito da variação individual na taxa de consumo dos recursos³⁷, concluíram que a variação individual estabiliza as dinâmicas populacionais e promove sua persistência ao longo do tempo (tabela 1). Um resultado importante observado por Uchmanski³⁸ reside no fato de que a relação entre o grau de variação individual e os tempos até a extinção não é monotônica: a persistência das populações é maximizada para graus intermediários de variação individual.

Modelos de competição interespecífica

Existem poucos modelos na literatura investigando o efeito da variabilidade ecológica intrapopulacional sobre a dinâmica competitiva entre duas espécies (tabela 1). Apesar do pequeno número, os modelos disponíveis convergem para um mesmo resultado geral: a variação intrapopulacional facilita a coexistência entre espécies competidoras. Todos os modelos nesta categoria são numéricos e, como no caso dos modelos populacionais, discretos.

Dois desses modelos investigam o efeito da variação entre fenótipos³⁹ ou genótipos⁴⁰ no grau de sensibilidade aos efeitos da competição intra e interespecífica. O modelo de Begon & Wall⁴¹ usa a equação de Lotka-Volterra, e, na ausência de variação intrapopulacional, o competidor superior exclui o inferior em todos os casos, enquanto que se há variação as espécies podem coexistir. Resultados seme-

³¹ Conforme LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

³² LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

³³ FILIN, I. & OVADIA, O. Individual size variation and population stability in a seasonal environment: a discrete-time model and its calibration using grasshoppers. *American Naturalist*, 170(5):719-733, 2007.

³⁴ FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

³⁵ DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*

³⁶ LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

³⁷ LOMNICKI, A. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 35(2):185-193, 1980.

UCHMANSKI, J. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, 90(3): 539-548, 2000.

³⁸ UCHMANSKI, J. *Op. cit.*

³⁹ BEGON, M. & WALL, R. Individual variation and competitor coexistence: a model. *Functional Ecology*, 1(3):237-241, 1987.

⁴⁰ LANKAU, R. A. Genetic Variation Promotes Long-Term Coexistence of *Brassica nigra* and Its Competitors. *American Naturalist*, 174(2):E40-E53, 2009.

⁴¹ BEGON, M. & WALL, R. *Op. cit.*

⁴² LANKAU, R. A. *Op. cit.*

⁴³ TAPER, M. L. & CASE, T. J. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, 66(2):355-371, 1985.

⁴⁴ DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. Sex and Population Dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 257(1348):17-23, 1994.

DYE, C. & HASIBEDER, G. Population dynamics of mosquito-borne disease: effects of flies which bite some people more frequently than others. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 80:69-77, 1986.

HARTT, L. & HAEFNER, J. W. How Phenotypic Variation and Life History Trait Correlation Enhance Mean Fitness in Prey Populations. *Theoretical Population Biology*, 54:50-61, 1998.

⁴⁵ MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. *Op. cit.*

OKUYAMA, T. Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecological Research*, 23:665-671, 2008.

DOEBELI, M. Genetic variation and the persistence of predator-prey interactions in the Nicholson-Bailey model. *Journal of Theoretical Biology*, 188(1):109-120, 1997.

SALONIEMI, I. A Coevolutionary Predator-Prey Model with Quantitative Characters. *American Naturalist*, 141(6): 880-896, 1993.

⁴⁶ MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. *Op. cit.*

DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. *Op. cit.*

DYE, C. & HASIBEDER, G. *Op. cit.*

OKUYAMA, T. *Op. cit.*

DOEBELI, M. *Op. cit.*

SALONIEMI, I. *Op. cit.*

⁴⁷ HARTT, L. & HAEFNER, J. W. *Op. cit.*

⁴⁸ ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

lhantes foram obtidos por Lankau⁴², em que a variabilidade intrapopulacional ampliou o espaço paramétrico no qual os competidores coexistem. Em um outro modelo, os fenótipos que compõem a população diferem nos seus nichos.⁴³ Esse modelo não investiga diretamente a coexistência das espécies competidoras, mas sim a sua capacidade de se diferenciarem, como forma de mitigar os efeitos da competição (deslocamento de caracteres), o que, por sua vez, facilita sua coexistência. Um importante resultado do modelo é que a ocorrência de variação interindividual no uso dos recursos torna as interações competitivas dependentes de frequência, facilitando o deslocamento de caracteres e, conseqüentemente, a coexistência entre as espécies.

Modelos presa-predador e parasita-hospedeiro

Por uma questão de simplicidade, usaremos os termos “presa” para nos referirmos tanto a presas quanto a hospedeiros e o termo “predador” para nos referirmos a predadores e parasitas. Parece haver equilíbrio entre as abordagens analíticas e numéricas nessa categoria de modelos (tabela 1). Como no caso dos modelos de competição interespecífica, a variabilidade ecológica nas presas e/ou predadores ou em ambos tende a estabilizar as dinâmicas das populações de presas e predadores e promover a sua coexistência (tabela 1).

Alguns dos estudos investigam o efeito da variação intrapopulacional na susceptibilidade das presas aos seus predadores⁴⁴, enquanto que outros modelam a variação nas taxas de ataque na população de predadores⁴⁵. Apesar de parecerem diferentes, essas duas abordagens, na verdade, revelam efeito semelhante, qual seja o de criar “refúgios” para as presas – seja pela habilidade de alguns indivíduos em escapar dos seus predadores, seja pela ineficiência de alguns indivíduos em capturar suas presas – e dessa forma estabilizar a dinâmica da interação.⁴⁶ Outros efeitos possíveis incluem ainda o aumento do tamanho populacional da presa no equilíbrio⁴⁷, o que pode ter implicações para a sua persistência ao longo do tempo, diminuindo seu risco de extinção. Além disso, modelos presa-predador clássicos (por exemplo, Rosenzweig-MacArthur, Nicholson-Bailey, Lotka-Volterra) apresentam uma dinâmica conhecida na literatura ecológica como “paradoxo do enriquecimento”, em que o aumento da capacidade de suporte da presa (enriquecimento do sistema) leva à extinção da presa e do seu predador.⁴⁸ O enriquecimento do sistema nesses casos leva à formação de ciclos-limite de amplitudes cada vez maiores, causando a

⁴⁹ OKUYAMA, T. *Op. cit.*

⁵⁰ DOEBELI, M. *Op. cit.*

⁵¹ DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. *Op. cit.*

extinção da presa e, como consequência, a do predador. Nos modelos de Okuyama⁴⁹, que usa a equação de Rosenzweig-MacArthur, e de Doebeli⁵⁰, que usa a equação de Nicholson-Bailey, a variação nas taxas de ataque do predador diminui sensivelmente a amplitude dos ciclos-limite, promovendo a coexistência entre presa e predador em uma ampla região do espaço paramétrico, que inclui valores extremos de enriquecimento. Finalmente, o modelo presa-predador de Doebeli & Koella⁵¹ é, na verdade, um híbrido de modelo presa-predador e de competição interespecífica. Duas presas competem por recursos e compartilham um predador. Uma das espécies de presa é competitivamente superior, e, no caso mais simples, na ausência de variação ecológica intrapopulacional, a condição para coexistência entre as presas é a de que o predador ataque preferencialmente o competidor superior. A inclusão de variação na habilidade competitiva entre os indivíduos que compõem as populações competidoras, no entanto, não só estabiliza as suas dinâmicas populacionais, como também promove sua coexistência, mesmo em face de altos níveis de competição.

Comunidades e ecossistemas

Apenas três estudos investigaram os efeitos da variação ecológica intrapopulacional sobre atributos de comunidades e ecossistemas. O modelo de Vellend⁵² investiga o efeito da variação intrapopulacional sobre a coexistência de 50 espécies que competem por recursos. No modelo, que utiliza a equação de Lotka-Volterra, cada espécie é composta de um ou mais genótipos que se reproduzem clonalmente. O principal resultado do modelo é que o crescimento do número de genótipos dentro de cada espécie aumenta os seus tempos de extinção, promovendo a coexistência entre as espécies competidoras e, portanto, maior riqueza da comunidade. Pachepsky *et al.*⁵³ recorrem a uma abordagem semelhante, em que uma espécie de planta possui diferentes genótipos que diferem em atributos fisiológicos relacionados à absorção e ao armazenamento de nutrientes e que também se reproduzem clonalmente. O aumento da diversidade de genótipos leva ao aumento da produtividade primária, um atributo do ecossistema. É importante notar que em ambos os modelos os conceitos de genótipo e espécie se confundem pelo fato de que os genótipos se reproduzem clonalmente. Em ambos os modelos, cada genótipo pode ser visto como uma espécie que se reproduz assexuadamente, e, portanto, seria incorreto falar em variação intrapopu-

⁵² VELLEND, M. The Consequences of Genetic Diversity in Competitive Communities. *Ecology*, 87(2):304-311, 2006.

⁵³ PACHEPSKY, E. *et al.* Consequences of intraspecific variation for the structure and function of ecological communities part 2: linking diversity and function. *Ecological Modelling*, 207:277-285, 2007.

⁵⁴ OVADIA, O. *et al.* Consequences of body size variation among herbivores on the strength of plant-herbivore interactions in a seasonal environment. *Ecological Modelling*, 206:119-130, 2007.

⁵⁵ CONNER, M. M. & WHITE, G. C. *Op. cit.*
FOX, G. A. *Op. cit.*
FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*
DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*
LOMNICKI, A. *Op. cit.*
UCHMANSKI, J. *Op. cit.*

⁵⁶ VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*
FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

⁵⁷ AGASHE, D. The stabilizing effect of intraspecific genetic variation on population dynamics in novel and ancestral habitats. *American Naturalist*, 174(2):255-267, 2009.

⁵⁸ VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*
FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

⁵⁹ MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*

⁶⁰ DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*

⁶¹ LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

⁶² LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

⁶³ FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

⁶⁴ FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

lacional nesses casos. Finalmente, o modelo tritrófico de Ovadia *et al.*⁵⁴ é composto de duas espécies de plantas, um herbívoro e seu predador. O impacto dos herbívoros sobre as plantas é diretamente proporcional ao seu tamanho corpóreo. Os autores observaram que o aumento da variação intrapopulacional no tamanho corpóreo dos herbívoros resulta em menor impacto sobre as plantas, favorecendo sua abundância.

Discussão

Os modelos aqui analisados parecem indicar que a variação ecológica intrapopulacional interfere de forma substancial nas dinâmicas ecológicas, no nível das populações, comunidades e ecossistemas. Isso indica que essa variação ecológica precisa ser incorporada à teoria ecológica, com o objetivo de aumentar seu poder preditivo. No caso dos modelos populacionais, em oito dos doze modelos analisados a variação intrapopulacional estabilizou as dinâmicas populacionais, diminuindo o risco de extinção das populações⁵⁵, sendo também esse um dos possíveis resultados em outros três modelos⁵⁶. Essa tendência à estabilização foi recentemente confirmada em um experimento demonstrando que maior variabilidade genética promove maior estabilidade e persistência em populações de besouros *Tribolium castaneum*.⁵⁷ A desestabilização das dinâmicas populacionais ou um maior risco de extinção também foram resultados observados⁵⁸; e, em um dos modelos foi o único resultado encontrado⁵⁹. Neste último, as expectativas teóricas são corroboradas por dados experimentais que também usam o besouro *T. castaneum* como sistema empírico. Essa contradição nos resultados dos diversos modelos pode ser um reflexo das diferentes abordagens utilizadas. Por exemplo, Doebeli & de Jong⁶⁰ e Lindstrom & Kokko⁶¹ utilizaram a mesma função não-linear para modelar a dependência de densidade, e em ambos os estudos a variação intrapopulacional estabilizou a dinâmica quando esta era determinística. Quando a dinâmica populacional era estocástica, a variação intrapopulacional a desestabilizou.⁶² Tal conclusão contradiz os resultados de Filin & Ovadia⁶³, em cujo modelo a variação intrapopulacional na verdade estabiliza a dinâmica estocástica e desestabiliza a determinística. Filin & Ovadia⁶⁴, no entanto, recorreram a uma outra função para modelar a dependência de densidade (função de Ricker), o que pode ter sido a causa da disparidade. Essa aparente contradição sugere que, pelo menos no caso dos modelos populacionais,

os resultados são subordinados aos modelos de referência, restringindo seu grau de generalidade.

Já os modelos envolvendo duas ou mais espécies parecem todos convergir para o mesmo resultado: a variação intrapopulacional tende a estabilizar as dinâmicas ecológicas, promovendo a coexistência das espécies sob condições em que elas não coexistiriam caso não houvesse a variação. Esse é um resultado importante, pois indica que a variação ecológica intrapopulacional pode ser um mecanismo mantenedor da diversidade biológica negligenciado pela teoria ecológica em geral. Um mecanismo que parece unificar os resultados dos modelos de interações entre espécies refere-se à criação de “refúgios” na presença de variação intrapopulacional. No caso de espécies competidoras, a variação intrapopulacional no grau de interferência competitiva entre os indivíduos das espécies competidoras acaba por mitigar o impacto do competidor superior sobre o inferior. O mesmo princípio se aplica às interações presa-predador: uma variação na eficiência com que os indivíduos na população do predador consomem suas presas – fato devido à variação intrapopulacional no predador, nas suas presas ou em ambos – promove a criação de refúgios para a presa, estabilizando a interação. Essa idéia, na verdade, não é nova e vem sendo explorada pelo menos desde os trabalhos clássicos de Ruffaker⁶⁵ envolvendo ácaros, em que a coexistência constatada entre predador e presa foi possibilitada pela presença de refúgios no espaço. Trabalhos teóricos recentes⁶⁶ corroboram a tese. Um outro possível mecanismo refere-se ao desacoplamento entre os ciclos de vida do parasita e de seu hospedeiro, causado pela variação intrapopulacional de uma das espécies ou de ambas. Por exemplo, um experimento recente demonstrou que a variação individual na duração do período de desenvolvimento de *Callosobruchus chinensis* dessincroniza as dinâmicas populacionais do besouro e de sua vespa parasitóide, *Heterospilus prosopidis*, criando um refúgio temporal para o hospedeiro e permitindo a coexistência entre as duas espécies.⁶⁷

Um princípio geral que parece emergir dos diferentes modelos analisados diz respeito à interação entre a variação ecológica intrapopulacional e a não-linearidade dos atributos ecológicos das populações e de suas interações. Os modelos parecem indicar que, se existe não-linearidade, a variação ecológica intrapopulacional exerce impacto importante sobre as dinâmicas ecológicas. É nesses casos também que o uso de médias para descrever as populações geram previsões inacuradas sobre as dinâmicas ecológicas. Esse

⁶⁵ HUFFAKER, C. B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27:343-383, 1958. HUFFAKER, C. B.; SHEA, K. P. & HERMAN, S. G. Experimental studies on predation: complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction. *Hilgardia*, 34:305-330, 1963.

⁶⁶ HASSEL, M. P. *et al.* The Persistence of Host-Parasitoid Associations in Patchy Environments. I. A General Criterion. *American Naturalist*, 138(3):568-583, 1991. SCHREIBER, S. J. *et al.* Dancing between the devil and deep blue sea: the stabilizing effect of enemy-free and victimless sinks. *Oikos*, 113:67-81, 2006.

⁶⁷ IMURA, D.; TOQUENAGA, Y. & FUJII, K. Genetic variation can promote system persistence in an experimental host-parasitoid system. *Population Ecology*, 45: 205-212, 2003.

⁶⁸ JENSEN, J. L. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Mathematica*, 30:175-193, 1906.

⁶⁹ SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2:369-404, 1971.

⁷⁰ OKUYAMA, T. *Op. cit.*

⁷¹ OVADIA, O. *et al. Op. cit.*

resultado é consequência de uma relação matemática conhecida como a “desigualdade de Jensen”⁶⁸, segundo a qual, se uma função $f(x)$ possui derivada segunda diferente de zero – ou seja, se ela é não-linear –, a esperança da função é diferente da função calculada na esperança. Em termos matemáticos, a desigualdade de Jensen pode ser formulada como $E[f(x)] \neq f(E[x])$ se $f''(x) \neq 0$. Tomemos como exemplo ilustrativo um herbívoro cuja população apresenta variação comportamental no esforço de forrageamento (tempo despendido forrageando), de forma que existem indivíduos que despendem muito tempo nessa tarefa (e têm alta taxa de consumo de recursos) e outros que despendem pouco tempo na mesma ação (e têm baixa taxa de consumo de recursos). Tal polimorfismo pode se manter em populações naturais se existe um *trade-off* entre esforço de forrageio e risco de predação, em que os indivíduos que apresentam alto esforço são mais predados do que os que apresentam pouco esforço.⁶⁹ Suponhamos que a taxa de consumo de recursos pelo herbívoro, C , é uma função não-linear do esforço de forrageamento, de forma que $C = f(e)$. Suponhamos ainda que $f(e)$ é côncava para baixo ($f'' < 0$), uma situação análoga a uma resposta funcional do tipo II⁷⁰. Finalmente, suponhamos que a distribuição de e na população de herbívoros é Normal com variância s^2 , ou seja, $e \sim N(m, s^2)$. Estamos interessados em estimar o impacto da população de herbívoros sobre a população de plantas, ou seja, $E[f(e)]$. É possível demonstrar matematicamente que, neste caso, $E[f(e)] \approx f(E[e]) + s^2(f''(E[e])/2)$.⁷¹ Essa equação diz que a esperança da função corresponde à função da esperança somada a um termo que inclui a variância de e e a derivada segunda da função calculada na sua média. Vale chamar atenção para dois pontos importantes. O primeiro deles é que fica claro que, se a função é linear, $f''(E[e]) = 0$, e, portanto, a esperança da função equivale à função da esperança. Nesse caso, a variância intrapopulacional pode ser ignorada. Em segundo lugar, o sinal do termo que se adiciona a $f(E[e])$ depende do sinal de $f''(e)$ e, portanto, da concavidade da função. No nosso exemplo, $f'' < 0$ o que significa que o termo é negativo. Portanto, $E[f(e)] < f(E[e])$, o que vale dizer que, ao ignorarmos a variância de e , estamos superestimando o impacto da população de herbívoros sobre a população de plantas. Esse resultado se integra à idéia dos refúgios promovidos pela variação ecológica intrapopulacional: neste caso, a presença de variação nos herbívoros os torna menos eficientes na exploração do seu recurso, permitindo a persistência da população de plantas.

Da mesma maneira, se a concavidade da função é positiva, o efeito da variação ecológica intrapopulacional será o inverso. Esse fato pode ajudar a explicar os resultados aparentemente contraditórios de alguns dos modelos populacionais analisados, se estes usam funções ecológicas com concavidades diferentes.

Uma crítica que se pode fazer à maioria dos modelos analisados diz respeito ao seu caráter eminentemente fenomenológico, o que dificulta a determinação dos mecanismos ecológicos subjacentes às dinâmicas observadas. Por exemplo, nos modelos demográficos de Fox & Kendall⁷² e Kendall & Fox⁷³, as probabilidades de sobrevivência dos indivíduos da população são extraídas de uma distribuição binomial que não é gerada por nenhum mecanismo biológico específico. Nesse sentido, a teoria ecológica se beneficiaria do desenvolvimento de modelos que fornecessem uma base mecanística para a variação intrapopulacional e investigassem seus efeitos sobre as dinâmicas ecológicas. Do ponto de vista empírico, seria fundamental investigar as formas das funções que descrevem os atributos ecológicos de populações naturais, como por exemplo a dependência de densidade, e de suas interações, como as respostas funcionais de predadores. Não só esses padrões empíricos poderão subsidiar os modelos ecológicos, como também indicarão a incidência de dinâmicas não-lineares na natureza e os sistemas biológicos em que esperamos maior efeito da variação ecológica intrapopulacional sobre as dinâmicas ecológicas. Enfim, é igualmente importante descrever as formas das distribuições empíricas da variação intrapopulacional *per se*, como por exemplo as distribuições de probabilidades individuais de sobrevivência e fecundidade, a distribuição dos esforços de forrageamento de consumidores, ou qualquer outro atributo morfológico, comportamental ou fisiológico responsável pela variação ecológica intrapopulacional. Em muitos casos, os modelos usam, de forma arbitrária, distribuições conhecidas (por exemplo, Normal, Binomial, Poisson, Gama) para modelar essa variação, sem que haja evidência empírica dando suporte a uma distribuição em particular. Mais importante, não está claro ainda qual o efeito dessas diferentes distribuições sobre as dinâmicas ecológicas desses modelos, uma questão teórica em aberto.

⁷² FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*

⁷³ KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*

Agradecimentos:

Márcio S. Araújo agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Nível Superior (CAPES) e à National Science Foundation (NSF) pelo apoio financeiro. Sérgio F. dos Reis agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Márcio S. Araújo é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Ecologia e pesquisador no Department of Biological Sciences, Florida International University, North Miami, Florida. msaraujo@gmail.com

Sérgio F. dos Reis é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Zoologia e professor no Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. sfreis@unicamp.br

COMPONENTES FILOGENÉTICOS E ADAPTATIVOS EM PADRÕES ECOGEOGRÁFICOS

*José Alexandre Felizola Diniz-Filho
Levi Carina Terribile*

Métodos comparativos têm sido amplamente utilizados na Biologia para a interpretação dos processos envolvidos na evolução das espécies. Mais recentemente, tais métodos ganharam aplicação no contexto macroecológico, para inferir processos de adaptação a partir de comparações interespecíficas em grandes escalas espaciais. Neste artigo, além das novas tendências neste campo de pesquisa, os autores apresentam uma análise filogenética comparativa do padrão global de tamanho corpóreo das espécies de serpentes da família Viperidae. Essa abordagem exemplifica a importância da utilização de métodos filogenéticos para a compreensão dos processos ecológicos e evolutivos na variação macroecológica de características biológicas.

COMPOSANTS PHILOGÉNÉTIQUES ET ADAPTATIFS SELON DES PATRONS ÉCOGÉOGRAPHIQUES

La méthode comparative est très utilisée actuellement par la Biologie pour l'interprétation de certaines particularités qui constituent le procès d'évolution des espèces. Plus récemment de telles méthodes ont gagné le contexte macroécologique, pour inférer des résultats d'adaptation à partir de comparaisons inter-spécifiques qui tiennent compte de grandes échelles espaciales. Dans cet article, les auteurs présentent les nouvelles tendances dans ce champs des recherches scientifiques, suivies d'une analyse philogénétique comparative du patron global de la taille du corps des espèces des serpents de la famille Viperidae. Cette approche montre l'importance de l'utilisation des méthodes philogénétiques pour la compréhension des processus écologiques et évolutifs en tenant compte de la variation macroécologique des caractéristiques biologiques.

O método comparativo tem sido, desde o início do século XIX, a maneira mais utilizada para inferir processos de adaptação a partir da variação fenotípica entre populações e entre espécies.¹ O uso do termo adaptação é um dos mais complicados em Biologia, mas, sob um ponto de vista estrito, pode-se definir adaptação como uma modificação no fenótipo resultante da ação direta da seleção natural (ou seja, uma resposta evolutiva à seleção natural²). Experimentos manipulativos, capazes de detectar efetivamente a ação da seleção natural³, só podem ser realizados em escalas de tempo curtas, envolvendo processos ecológicos simples, o que limita sua aplicabilidade na compreensão dos processos evolutivos. Por outro lado, a análise comparativa é baseada apenas em dados observacionais, sendo, portanto, limitada em termos de inferências causais principalmente por efeitos de perturbação por outras variáveis e fatores evolutivos.⁴ Em um contexto mais biológico, a avaliação de processos de seleção natural e adaptação a partir de correlações entre variação fenotípica e variação ambiental possui uma série de problemas que, de fato, levaram a uma sobreestimativa da importância desses processos na explicação de variações entre populações naturais e espécies, criando o chamado “paradigma Panglossiano”⁵.

No caso dos métodos comparativos e de uma perspectiva analítica, o ponto mais relevante é a questão da dependência estatística entre as unidades (populações ou espécies)⁶. Essa não-independência é gerada pelos padrões de ancestralidade, que estão expressos nas relações filogenéticas entre as espécies e que fazem com que espécies mais próximas tendam a ser mais similares do que o esperado ao acaso. Assim, quando duas características são correlacionadas ao longo de espécies, parte da sua covariância é atribuída ao simples fato destas espécies compartilharem um ancestral comum. Estatisticamente, isso leva a um aumento do erro Tipo I em análises de correlação ou regressão, de modo que coeficientes aparentemente significativos tendem a ser muito freqüentes (o que biologicamente explica o reforço do “paradigma Panglossiano” de Gould & Lewontin⁷).

Assim, é necessário utilizar métodos mais complexos para inferir processos de adaptação a partir de dados observacionais utilizando técnicas de correlação. Esses métodos devem incorporar de forma explícita a filogenia entre as espécies, de modo que a parte da covariância explicada por ancestralidade comum possa ser quantificada e controlada estatisticamente. Os primeiros métodos filogenéticos com-

¹ HARVEY, P. H. & PAGEL, M. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1991.

² *Scientific American*, 239(3): 157-169, 1978.

³ *American Naturalist*, 136(4): 560-568, 1990.

⁴ SHIPLEY, B. *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

⁵ *Proceedings of the Royal Society*, London, 205:581-598, 1979.
Journal of Biogeography, 35: 577-578, 2008.

⁶ *American Naturalist*, 125:1-15, 1985.

⁷ *Proceedings of the Royal Society*, London, 205:581-598, 1979.

⁸ *American Naturalist*, *Op. cit.*, 1985.
Evolution, 39:1335-1351, 1985.

⁹ HARVEY, P. H. & PAGEL, M. *Op. cit.*

¹⁰ BROWN, J. H. *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1995.

¹¹ *Global Ecology and Biogeography*, 15:185-193, 2006.

¹² *Journal of Biogeography*, 35: 483-500, 2008.

parativos foram desenvolvidos a partir da década de 1980⁸, embora diversas tentativas anteriores de levar em consideração efeitos de ancestralidade tenham sido propostas⁹.

Mais recentemente, um problema adicional para inferir processos de adaptação a partir de comparações interespecíficas surgiu no contexto do novo campo da macroecologia. Segundo a definição original, a macroecologia seria:

*... a non-experimental, statistical investigation of the relationship between the dynamics and interactions of species populations that have been studied on small scales by ecologists and processes of speciation, extinction and expansion and contraction of ranges that have been investigated on much larger scales by biogeographers, paleontologists and macroevolutionists.*¹⁰

A unidade básica de análise em macroecologia é a área de distribuição geográfica de uma espécie, sendo que os demais padrões tendem a emergir como resultante das suas sobreposições (gerando padrões de riqueza de espécies, por exemplo) ou de como as outras características ecológicas das espécies evoluem em associação com essas distribuições. Assim, é interessante avaliar como uma característica fenotípica varia entre as espécies, mas é preciso também levar em consideração que essas espécies estão distribuídas no espaço geográfico (e, conseqüentemente, no espaço ambiental). Nesse contexto, é possível tentar avaliar se a distribuição geográfica da espécie afeta a sua característica fenotípica ou se a característica fenotípica explica a distribuição geográfica da espécie. Por exemplo, vários trabalhos recentes têm retomado as chamadas regras “ecogeográficas” criadas a partir do século XIX, como é o caso da regra de Bergmann (proposta pelo autor em 1847). Segundo Carl Bergmann, organismos endotermos de maior porte estariam mais bem adaptados a regiões de clima frio (por um mecanismo de termoregulação – mas ver Rodríguez *et al.*¹¹ para outros mecanismos possíveis) e isso geraria um gradiente geográfico no tamanho do corpo das espécies (ou populações de uma espécie).

Para avaliar esses padrões, bem como os processos ecológicos e evolutivos subjacentes a eles, existem diversas possibilidades¹². Uma abordagem, usualmente chamada de abordagem interespecífica, seria associar as características da espécie (o tamanho do corpo médio, por exemplo) às coordenadas geográficas ou a uma medida de tendência central em um componente de variação ambiental (temperatura, por exemplo). Essa abordagem, entretanto, é problemática por causa da medida de tendência central no ambiente,

já que algumas espécies ocorrem em grandes extensões geográficas, o que torna a medida de tendência central pouco informativa (espécies com extensões curtas não são problemáticas). A outra possibilidade é chamada de abordagem de assembléias, que usa como variável resposta (fenótipo) a média das diferentes espécies que ocorrem em um local. O problema dessa abordagem é que a média das espécies em uma assembléia pode ser pouco informativa e sua avaliação conjunta pode misturar processos ecológicos e evolutivos atuando em diferentes espécies, em diferentes escalas de tempo¹³.

¹³ *Journal of Biogeography*, 2009, in press.

De qualquer modo, nos dois casos, é possível levar em consideração os efeitos da ancestralidade comum, que permite desdobrar processos ecológicos e evolutivos que expliquem a relação entre a variação fenotípica e a ambiental. O objetivo deste artigo é apresentar alguns avanços recentes na aplicação de métodos filogenéticos comparativos que podem avaliar de forma mais detalhada esses processos.

Métodos filogenéticos comparativos e desdobramento de variância

Conforme já colocado, existem diversos métodos comparativos que procuram levar em consideração os efeitos da estrutura filogenética na análise da correlação entre duas ou mais características e que também podem responder a uma série de questões sobre a variação interespecífica nessas características¹⁴. No caso, serão discutidos principalmente os chamados métodos de desdobramento, ou partição, da variância, propostos originalmente por Cheverud *et al.*¹⁵. A idéia é que a variação total (T) em uma característica fenotípica possui pelo menos dois componentes, de modo que,

¹⁴ *Evolution*, 55:1104-1109, 2001.

¹⁵ *Evolution*, *Op. cit.*, 1985.

$$T = P + S$$

onde P é o chamado componente filogenético e S é o componente específico. O princípio é que o componente P incorpora os efeitos de ancestralidade, ou seja, a parte da variação que é compartilhada entre as espécies (sendo esse compartilhamento função do tempo evolutivo que separa as diferentes espécies). Por outro lado, o componente S expressa os desvios dessa ancestralidade, ou seja, a parte da variação no fenótipo que é única àquela espécie. Existem vários métodos estatísticos para obter P, mas todos eles partem do princípio de que esse componente P pode ser expresso a partir das relações filogenéticas entre as espé-

¹⁶ *Evolution*, *Op. cit.*, 1985.

¹⁷ *Systematic Zoology*, 39:227-241, 1990.

cies, sendo, portanto, obtido a partir de um modelo dessas relações. Cheverud *et al.*¹⁶ (ver também Gittleman & Kot¹⁷) propuseram originalmente que P pode ser obtido utilizando-se um modelo autoregressivo, de forma que

$$Y = rWY + E$$

onde Y é a característica (T) e W é uma matriz de “pesos” entre os pares (i,j) de espécies, matriz definida a partir das relações filogenéticas. Quanto mais próximas forem duas espécies, maior é o valor de W_{ij} . Pode-se ver, portanto, que o modelo acima é uma regressão (com intercepto igual a zero) entre Y e o termo WY , o qual é um produto matricial entre a característica Y e as relações filogenéticas W , de modo que o valor esperado de cada espécie (no lado esquerdo da equação) é de fato uma média entre todos os elementos de Y ponderada pelos pesos da filogenia. O coeficiente autoregressivo r regula o quanto essa ponderação afeta Y (sendo que r^2 é equivalente a um coeficiente de determinação em um modelo de regressão), e E é o termo residual desse modelo (que é, de fato, o componente S). Assim, se o valor de Y nas espécies é função do tempo de divergência entre elas, é possível dizer que quanto mais próximas as espécies, mais similares elas são. Portanto, o valor de Y_i em uma espécie é totalmente explicado pelos valores de Y das demais espécies do grupo, ponderadas pela distância entre elas. Nesse caso, o coeficiente r tende a 1, e não há nenhuma variação no resíduo do modelo (já que o valor de Y_i é totalmente predito pelo valor de Y nas demais espécies).

Na prática, o valor de r é menor do que 1, pois existem diferentes processos ecológicos e evolutivos atuando nas espécies de forma independente. Assim, após um processo de cladogênese, uma espécie tende a adquirir características (ou valores de Y) que são função de processos únicos que nela ocorrem, e que modificam a expectativa em relação às espécies ancestrais. Essa divergência aparece no componente S . Por exemplo, poder-se-ia imaginar que, sob um processo de Bergmann, uma espécie que passa a ocorrer em um clima temperado, originando-se de uma espécie tropical, tende a aumentar o tamanho do corpo; mas, outra espécie que permaneça em um ambiente tropical quente pode manter semelhante (ou diminuir) o tamanho do corpo. Esse aumento do corpo pode ser maior do que o esperado ao acaso e, portanto, seria um desvio em relação ao efeito simples de ancestralidade, de modo que a espécie temperada teria um valor residual (S) maior.

Existem outros métodos estatísticos para definir P, que não necessariamente partem de um modelo linear auto-regressivo. Diniz-Filho *et al.*¹⁸ propuseram um método chamado “Regressão por Autovetores Filogenéticos” (PVR, do inglês *Phylogenetic Eigenvector Regression*), o qual modela o valor de Y em função de autovetores extraídos da matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies. Esses autovetores tendem a expressar as relações entre as espécies em diferentes níveis na filogenia e, portanto, podem ser importantes para caracterizar padrões mais complexos e não-lineares, ou não-estacionares, entre diferentes grupos de espécies. O PVR é, pois, um método empírico que busca encontrar combinações de autovetores que maximizem o poder de explicação de Y. No caso, o valor de P é obtido pelo valor estimado de Y pelos autovetores utilizando um modelo de regressão múltipla, sendo possível o emprego de diferentes critérios para selecionar quais autovetores são incluídos no modelo (ver Diniz-Filho & Nabout¹⁹). Os resíduos do modelo de regressão múltipla constituem uma estimativa do componente S nas espécies.

Padrões geográficos nos componentes de variância

Diniz-Filho *et al.*²⁰ (ver também Ramirez *et al.*²¹) propuseram que os métodos de desdobramento, particularmente o PVR, poderiam servir para avaliar padrões ecogeográficos como a regra de Bergmann na abordagem de assembléia. O aspecto mais importante é que a aplicação do PVR resolveria o problema de combinar (inadvertidamente) processos ecológicos e evolutivos atuando em diferentes espécies. A idéia da abordagem de assembléia, conforme discutido anteriormente, é que a análise realiza-se a partir da média da característica Y nas diferentes espécies que ocorrem em um local, sendo essa média associada à variação ambiental (temperatura). Sob efeito de Bergmann, portanto, espera-se que haja uma correlação negativa entre a média das espécies que ocorrem em uma localidade e a temperatura mensurada nessa localidade.

Entretanto, existem vários problemas em inferir processos de adaptação (que explicariam a evolução do tamanho do corpo por uma resposta climática) a partir dessa correlação. Em primeiro lugar, a média entre espécies em uma localidade só indicaria adaptação se todas as espécies estivessem respondendo do mesmo modo ao clima, o que não é necessariamente verdade. De qualquer modo, essa resposta só indicaria uma adaptação se ocorresse indepen-

¹⁸ *Evolution*, 52:1247-1262, 1998.

¹⁹ *Genetics and Molecular Biology*, 31(1):170-176, 2009.

²⁰ *Ecography*, 30:598-608, 2007.

²¹ *Global Ecology and Biogeography*, 17:100-110, 2008.

dentemente em todas as espécies. Poder-se-ia imaginar, por exemplo, que espécies de maior porte ocupam regiões temperadas simplesmente porque suas áreas de distribuição maiores englobam também essas regiões. Outra explicação possível é que as espécies grandes ocorrem nas regiões temperadas porque evoluíram naquela região a partir de um ancestral de grande porte, de modo que uma média mais elevada gerada pela coocorrência dessas espécies refletiria apenas conservação do estado ancestral e não resposta adaptativa.

²² *Ecography*, 30:598-608, 2007.

Diniz-Filho *et al.*²² propuseram que, ao invés de se avaliar se a média das espécies é maior em um dado local, seja avaliado se os desvios em relação ao ancestral variam geograficamente. Para tal, aplica-se o PVR a uma dada característica (tamanho do corpo, por exemplo) e mapeia-se qual o valor médio de S nas localidades. Valores médios de S maiores do que zero indicam que, em média, as espécies situadas em um dado local tendem a ser maiores do que o esperado pela filogenia (independente do seu tamanho original), e se há uma correlação positiva entre desvios médios e temperatura, isso satisfaz uma análise adaptativa do gradiente de tamanho, pois indica que as diferentes espécies, de forma independente, estão aumentando de tamanho em relação ao ancestral por estarem ocupando regiões mais frias.

²³ *Ecography*, *Op. cit.*, 2007.

Diniz-Filho *et al.*²³ mostraram, por exemplo, que as espécies de mamíferos da ordem Carnívora que ocorrem em regiões mais frias da Europa são de fato aquelas que possuem desvios positivos maiores em relação ao ancestral (componentes S-médios positivos e elevados). Isso reforça a existência de um padrão adaptativo para o tamanho do corpo. Entretanto, outras análises em escala global mostram que os padrões de tamanho do corpo em Carnívora são bem mais complexos e, de fato, sugerem que uma combinação de processos adaptativos (como o efeito de Bergmann) e padrões macroevolutivos, além de respostas à ocupação humana, explicam a variação geográfica nessa característica. Em escala global, embora os desvios tendam a estar positivamente correlacionados com variação climática, os valores médios de S (e médios de P) tendem a estar inversamente correlacionados com o clima, de modo que as espécies de maior porte ocorrem nas regiões tropicais. Diniz-Filho *et al.*²⁴ interpretaram esse padrão inverso (ver também Rodriguez *et al.*²⁵) como resultante de um maior *turnover* (substituição) de fauna nas regiões temperadas, fato que estaria associado a uma tendência macroevolutiva no tamanho do

²⁴ *Journal of Biogeography*, *Op. cit.*, 2009.

²⁵ *Global Ecology and Biogeography*, 15:185-193, 2006.
Global Ecology and Biogeography, 17:274-283, 2008.

corpo (regra de Cope), o que, por sua vez, favoreceria a extinção dessas espécies. Na realidade, a análise que leva em conta os componentes geográficos do PVR permite inferir um conflito de processos de seleção atuando em diferentes níveis hierárquicos: uma adaptação climática (Bergmann) geraria tamanhos maiores do corpo, bem como uma tendência à especiação para tamanhos maiores (Cope); essa tendência, por sua vez, levaria a uma maior especialização na dieta e a um risco maior de extinção (e maior *turnover* de fauna), devido a uma instabilidade climática maior.²⁶

²⁶ *Science*, 305:101-103, 2004.

Aplicação

Para exemplificar a estrutura teórica delineada acima, é apresentada a seguir uma análise do padrão global de variação no tamanho corpóreo de 228 espécies de serpentes venenosas da família Viperidae, conforme a abordagem de assembléia citada anteriormente. Tais serpentes pertencem ao grupo evolutivo das Caenophidia (serpentes “avançadas”), cuja característica principal é a utilização de veneno para subjugar suas presas²⁷. De modo geral, as espécies viperídeas são encontradas tanto em florestas tropicais, quanto em desertos e regiões de montanha, e ocorrem em todos os continentes, com exceção da Antártica e Austrália.²⁸ Alguns estudos têm demonstrado que, ao contrário dos organismos endotermos, animais ectotermos apresentam um padrão inverso de tamanho corpóreo, ou seja, há uma tendência de aumento de tamanho em regiões tropicais, como é o caso de estudos desenvolvidos com répteis escamados e anfíbios²⁹. Esse padrão tem sido denominado de padrão inverso de Bergmann³⁰.

Para esta análise, dados de tamanho corpóreo (comprimento total máximo em mm) para cada espécie de serpente foram obtidos da literatura disponível (ver Terribile *et al.*³¹) e mapeados em escala logarítmica (log10) sobre uma grade de células de tamanho 110 x 110km. A partir do mapeamento desses dados, foi calculada a média aritmética de tamanho corpóreo em cada célula, cujo padrão global é apresentado na figura 1. É possível observar uma tendência bastante clara do padrão inverso de Bergmann (isto é, aumento do tamanho médio das espécies em direção a baixas latitudes) na América do Sul e no Velho Mundo.

Inicialmente, tal padrão foi avaliado a partir das hipóteses climático-ambientais desenvolvidas para explicar os processos ecológicos subjacentes à variação macroecológica do tamanho do corpo³². Para tanto, foram utilizadas as seguintes variáveis: temperatura média anual, precipitação

²⁷ *Systematic Biology*, 54:439-49, 2003.

²⁸ CAMPBELL, J. A. & LAMAR, W. W. *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Vol I & II. New York: Cornell University Press, 2004.

²⁹ *Journal of Biogeography*, 33: 781-793, 2006.
Evolutionary Biology, 8:68, 2008.

³⁰ *Evolution*, 57:1151-1163, 2003.

³¹ *Biological Journal of Linnean Society*, 98:94-109, 2009.

³² *Global Ecology and Biogeography*, 17:100-110, 2008.
Diversity and Distributions, 5:165-174, 1999.

anual total, índice global de vegetação (GVI) e variação topográfica. O modelo de regressão múltipla revelou que essas variáveis, simultaneamente, explicaram 37% da variação geográfica no tamanho corpóreo (tabela 1).

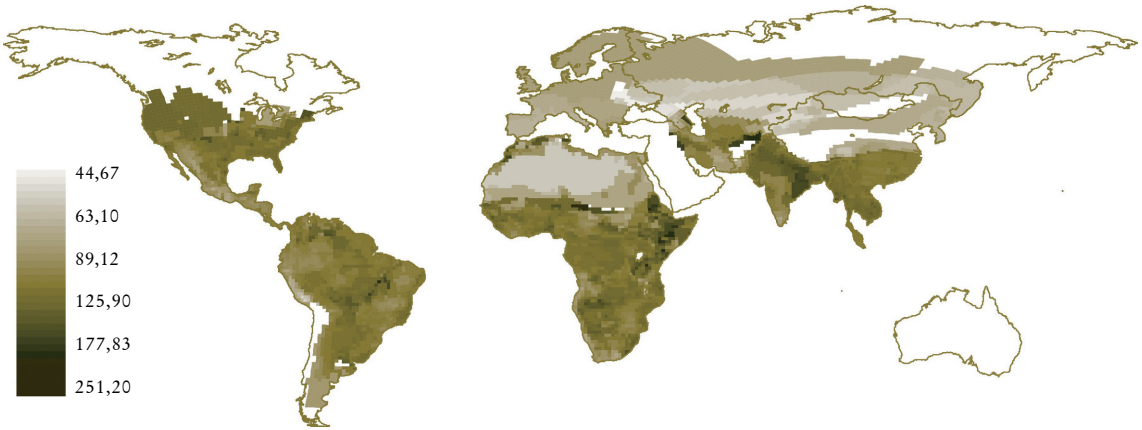


Figura 1: Padrão geográfico global do tamanho médio do corpo das espécies de Viperidae.

Tabela 1: Resultados dos modelos de regressão múltipla do tamanho médio e dos componentes filogenético (P) e adaptativo (S) das 228 espécies de serpentes de Viperidae. R^2 = coeficiente de determinação do modelo; TC = tamanho corpóreo; P = componente filogenético; S = componente adaptativo.

Variáveis & R^2	TC médio	P médio	S médio
Temperatura	0.415	-0.171	0.410
Precipitação	0.116	0.184	-0.001
GVI	0.250	0.238	0.306
Variação topográfica	0.104	0.171	-0.008
R^2	0.376	0.183	0.321

Considerando o baixo ajuste do modelo ambiental ($R^2=0.376$), torna-se necessário avaliar se um modelo puramente ecológico é suficiente para explicar o padrão observado, ou se outros componentes históricos e evolutivos estão subjacentes a esse gradiente. Assim, a variação no tamanho das serpentes viperídeas foi analisado por meio do método de partição PVR, de acordo com o arcabouço teórico descrito anteriormente. Para tanto, construiu-se uma filogenia para as espécies da família Viperidae estabelecendo-se as relações filogenéticas a partir do gênero, de acordo com as filogenias de Lenk *et al.*³³, Malhotra & Thorpe³⁴ e Castoe & Parkinson³⁵.

³³ *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19:94-104, 2001.

³⁴ *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32:83-100, 2004.

³⁵ *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39:91-110, 2006.

Seguindo o protocolo de análise do PVR, fez-se a regressão do tamanho médio do corpo contra os autovetores extraídos da matriz de distâncias filogenéticas. Esse “modelo filogenético” explicou apenas 20% da variação no tamanho médio de Viperidae, o que sugere que a variação no tamanho, neste caso, não é explicada pela ancestralidade comum entre as espécies. Ao se desmembrar a variação total do tamanho do corpo em dois componentes, filogenético (P) e adaptativo (S), observa-se ainda um sinal adaptativo no tamanho do corpo dos viperídeos, visto que 32,1% da variação no componente S foram explicados pelo modelo ambiental (tabela 1). Mais importante, porém, é o padrão resultante do mapeamento dos valores médios de S (figura 2), em que se observa um forte padrão inverso de Bergmann, sugerindo que espécies localizadas em regiões tropicais tendem a ser maiores do que o esperado pela filogenia. Além disso, há uma correlação positiva elevada entre os valores médios de S e duas variáveis ambientais (temperatura e índice de vegetação). Portanto, tais resultados indicam que a variação no tamanho médio do corpo de Viperidae pode ser uma resposta adaptativa à variação climático/ambiental, em detrimento das relações filogenéticas entre as espécies.

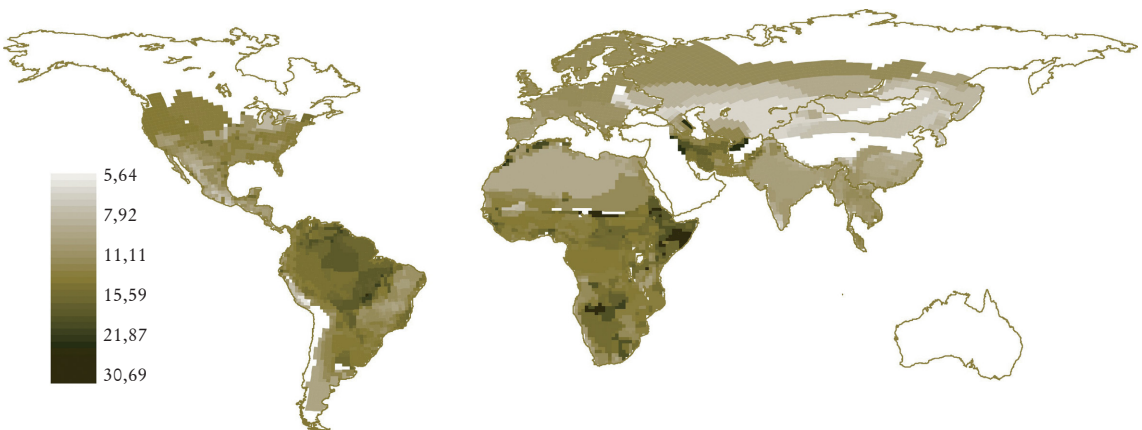


Figura 2: Padrão geográfico global dos valores médios do componente S (adaptativo) nas espécies de Viperidae.

Temperatura e índice de vegetação têm sido associados a duas hipóteses que explicam o padrão inverso de Bergmann em organismos ectotermos: equilíbrio térmico e produtividade primária, respectivamente. A hipótese de equilíbrio térmico é baseada nas estratégias adotadas pelos

³⁶ *The American Naturalist*, 115:92-112, 1980.

³⁷ *Ecography*, 26:107-117, 2003.

³⁸ *Physiological and Biochemical Zoology*, 73:508-516, 2000.
Oikos, 97:59-68, 2002.
Proceedings of the Royal Society B, 270:995-1004, 2003.

³⁹ *Journal of Animal Ecology*, 60:253-267, 1991.
Journal of Animal Ecology, 69:952-958, 2000.

José Alexandre Felizola Diniz-Filho é graduado e doutor em Ciências Biológicas, professor do Departamento de Ecologia da Universidade Federal de Goiás e pesquisador 1A do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).
diniz@icb.ufg.br

Levi Carina Terribile é graduada e doutora em Biologia e professora da Universidade Federal de Goiás, Unidade Jataí, Jataí, Goiás.
levicarina@gmail.com

organismos ectotermos para manutenção de temperaturas corpóreas ótimas³⁶. Estudos têm sugerido que as flutuações térmicas diárias (especialmente na temperatura e quantidade de energia solar) em altitudes maiores diminuem a quantidade de horas disponíveis para as atividades das serpentes, como termorregulação, forrageamento e atividades reprodutivas³⁷. Sob tais circunstâncias, espera-se que organismos com tamanhos menores, cuja área de superfície corpórea se configura maior com relação ao volume, sejam favorecidos pelo fato de que conseguem controlar suas temperaturas corpóreas mais facilmente (por exemplo, aquecer mais rapidamente) e, portanto, tenham mais tempo disponível para outras atividades ecológicas³⁸. Por outro lado, em regiões tropicais com maior disponibilidade de energia, as restrições termorregulatórias são menores, o que permitira a esses organismos atingir um tamanho maior. Além disso, com base na associação do tamanho médio do corpo com GVI, é possível sugerir que a maior disponibilidade de alimento nas regiões tropicais tenha permitido às espécies viperídeas dessas regiões atingirem um tamanho maior que o das espécies de regiões temperadas³⁹.

A abordagem apresentada neste artigo exemplifica a importância da utilização de métodos filogenéticos comparativos para análise e compreensão dos processos ecológicos e evolutivos envolvidos na variação macroecológica de características biológicas. Certamente, a crescente utilização desses métodos e as perspectivas de avanços teóricos e metodológicos nas técnicas de análise propiciarão novas respostas a uma ampla gama de questões em macroecologia e ecologia geográfica.

DISTRIBUIÇÕES DE ABUNDÂNCIAS DE ESPÉCIES

AVANÇOS ANALÍTICOS PARA ENTENDER
UM PADRÃO BÁSICO EM ECOLOGIA

Paulo Inácio K. L. Prado

A dominância numérica de poucas espécies nas comunidades biológicas constitui uma das raras leis gerais da ecologia. Muitos modelos quantitativos foram propostos para descrever este padrão, mas persiste a falta de consenso sobre qual seria o mais adequado, ou mesmo se algum o seria. Uma das razões desse “fracasso científico coletivo” é que a multiplicidade de modelos contrasta com uma notável escassez de testes empíricos. Comparações sistemáticas de um certo número de modelos por meio de conjuntos de dados representativos de vários modelos taxonômicos ou de diferentes situações ecológicas são extremamente raras. Nesse sentido, este artigo apresenta uma revisão de dois aspectos analíticos para deduzir e comparar modelos: a teoria da amostragem e seleção de modelos a partir de sua verossimilhança estatística.

DISTRIBUTION D'ABONDANCES D'ESPÈCES

PROGRÈS ANALYTIQUES POUR
COMPRENDRE UN PATRON EN ÉCOLOGIE

La dominance numérique d'à peine quelques espèces dans les communautés biologiques constitue l'une des rares exemples de loi générale en écologie. Plusieurs modèles quantitatifs ont été proposés pour décrire ce patron; toutefois il n'y a pas encore aujourd'hui une position consensuelle sur quel d'entre eux serait le plus pertinent ou même s'il y en aurait un. L'une des raisons de cet “échec scientifique collectif” serait que la multiplicité de modèles théoriques contraste avec un manque remarquable de tests empiriques. Des comparaisons systématiques d'un certain nombre de modèles par des ensembles de données représentatives de modèles taxonomiques divers ou de différentes situations écologiques sont extrêmement rares. Dans ce sens cet article présente une révision de la théorie de l'échantillonnage et de la sélection des modèles à partir de leur vraisemblance statistique.

- ¹ MCGILL, B. *et al.* Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10:995-1015, 2007.
- ² WHITTAKER, R. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147:250-260, 1965.
- ³ PRESTON, F. W. Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41:611-627, 1960.
- ⁴ GASTON, K. The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationships. *Oikos*, 76:211-220, 1996.
- ⁵ A literatura recente em inglês usa a sigla SAD, de Species Abundance Distribution. Aqui usaremos a forma em português DAE.
- ⁶ HUBBELL, S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- ⁷ FISHER, R.; CORBET, A. & WILLIAMS, C. The relation between the number of the species and the number of individuals in a random sample from animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12:42-58, 1943.
- ⁸ Dados de SAUNDERS, A. Ecology of the birds of Quaker run valley, Allegany state park, New York. *The University of the state of New York*, 1936 transcritos em PRESTON, F. W. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29:254-283, 1948.
- ⁹ CENTER FOR TROPICAL FOREST STUDIES. *Species abundance in Barro Colorado Island*. Sítio na Internet do Smithsonian Tropical Research Institute URL: <http://www.ctfs.si.edu/site/Barro+Colorado+Island/abundance/?size=100> [consultado em dezembro de 2009].
- ¹⁰ PIZA, F. F.; PRADO, P. I. & MANFIO, G. P. Investigation of bacterial diversity in Brazilian tropical estuarine

Introdução

A dominância numérica de poucas espécies nas comunidades biológicas é uma das raras leis gerais da ecologia¹. A maioria das espécies nas comunidades é representada por poucos indivíduos, e também não são muitas as espécies abundantes, resultando em uma distribuição de abundâncias tipicamente côncava, conhecida na literatura como “hollow curve” ou “curva em J invertido” (figura 1). Há raríssimas exceções a este padrão, o que o torna relevante para a análise de quaisquer outros parâmetros das comunidades. Uma das consequências mais diretas desse fato é que a riqueza de espécies fica determinada pelas espécies raras², mas há outras consequências menos óbvias. A concavidade da distribuição de abundância das espécies pode explicar outros padrões importantes nas comunidades, como a inclinação da relação espécie-área³, bem como a relação positiva entre abundâncias e frequências de ocupação de manchas⁴. Além disso, as distribuições de abundância das espécies (DAE⁵) têm enorme potencial aplicado, uma vez que decifrá-las é compreender as causas da raridade, uma das principais metas da biologia da conservação⁶.

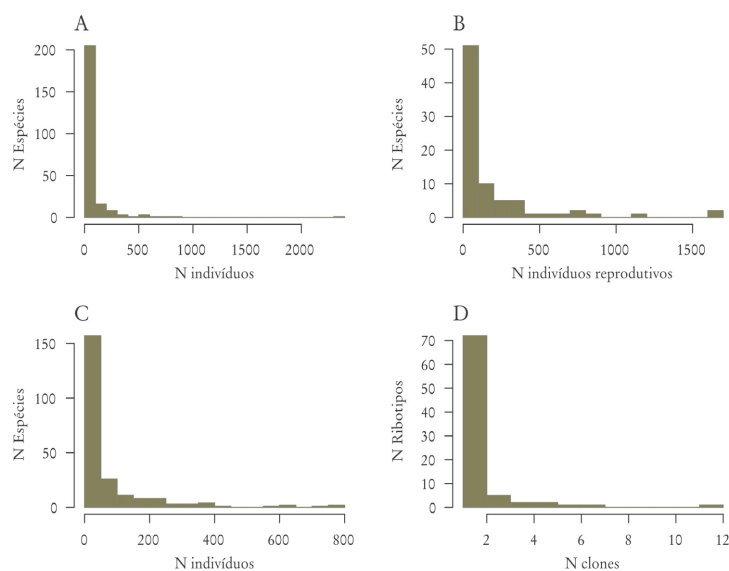


Figura 1: Distribuições de frequência de número de unidades taxonômicas por classes de abundâncias em amostras de (A) Mariposas capturadas com armadilhas luminosas por 4 anos na Estação Experimental de Rothamsted, Inglaterra⁷, (B) Aves em estado reprodutivo em Quaker Valley, EUA⁸, (C) Plantas lenhosas com DAP > 10 cm em 2005 na parcela permanente de Barro Colorado, Panamá⁹, (D) Ribotipos de Archaea em amostra de sedimento do estuário de Santos, Brasil¹⁰.

- sediments reveals high actinobacterial diversity. *Anton Leeuw Int. J. G.*, 86:317-328, 2004.
- ¹¹ FISHER, R. *et al.*. *Op. cit.*
- ¹² PRESTON, F. W. *Op. cit.*. 1948.
- ¹³ TOKESHI, M. *Species Coexistence – Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, 1999. MCGILL, B. *et al.*. *Op. cit.*
- ¹⁴ WHITTAKER, R. *Op. cit.*. MAGURRAN, A. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell, 2004.
- ¹⁵ MCGILL, B. *et al.*. *Op. cit.*
- ¹⁶ MCGILL, B. Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos*, 102:679-685, 2003.
- ¹⁷ FISHER, R. *et al.*. *Op. cit.*
- ¹⁸ A contribuição de E. C. Pielou para estes e muitos outros temas de ecologia quantitativa vai muito além da formalização de conceitos. Seus livros combinam prosa elegante e extremo rigor lógico e teórico para mostrar o enorme potencial que há no diálogo entre matemática e biologia. São leitura obrigatória, e sempre inspiradora, para todos os interessados neste diálogo: PIELOU, E. C. *Mathematical Ecology*. New York: John Wiley and Sons, 1977. PIELOU, E. C. *Ecological Diversity*. New York: John Wiley and Sons, 1975. Especificamente quanto à teoria da amostragem aplicada às DAE, uma contribuição essencial, que fornece a lógica usada neste artigo, é GREEN, J. L. & PLOTKIN, J. B. A statistical theory for sampling species abundances. *Ecology Letters*, 10:1037-1045, 2007.

O uso de um histograma para representar as DAE evoca uma distribuição teórica subjacente. Não por acaso, essas duas ideias foram apresentadas juntas em 1943 por Ronald Fisher e colaboradores¹¹ – que propuseram a distribuição de série logarítmica de probabilidades para explicar a forma das DAE de amostras de comunidades biológicas com muitas espécies – e em seguida por Frank Preston¹² – que defendeu o uso de uma distribuição log-normal como o modelo mais adequado. A falta de consenso persiste, com o agravante de que pelo menos outros vinte modelos foram propostos¹³. A proliferação de tantos modelos teóricos para explicar um mesmo padrão empírico é um reconhecido embaraço para os ecólogos¹⁴ e foi definido em uma revisão recente sobre o assunto como “fracasso científico coletivo”¹⁵.

Uma das razões desse fracasso é que a abundância de modelos teóricos contrasta com uma notável escassez de testes empíricos. Comparações sistemáticas de vários modelos por meio de conjuntos de dados representativos de vários grupos taxonômicos ou diferentes situações ecológicas são extremamente raras na literatura.¹⁶ Esse tipo de comparação depende de dois desenvolvimentos analíticos, que ainda não estão plenamente incorporados pela ecologia de comunidades: (1) a inclusão do efeito da amostragem nos modelos de DAE, e (2) a definição de um protocolo estatístico para a seleção dos modelos que melhor descrevem cada conjunto de dados. As próximas seções constituem uma apresentação destes dois aspectos, aplicados depois a um exemplo simples.

Teoria da amostragem de DAE

As DAE podem ser descritas com um modelo probabilístico, que tem dois ingredientes: as abundâncias das espécies na comunidade, e o processo de amostragem desta comunidade, o qual resulta nas abundâncias observadas. Tal abordagem foi usada pela primeira vez por Sir Ronald Fisher¹⁷, e depois formalizada e generalizada por Evelyn C. Pielou¹⁸. Não pretendemos aqui repetir as deduções destes autores, ou manter o seu formalismo matemático, que infelizmente ainda afugentam muitos dos leitores da área de biologia. Nossa escolha foi apresentar a lógica subjacente, com o mínimo de matemática possível. Esperamos, com isso, interessar o leitor o suficiente para prosseguir no estudo do assunto.

Abundâncias na comunidade

Uma descrição probabilística do padrão “J invertido” é propor que uma espécie tomada ao acaso da comunidade tenha chance muito alta de ser pouco abundante, e uma chance pequena de ser muito abundante. Buscamos, portanto, uma função matemática que atribua tais probabilidades aos valores de abundâncias, ou seja, certas *funções de distribuição de probabilidades*¹⁹. Algumas distribuições com estas propriedades, tradicionalmente usadas para descrever as DAE, são a log-normal, a geométrica, e a série logarítmica.²⁰

As abundâncias das espécies são contagens, mas se aceitamos que na comunidade há uma grande quantidade de indivíduos, uma aproximação contínua é razoável e traz algumas conveniências de cálculo. Acrescentando esta premissa, nosso modelo para a distribuição de abundâncias das espécies na comunidade será uma *função de densidade probabilística*, que chamaremos de $f(n)$, sendo n o número de indivíduos de uma espécie tomada ao acaso da comunidade. Tal modelo nos dá a probabilidade de que uma espécie na comunidade tenha uma abundância entre dois valores, consistindo na área sob a curva de $f(n)$ neste intervalo (figura 2).

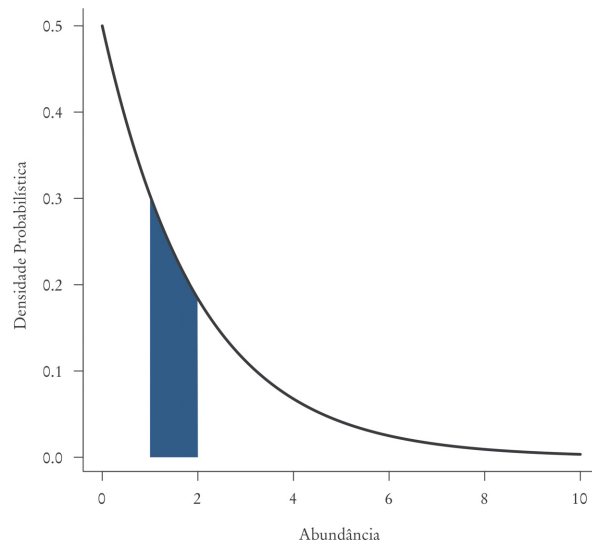


Figura 2: Gráfico da distribuição exponencial, uma das funções de densidade probabilística usadas para descrever as distribuições de abundâncias de espécies numa comunidade. Esta função tem um único parâmetro, em geral denominado pela letra grega lambda (λ). Em azul está a área sob a curva entre os valores de abundância um e dois. Tal área corresponde à probabilidade de que uma espécie na comunidade esteja neste intervalo de abundâncias. Neste exemplo o valor do parâmetro é $\lambda = 0,5$ e a probabilidade assinalada é de $p = 0,24$.

¹⁹ Para contagens, como é o caso de número de indivíduos, estas funções atribuem uma probabilidade a cada valor e são chamadas distribuições discretas. Para variáveis contínuas, como biomassa, o que temos é uma função de densidade probabilística, que atribui uma probabilidade ao fato de a observação estar em um certo intervalo de valores. Uma ótima introdução a modelos de distribuição de probabilidades pode ser encontrada nos manuais:

OTTO, S. P. & DAY, T. *A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2007.
BOLKER, B. *Ecological Models and Data*. Princeton: Princeton University Press, 2008.

²⁰ Uma introdução muito simples a estes e outros modelos de DAE é dada no capítulo 2 de MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. *Op. cit.* Para uma apresentação dos detalhes matemáticos destes modelos, veja PIELOU, E. C. *Mathematical Ecology*. *Op. cit.* e *Ecological diversity*. *Op. cit.*, bem como MAY, R. M. *Patterns of Species Abundance and Diversity*. In: CODY, M. L. & DIAMOND, J. M. (ed.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard: Harvard University Press, 1975. p. 81-120.

Função de amostragem

Normalmente não tomamos espécies ao acaso de uma comunidade, e sim indivíduos. Se a abundância de uma espécie na comunidade é n e uma fração a dos indivíduos da comunidade é amostrada ao acaso, o número esperado de indivíduos desta espécie na amostra é o produto $a \times n$. No entanto, o acaso fará com que algumas amostras tenham menos ou mais indivíduos do que este valor esperado, mas valores muito diferentes do esperado devem ser menos prováveis do que os valores próximos. Temos aqui outra fonte de variação das abundâncias na amostra, que permaneceria mesmo que as abundâncias na comunidade fossem iguais (figura 3). Para descrever esta variação, usamos uma outra função, que nos dá a probabilidade de que a abundância X de uma espécie na amostra seja um certo valor x , dada uma certa abundância n na comunidade:

$$g(x | n) = P(X = x | n) \quad (1)$$

Combinando os dois modelos

A probabilidade de que uma espécie tenha certa abundância n na comunidade e uma certa abundância x na amostra (dado n) é o produto das probabilidades destes dois eventos independentes:

$$P(N = n, X = x) = g(x | n) \times f(n) \quad (2)$$

O modelo nos indica que cada valor de abundância na amostra pode ocorrer para os diferentes valores de abundância na comunidade. Somando a probabilidade de cada uma dessas combinações²¹, temos o nosso modelo final, que nos dá a probabilidade de ocorrência de certo número de indivíduos na amostra. Trata-se, então, de somar o produto acima para todos os valores de n . Como a função $f(n)$ é contínua, a soma torna-se uma integral:

$$\int_0^{\infty} f(n) g(x | n) dn \quad (3)$$

A solução dessa integral nos fornece a distribuição de probabilidades das abundâncias de cada espécie na amostra, dadas as distribuições que descrevem as abundâncias na comunidade e o processo amostral. Conhecendo propriedades de diferentes distribuições, podemos combiná-las para construir

²¹ Como cada espécie só pode ter uma abundância na comunidade, estas combinações são eventos excludentes, portanto a soma de suas probabilidades nos dá a probabilidade do evento composto de uma certa abundância na amostra.

modelos apropriados para cada situação. Por exemplo, se os indivíduos distribuem-se aleatoriamente pelas unidades amostrais, uma distribuição de Poisson é um modelo adequado para descrever a amostragem. Mas se há agregação dos indivíduos, como é comum em parcelas de amostragem de vegetação, outras distribuições devem ser usadas.²²

²² GREEN, J. L. & PLOTKIN, J. B. *Op. cit.* propõem o uso da distribuição binomial negativa para estes casos. Um tratamento mais aprofundado é feito por ALONSO, D.; OSTLING, A. & ETIENNE, R. S. The implicit assumption of symmetry and the species abundance distribution. *Ecology Letters*, 11:93-105, 2008.

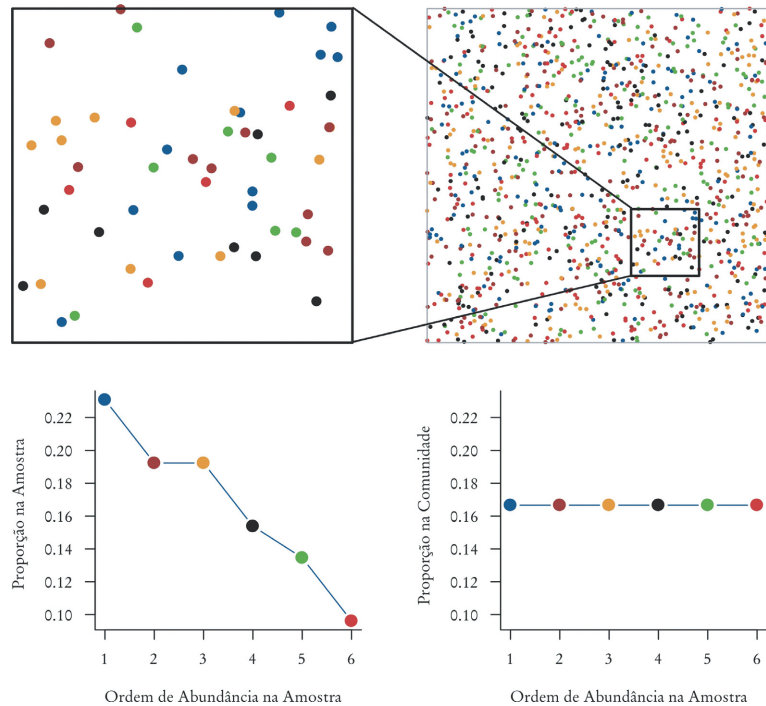


Figura 3: Efeito da amostragem sobre a abundância das espécies. Neste exemplo hipotético, uma amostra ao acaso é tomada de uma comunidade com seis espécies, todas com a mesma abundância, e com os indivíduos distribuídos ao acaso no espaço. Acima, um mapa da posição dos indivíduos, representados por pontos com cores diferentes para cada espécie. À direita está o mapa para toda a comunidade, e à esquerda está ampliada a área amostrada. Abaixo temos a abundância relativa de cada espécie na amostra e na comunidade, ordenadas pelos valores de abundância na amostra. Este exemplo ilustra que a variação ao acaso do número de indivíduos de cada espécie incluídos na amostra cria diferenças na distribuição de abundâncias observada, independente das abundâncias na comunidade.

Em casos simples, utilizamos as ferramentas do cálculo analítico para solucionar a integral apresentada anteriormente. Por exemplo, a combinação de uma distribuição exponencial para descrever as abundâncias das espécies na

comunidade com uma distribuição Poisson para descrever o processo amostral, resulta na distribuição Poisson-exponencial truncada²³:

²³ Esta equação é truncada porque ignora as espécies não incluídas na amostra. Veja o apêndice para este e outros detalhes da dedução.

$$P(x) = \frac{\lambda a^{x-1}}{(\lambda + a)^x} \quad (4)$$

onde $P(x)$ é a probabilidade de uma espécie ter x indivíduos na amostra, a é a fração da comunidade amostrada, e λ é o parâmetro da exponencial negativa, que pode ser interpretado como um índice de dominância na comunidade.

Assim, a teoria da amostragem nos permite expressar as abundâncias numa amostra como uma função de parâmetros da comunidade. A primeira aplicação desta ideia poderosa é de Sir Ronald Fisher que, tomando uma distribuição gama para descrever a DAE da comunidade e uma distribuição Poisson para a amostragem, demonstrou que a distribuição de probabilidades das abundâncias na amostra seguiria uma distribuição binomial negativa. Fisher fez então um dos parâmetros da binomial negativa tender a zero para deduzir o modelo de série logarítmica²⁴, um dos modelos de DAE mais conhecidos e utilizados. A série logarítmica tem um único parâmetro, que expressa a diversidade de espécies na comunidade de onde foi tomada a amostra, hoje conhecido como alfa de Fisher.

²⁴ FISHER, R. *et al.*. *Op. cit.*, PIELOU, E. C. *Op. cit.*, 1977.

Nem toda combinação de modelos de DAE da comunidade e de processos amostrais resulta em integral com solução analítica conhecida, porém, mesmo nestes casos, é possível obter aproximações numéricas muito boas. Os recursos computacionais que temos hoje tornam tanto as soluções analíticas como as numéricas acessíveis a todos que tenham um conhecimento básico de matemática e estatística. No apêndice, apresento um exemplo trabalhado, para enfatizar essa afirmação e encorajar os leitores.

²⁵ A analogia com botões é usada em programas de ensino de estatística, como os disponíveis no portal *Statistics Online Computational Resource* da Universidade da Califórnia (http://www.socr.ucla.edu/htmls/SOCR_Distributions.html). Nesses programas, há de fato botões de controle para o usuário mudar os valores dos parâmetros e visualizar as mudanças resultantes na curva de distribuição de probabilidades.

Ajuste dos modelos: o método da máxima verossimilhança

Os modelos de DAE utilizados aqui possuem um ou mais parâmetros, que determinam como as probabilidades se distribuem pelos valores de abundância (figura 4). Podemos pensar nos parâmetros como “botões” que giramos para mudar a forma da curva de valores esperados pelo modelo²⁵. Portanto, depois de escolher um modelo, precisamos descobrir os valores dos parâmetros que resultam no melhor ajuste às abundâncias que observamos em nossa

amostra. Há muitas maneiras de se obter este ajuste, mas o método que apresentarei tem sólida base teórica e muitas propriedades extremamente convenientes. Um de seus méritos é que ele parte de uma ideia muito simples: para cada conjunto de dados, há valores dos parâmetros que são mais plausíveis do que outros. Mais ainda, entre todos os valores possíveis do parâmetro há um que é o de maior plausibilidade, por isso chamado estimativa de máxima verossimilhança. No exemplo a seguir mostro como obtemos essas estimativas e porque constituem bons palpites para os valores reais dos parâmetros da comunidade.

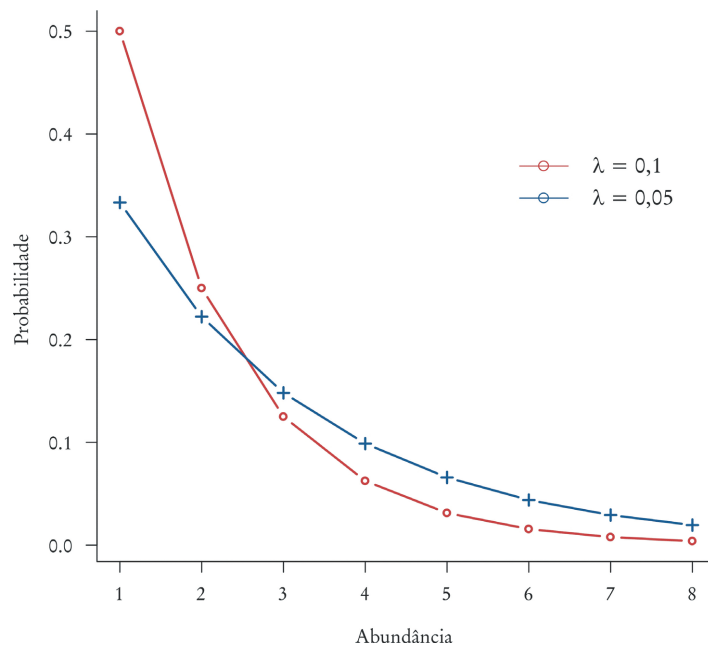


Figura 4: Efeito do valor do parâmetro sobre um modelo de distribuição de abundância de espécies, a Poisson-exponencial truncada (equação 4). O modelo atribui probabilidades a cada valor de abundância das espécies presentes numa amostra Poisson tomada de uma comunidade com distribuição exponencial (figura 3). Este modelo possui um único parâmetro, lambda (λ), preservado da distribuição exponencial. Valores mais altos de λ tornam abundâncias baixas mais prováveis, e a curva decai mais rapidamente, o que permite interpretar este parâmetro como um índice de dominância.

Vamos supor que amostramos 10% dos indivíduos de uma comunidade e observamos sete espécies, com as seguintes abundâncias: {8 6 6 4 3 1 1}. Com o modelo de distribuição Poisson-exponencial (equação 4), a probabilidade de que uma espécie tenha oito indivíduos amostrados é de

$$L(\lambda) = \frac{\lambda 0,1^{8-1}}{(\lambda + 0,1)^8} = \frac{10^{-7} \lambda}{(\lambda + 0,1)^8} \quad (5)$$

Note que agora temos uma função que nos retorna o valor de probabilidade atribuído pelo modelo a uma observação fixa, para cada valor do parâmetro. A chamamos *função de verossimilhança*, para distingui-la das funções de distribuição de probabilidades. Como seu nome indica, as distribuições de probabilidades nos retornam as probabilidades atribuídas a cada observação possível, conforme valores fixos dos parâmetros (figura 2, por exemplo). Funções de verossimilhança são úteis quando temos observações, mas não conhecemos os parâmetros. Distribuições de probabilidade servem para prever observações, se conhecemos os parâmetros.

A função de verossimilhança possui um máximo (figura 5A), o que nos fornece um critério simples para escolher o valor do parâmetro: será aquele que atribuir a maior probabilidade ao dado de abundância que temos. Este valor é a *estimativa de máxima verossimilhança* do parâmetro. Tal critério é uma aplicação da Lei da Verossimilhança: se temos vários modelos possíveis (no caso, funções com diferentes valores dos parâmetros) e cada um atribui uma probabilidade diferente ao que observamos, o modelo mais plausível é aquele que atribui a maior probabilidade à nossa observação.

A Lei da Verossimilhança tem um forte apelo intuitivo, o que é demonstrado por um famoso experimento mental.²⁶ Imagine uma urna de onde tiramos bolas por sorteio. Todas as bolas têm a mesma chance de serem sorteadas, e são devolvidas à urna em seguida. Há duas hipóteses propostas: (H1) a urna contém apenas bolas pretas e (H2) metade das bolas da urna são pretas, e metade são brancas. Você sorteou três bolas, e todas eram pretas. Se temos que escolher entre essas hipóteses, ficamos com H1, pois ela explica melhor o que aconteceu. Podemos comprovar a intuição calculando as probabilidades que cada hipótese atribui à observação: ela é de um para H1, e de apenas $0,5^3 = 0,125$ para H2. Dada a observação, H1 é mais plausível que H2, pois atribui maior probabilidade ao que ocorreu. Podemos dizer, então, que obter três bolas pretas em três sorteios tem valor de evidência a favor de H1, em comparação com H2, pois torna a primeira hipótese $1/0,125 = 8$ vezes mais plausível que a segunda.

O exemplo da urna também nos mostra como calcular verossimilhanças quando temos mais de uma observação. Se as

²⁶ ROYALL, R. *Statistical Evidence: A Likelihood Paradigm*. London: Chapman & Hall, 2000.

²⁷ Portanto assumimos que as abundâncias das espécies são realizações independentes da mesma distribuição de probabilidades, ou seja, são variáveis aleatórias independentes e identicamente distribuídas (iid). Esta premissa é avaliada criticamente por autores como ALONSO, D. *et al.*. *Op. cit.* e ENGEN, S. Comments on two different approaches to the analysis of species frequency data. *Biometrics, International Biometric Society*, 33:205-213, 1977.

²⁸ BOLKER, B. *Ecological models... Op. cit.* faz uma excelente introdução a todos estes procedimentos.

observações são independentes, basta multiplicar as probabilidades atribuídas a cada uma pelo modelo. Os modelos de distribuição de abundâncias de espécies assumem esta premissa de independência²⁷, com a qual podemos calcular a função de verossimilhança dos modelos de DAE, como no caso de nossa amostra fictícia, para o modelo Poisson-exponencial:

$$L(\lambda) = \frac{10^{-7}\lambda}{(\lambda+0,1)^8} \times 2 \frac{10^{-5}\lambda}{(\lambda+0,1)^6} \times \frac{10^{-3}\lambda}{(\lambda+0,1)^4} \times \frac{10^{-2}\lambda}{(\lambda+0,1)^3} \times 2 \frac{\lambda}{(\lambda+0,1)} \quad (6)$$

Pelo fato de produtos de probabilidades como este tenderem rapidamente a números muito pequenos, em geral usamos o seu logaritmo. Outra vantagem desta transformação é que o logaritmo de um produto é uma soma, o que é bem mais fácil de manipular e interpretar. Com isto temos a *função de log-verossimilhança*. Encontrando o máximo dessa função obtemos a estimativa de máxima verossimilhança dos parâmetros do modelo, para nossa amostra (figura 5B). Em casos simples, as funções de log-verossimilhança e seu máximo podem ser deduzidos analiticamente. Em geral, no entanto, é necessário usar aproximações numéricas, com a ajuda de programas de matemática e estatística.²⁸

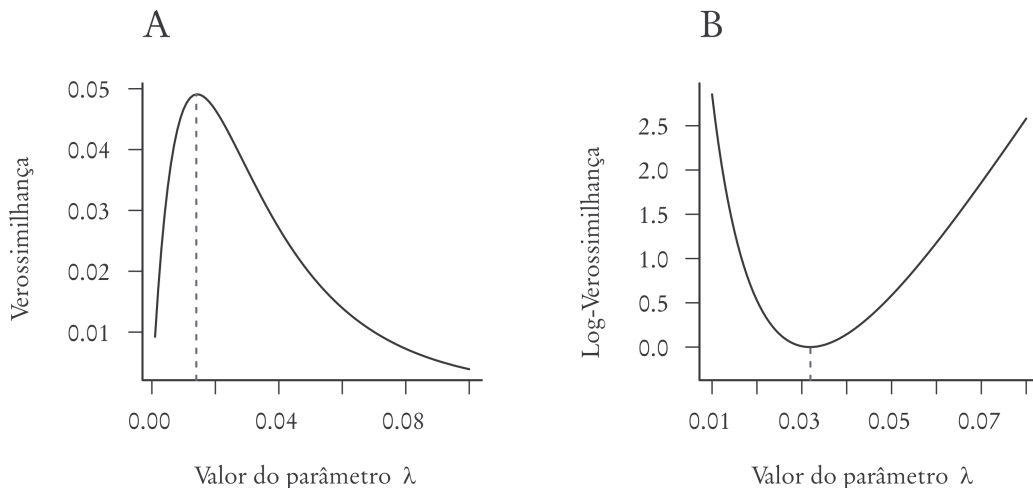


Figura 5: Funções de verossimilhança da distribuição Poisson-exponencial truncada (equação 4) (A) Função de verossimilhança dada à observação de uma espécie com abundância de oito indivíduos na amostra. O valor do parâmetro λ , que resulta no maior valor da função, é a estimativa de máxima verossimilhança deste parâmetro, para esta observação, e está indicado pela linha pontilhada. (B) Função de log-verossimilhança negativa, dada à observação de sete espécies na amostra, com abundâncias de {8 6 6 4 3 1 1}. O máximo da função de verossimilhança corresponde ao mínimo do negativo de seu logaritmo. O valor do parâmetro λ , que resulta neste mínimo, é a estimativa de máxima verossimilhança de λ para esta amostra, e está indicado pela linha pontilhada.

Seleção de Modelos

Agora que descrevemos como modelos de DAE podem ser deduzidos e ajustados, necessitamos de um critério para selecionar entre vários modelos candidatos²⁹. Cada modelo tem seu valor máximo de verossimilhança, que é usado para estimar seus parâmetros. É este mesmo valor que usamos para comparar modelos diferentes. Novamente lançamos mão da Lei da Verossimilhança: preferimos o modelo que atribuir a maior probabilidade aos dados observados, ou seja, aquele que tiver o maior valor da função de verossimilhança, ou de log-verossimilhança.

Portanto, ajuste e seleção de modelos são indissociáveis. Escolhemos modelos candidatos, identificamos os parâmetros de cada um que resultam no melhor ajuste, e então comparamos o melhor ajuste de cada modelo. Uma boa analogia do processo todo é a da compra de sapatos: primeiro separamos os modelos que nos agradam, em seguida experimentamos e selecionamos o número que melhor nos serve de cada modelo, para então decidir qual modelo comprar³⁰.

Podemos usar a máxima verossimilhança dos modelos para compará-los, ou alguma função derivada dela. O *critério de informação de Akaike (AIC)* é hoje a métrica mais utilizada para este fim. Tendo em vista a log-verossimilhança máxima de um modelo (L) e seu número de parâmetros (k), o AIC é dado por:

$$AIC = 2k - 2L \quad (7)$$

O AIC estima a distância relativa de cada modelo ao “verdadeiro”, que não precisa ser conhecido e nem estar entre os competidores. De qualquer forma, o melhor entre os modelos comparados tende a apresentar a menor distância a este modelo hipotético³¹. Assim, o modelo mais plausível terá o menor valor de AIC. Para expressar quão piores são os demais modelos, calculamos a diferença de seu AIC em relação ao do melhor modelo:

$$\Delta AIC = AIC - \min(AIC) \quad (8)$$

Um regra canônica é que modelos com $\Delta AIC \leq 2$ são igualmente plausíveis. Como muitas outras convenções, sua principal vantagem é evitar a polêmica. Em nosso experimento mental, essa decisão equivale aproximadamente a aceitar que todas as bolas na urna são pretas, se três ou mais sorteios só retornaram bolas pretas. Se há motivos para maior rigor, valores de corte mais altos podem ser usados, tendo em

²⁹ A introdução básica sobre seleção de modelos em ecologia, na qual esta seção se baseia, é: BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference – A Practical-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag, 2002.

³⁰ Gonçalo Ferraz (comunicação pessoal).

³¹ A dedução do AIC demonstra que o modelo mais próximo do verdadeiro entre os comparados terá, em média, valores de AIC menores, se repetimos a seleção para várias amostras. Como se trata de uma esperança estatística, no entanto, é possível que um modelo pior tenha menor AIC em algumas das amostras. Este erro diminui com o aumento do tamanho amostral. Veja BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference... Op. cit.*

mente que o AIC está em escala de logaritmos naturais. O valor convencional considera equivalentes modelos até $e^2 = 7,4$ vezes menos plausíveis que o de menor AIC. Aumentando este critério para DAIC ≤ 3 , seríamos muito rigorosos, pois mesmo modelos que sejam $e^3 = 20$ vezes menos plausíveis seriam considerados equivalentes.

Uma outra maneira de expressar a distância entre os modelos é o peso de evidência ou peso de Akaike (wAIC), calculado para cada um dos modelos:

$$wAIC_i = \frac{e^{-D_i/2}}{\sum_{j=1}^n e^{-D_j/2}} \quad (9)$$

Onde D são os DAIC, e os índices indicam cada um dos n modelos competidores. Os pesos de evidência dos modelos comparados somam um, o que nos dá uma escala simples de qualidade relativa. Além disso, o peso de evidência estima a probabilidade de cada modelo ser selecionado, se os dados forem reamostrados com reposição e uma nova seleção for feita.³²

O resultado da seleção de modelos é apresentado em uma tabela com os valores de AIC, DAIC e wAIC. Em nosso exemplo fictício, os modelos Poisson-exponencial e Série Logarítmica são descrições igualmente plausíveis dos dados (tabela 1). Empates como este são comuns quando as amostras são pequenas, indicando corretamente que os dados não trazem informação suficiente para identificar conclusivamente o melhor modelo. À medida que aumentamos a amostra, a chance de identificarmos o melhor modelo aumenta.³³

Tabela 1: Comparação do ajuste de três modelos teóricos de DAE a abundâncias de espécies em uma amostra fictícia. Os modelos são comparados com o Critério de Informação de Akaike (AIC), que é uma função da log-verossimilhança e do número de parâmetros de cada modelo. O modelo mais plausível é o de menor AIC. Modelos com uma diferença de AIC igual ou menor que 2 são considerados igualmente plausíveis. O DAICc indica esta diferença em relação ao modelo mais plausível, diagnosticando modelos equivalentes. O peso de evidência (wAIC) expressa a plausibilidade de cada modelo em uma escala que soma um. Neste exemplo usamos o AIC corrigido para pequenas amostras (AICc, Burnham & Anderson).

Modelo	N Parâmetros	Log-Verossimilhança	AICc	DAICc	wAICc
Poisson-exponencial	1	-16,03	34,9	0,0	0,67
Série Logarítmica	1	-17,03	36,9	2,0	0,24
Poisson-lognormal	2	-15,89	38,8	3,9	0,09

³² BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference...* Op. cit.

³³ BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference...* Op. cit.
ROYLE, J. & DORAZIO, R. *Hierarchical modeling and inference in ecology*. London: Academic Press, 2008.

Conclusões

Mostrei como é possível construir modelos probabilísticos para descrever as distribuições de abundâncias das espécies em uma amostra. Os modelos combinam processos biológicos – que governam a variação das abundâncias das espécies nas comunidades – com a variação dessas abundâncias causada pela maneira como foi tomada a amostra. Além disso, estabelecem uma relação explícita entre estes dois níveis, sendo, portanto, modelos hierárquicos.³⁴ Uma vez criados os modelos, a abordagem da verossimilhança e a seleção de modelos fornecem um protocolo geral para compará-los. Todo o procedimento se resume a cinco passos:

1. Defina os modelos de DAE da comunidade.
2. Defina o modelo para representar a amostragem.
3. Deduza os modelos compostos (equação 3), ou obtenha uma aproximação numérica.
4. Ajuste cada modelo aos dados com máxima verossimilhança.
5. Compare os modelos com o AIC.

Mas, por que nos preocuparmos com as DAE? As distribuições de abundâncias das espécies são atributo básico das comunidades, e em ecologia um dos poucos exemplos de padrão universal, que são as curvas côncavas. Se aceitamos tal padrão como princípio sintético que pode ser expresso por meio de modelos quantitativos, podemos usá-lo para deduzir novos enunciados, como regularidades e diferenças entre as comunidades. O uso de leis empíricas tem justificativas epistemológicas e, na prática, já promoveu importantes avanços teóricos em diversas ciências, incluindo a biologia³⁵. Foi esta a motivação para o desenvolvimento e a aplicação de modelos de DAE, muito bem resumida por Pielou:

*If it should turn out that one single form of probability distribution with a small number of parameters (say two or three) fitted the data from the majority of observed communities, with only the parameter values varying from one community to the another, interesting relationships might be discovered between the values of the parameters and the types of community they describe.*³⁶

As abordagens de dedução, ajuste e comparação de modelos aqui apresentadas ampliaram as possibilidades de implementação dessa ideia simples, trazendo-a de volta ao centro das atenções da ecologia de comunidades. Contribuições neste campo possuem alto potencial de impacto para esta área de conhecimento básico, bem como para quaisquer de suas aplicações que envolvam monitoramento da diversidade biológica.

³⁴ ROYLE, J. & DORAZIO, R. *Hierarchical modeling and inference in ecology*. *Op. cit.*, p. 16-17 definem modelos hierárquicos como uma distribuição de probabilidades compostas de outras duas: (1) a distribuição que descreve como os dados foram obtidos, condicionada à (2) distribuição que descreve a dinâmica de um processo ecológico.

³⁵ EL-HANI, C. N. Generalizações ecológicas. *Oecologia Brasiliensis*, 10:17-68, 2006.

³⁶ PIELOU, E. C. *Mathematical Ecology*. *Op. cit.* p. 269.

Agradecimentos aos colegas João Luis Ferreira Batista, Camila Mandai, Paulo de Marco Jr., Alexandre Adalardo, Gonzalo Ferraz, Charbel El-Hani, Pedro Rocha, Thomas Lewinsohn, André Belloto; aos companheiros do Laboratório MP3, Glauco Machado, Pérsio Santos e Paulo Guimarães Jr.; e ao CNPq pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa.

Paulo Inácio K. L. Prado é graduado em Biologia, doutor em Ecologia e professor do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
prado@ib.usp.br

APÊNDICE

Um exemplo da aplicação da Teoria de Amostragem

Omiti detalhes matemáticos no texto principal, como uma estratégia para tornar a lógica da teoria da amostragem acessível a um público mais amplo, e facilitar o posterior entendimento desses detalhes. Não há estatística sem matemática. Se fui bem sucedido em despertar seu interesse pelo assunto, o próximo passo é adquirir conhecimento matemático suficiente para compreender a dedução dos modelos. Não é muito: bastam algumas noções de cálculo integral e diferencial e de teoria de probabilidades. Aprofundando-se um pouco mais você será capaz de deduzir seus próprios modelos. Uma excelente introdução a esta matemática operacional para biólogos é o livro de Sarah Otto e Troy Day³⁷. Outra ferramenta muito útil são programas para manipulação de expressões simbólicas, como derivadas, integrais ou operações algébricas. As passagens do exemplo neste apêndice foram conferidas com o programa MAXIMA³⁸, sob a interface gráfica WXMAXIMA³⁹, que são *softwares* livres sob a licença GNU⁴⁰, e estão disponíveis gratuitamente na internet. Por fim, mas não por último, busque sempre o apoio de profissionais com sólida formação matemática, seja pelo aprendizado formal, seja por colaboração informal⁴¹.

Neste exemplo vamos deduzir a distribuição Poisson-exponencial truncada (equação 4), que é um modelo para descrever a probabilidade de que uma espécie tenha certa abundância numa amostra, dado que uma fração a da comunidade seja amostrada. O primeiro passo é definir a distribuição de probabilidades que descreve as abundâncias na comunidade. Aceitando que na comunidade há um número muito grande de indivíduos, podemos usar uma função contínua, o que irá facilitar os cálculos. Vamos então supor que a distribuição das abundâncias na comunidade (n) segue uma exponencial (figura 2):

$$f(n) = \lambda e^{-n\lambda} \quad (\text{A1})$$

Se a amostragem foi feita de maneira que cada indivíduo é incluído na amostra independentemente, a distribuição de Poisson descreve a probabilidade de cada abundância (x) numa amostra, dada uma taxa média de captura ou inclusão (α):

$$g(x) = \frac{\theta^x e^{-\theta}}{x!} \quad (\text{A2})$$

³⁷ OTTO, S. P. & DAY, T. *A biologist's guide to mathematical modeling...* Op. cit.

³⁸ Disponível no sítio <http://maxima.sourceforge.net/>

³⁹ http://wxmaxima.sourceforge.net/wiki/index.php/Main_Page

⁴⁰ <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html#GPL>

⁴¹ Para este apêndice contei com o auxílio do matemático André Belloto.

A distribuição Poisson é discreta, o que parece mais razoável para amostras que possam ter números pequenos de indivíduos coletados. O valor esperado de abundância é igual ao seu único parâmetro, λ . Se conhecemos a fração de indivíduos amostrados na comunidade (a), bem como a abundância na comunidade de certa espécie, o valor esperado na amostra será o produto $a \times n$. Substituindo o parâmetro da Poisson por este produto, temos a distribuição de probabilidades da abundância de uma espécie na amostra, *dado um certo valor de abundância n na comunidade*:

$$g(x | n) = \frac{(an)^x e^{-an}}{x!} \quad (A3)$$

A distribuição de probabilidades de cada abundância na amostra, $h(x)$, é a integral do produto das equações A1 e A3 (ver dedução da equação 3 no texto principal):

$$h(x) = \int_0^{\infty} f(n) g(x | n) dn = \int_0^{\infty} \lambda e^{-n\lambda} \frac{(an)^x e^{-an}}{x!} dn = \int_0^{\infty} \frac{a^x \lambda}{x!} n^x e^{-n(a+\lambda)} dn \quad (A4)$$

Para resolver esta integral, vamos simplificar os termos constantes, fazendo $b = a^x \lambda / x!$ e $c = a + \lambda$:

$$h(x) = \int_0^{\infty} b n^x e^{-nc} dn \quad (A5)$$

Com a substituição $y = nc$ temos:

$$h(x) = \int_0^{\infty} b (yc^{-1})^x e^{-y} c^{-1} dy = \int_0^{\infty} b y^x c^{-(x+1)} e^{-y} dy \quad (A6)$$

As constantes podem ser retiradas da integral:

$$h(x) = b c^{-(x+1)} \int_0^{\infty} y^x e^{-y} dy \quad (A7)$$

A integral $\int_0^{\infty} y^x e^{-y} dy$ corresponde à função Gama de $x+1$, que é igual a fatorial de x quando este é inteiro⁴², como no caso de abundâncias. Com esta substituição e as expressões originais das constantes b e c temos, finalmente:

⁴² A função Gama é muito usada em estatística, e uma boa apresentação está em OTTO, S. P. & DAY, T. *Op. cit.* Para muitas outras integrais menos conhecidas, mas definidas, há catálogos como GRADSHTEYN I. S. & RYZHIK I. M. *Table of Integrals, Series and Products*. 6th ed. London: Academic Press, 2000.

$$h(x) = \frac{a^x \lambda}{x!} (\lambda + a)^{-(x+1)} x! = \frac{a^x \lambda}{(\lambda + a)^{x+1}} \quad (\text{A8})$$

A equação A8 é a distribuição Poisson-exponencial, que atribui uma probabilidade a cada valor de abundância de uma espécie na amostra, incluindo a abundância zero, que é:

$$h(0) = \frac{a^0 \lambda}{(\lambda + a)^{0+1}} = \frac{\lambda}{\lambda + a} \quad (\text{A9})$$

Em situações reais não temos acesso a tais observações de abundância zero, pois não sabemos quantas espécies da comunidade não foram incluídas na amostra. Precisamos então de um modelo que nos retorne as probabilidades em relação à soma das probabilidades dos valores observáveis, que é $1-h(0)$. Portanto, basta dividirmos o resultado da função original por este termo:

$$P(x) = \frac{a^x \lambda (\lambda + a)^{-(x+1)}}{1 - \frac{\lambda}{\lambda + a}} = \frac{\lambda a^{x-1}}{(\lambda + a)^x} \quad (\text{A10})$$

E assim chegamos à função Poisson-exponencial truncada (equação 4), usada no exemplo do texto principal.

A ESTRUTURA E A DINÂMICA EVOLUTIVA DE REDES MUTUALÍSTICAS

Paulo R. Guimarães Jr.

Interações ecológicas entre indivíduos de espécies diferentes estão entre os principais componentes da biodiversidade. Atualmente, há um conjunto de teorias bem desenvolvido que visa compreender como interações ecológicas, como os mutualismos, moldam e são moldadas por processos evolutivos. Este corpo teórico se concentra no estudo de interações entre pares de espécies. Todavia, mesmo as interações interespecíficas mais íntimas são influenciadas por outras espécies na mesma localidade. De fato, a maior parte das interações interespecíficas envolve dezenas de espécies, resultando na formação de redes de interações. Recentemente, a estrutura das redes formadas por diferentes mutualismos começou a ser descrita por meio de métricas derivadas da teoria de grafos e da mecânica estatística. A despeito do estudo sobre a estrutura das redes mutualísticas estar apenas começando, um padrão geral parece emergir: a estrutura das redes mutualísticas está associada a poucos aspectos básicos da história natural dos mutualismos. Neste sentido, o grau de intimidade observado na interação entre indivíduos de espécies diferentes parece estar associado à estrutura das redes mutualísticas. Simulações numéricas sugerem que estas diferenças estruturais associadas ao grau de intimidade da interação, por sua vez, influenciam a dinâmica evolutiva de interações mutualísticas.

LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE ÉVOLUTIVE DES RÉSEAUX MUTUALISTES

Les interactions écologiques d'individus d'espèces différentes se trouvent parmi les composants les plus importants de la biodiversité. Il existe actuellement un ensemble de théories bien développées qui cherchent à expliquer la manière dont les interactions écologiques, telles que les mutualismes, déterminent et sont déterminées par des procès évolutifs. Ce corps théorique se consacre à l'étude des associations entre des paires d'espèces. Toutefois, même les interactions inter-spécifiques plus intimes sont influencées par d'autres espèces dans la même localité. En fait, la plupart des associations entre deux espèces met en cause des dizaines d'autres espèces, d'où la formation des réseaux d'interactions. Il n'était que récemment que la structure des réseaux formés de différents mutualismes a commencé à être décrite, à l'aide de certaines métriques dérivées de la théorie des graphes et de la mécanique statistique. En dépit de ces études de fraîche date, il paraît s'imposer un patron général: la structure des réseaux mutualistes est associée à un nombre bien réduit d'aspects de l'histoire naturelle des mutualismes. Dans ce sens, le degré d'intimité qui se dégage de l'interaction des individus d'espèces différentes semble associé à la structure des réseaux mutualistes. Des simulations numériques ont suggéré que les différences structurales résultant du degré d'intimité de telles associations ont des effets importants sur la dynamique de l'évolution des interactions mutualistes.

Introdução

Mutualismos são interações entre indivíduos de espécies diferentes em que todos se beneficiam¹. Em todos os ambientes, indivíduos de uma determinada espécie podem depender de interações mutualísticas com indivíduos de outras espécies para alimentação, proteção ou reprodução². Por exemplo, em muitos ambientes, formigas consomem néctar produzido por plantas que, por sua vez, elas protegem contra inimigos naturais³. Em recifes de coral, peixes limpadores sobrevivem quase exclusivamente do consumo de parasitas removidos de outras espécies de peixes, os clientes⁴. Em florestas tropicais, até 94% das espécies de plantas produzem sementes que são dispersas por animais frugívoros⁵. Consequentemente, mutualismos formam um componente central da biodiversidade, influenciando diferentes processos ecológicos e evolutivos⁶.

Nas últimas décadas, desenvolveu-se um conjunto de teorias que permitiu uma compreensão mais profunda da dinâmica evolutiva em pares de espécies ou em grupos pequenos de espécies que interagem⁷. Por exemplo, estas teorias predizem que a coevolução, definida como mudança fenotípica recíproca entre espécies⁸, depende, fundamentalmente, da história natural das interações, da estrutura geográfica das espécies, dos processos de adaptação local e da história evolutiva dos grupos envolvidos⁹. Todavia, uma série de estudos empíricos compreendendo mutualismos, como a polinização por insetos¹⁰, e outras interações interespecíficas, como a predação de sementes por aves¹¹ e de anfíbios por serpentes¹², demonstraram que as pressões seletivas associadas a uma interação são influenciadas pela presença de outras espécies em uma mesma localidade¹³. Estes pequenos grupos de espécies que interagem estão quase sempre imersos em redes de interações ainda maiores¹⁴, potencialmente envolvendo dezenas de espécies em uma mesma comunidade. Recentemente, um conjunto de estudos explorou os padrões estruturais observados em redes de interações entre espécies, principalmente através do uso de métricas derivadas da teoria de grafos e da mecânica estatística de redes complexas¹⁵ na caracterização de mutualismos¹⁶.

Mutualismos como redes complexas

Mutualismos, assim como teias tróficas¹⁷, populações de animais¹⁸, metabolismo celular¹⁹, a Internet²⁰ e sociedades humanas²¹, são sistemas formados por muitos elementos (por exemplo, espécies em mutualismos) interconecta-

- ¹ BRONSTEIN, J. L. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69:31-51, 1994.
- ² THOMPSON, J. N. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.
- ³ DIAZ-CASTELAZO, C. *et al.* Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality and ant foraging patterns. *Ecoscience*, 11:472-481, 2004.
- ⁴ CÔTE, I. M. Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology*, 38:311-355, 2000.
- ⁵ JORDANO, P. Fruits and frugivory. In: FENNER, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. Wallingford: CAB International, 2000.
- ⁶ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*
- ⁷ GOMULKIEWICZ, R. *et al.* Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *American Naturalist*, 156(2):156-174, 2000.
- NUISMER, S. L. Parasite local adaptation in a geographic mosaic. *Evolution*, 60(1):24-30, 2006.
- NUISMER, S. L. & OTTO, S. P. Host-parasite interactions and the evolution of ploidy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30):11036-11039, 2004.
- CASE, T. J. & TAPER, M. L. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species borders. *American Naturalist*, 155(5):583-605, 2000.
- GANDON, S. & MICHALAKIS, Y. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(3):451-462, 2002.

- ⁸ EHRLICH, P. R. & RAVEN, P. H. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18:586-608, 1965.
- ⁹ THOMPSON, J. N. & CUNNINGHAM, B. M. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, (417):735-738, 2002.
- ¹⁰ THOMPSON, J. N. & CUNNINGHAM, B. M. *Op. cit.* GOMEZ, J. M. *et al.* A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system. *Ecological Monographs*, 79(2):245-263, 2009.
- ¹¹ PARCHMAN, T. L. & BENKMAN, C. W. The geographic selection mosaic for ponderosa pine and crossbills: A tale of two squirrels. *Evolution*, 62(2):348-360, 2008.
BENKMAN, C. W.; HOLIMON, W. C. & SMITH, J. W. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution*, 55(2):282-294, 2001.
- ¹² GEFFENEY, S.; BRODIE, E. D. & RUBEN, P. C. Mechanisms of adaptation in a predator-prey arms race: TTX-resistant sodium channels. *Science*, 297(5585): 1336-1339, 2002.
BRODIE, E. D. & RIDENHOUR, B. J. The evolutionary response of predators to dangerous prey: Hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts. *Evolution*, 56(10): 2067-2082, 2002.
- ¹³ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*
- ¹⁴ OLESEN, J. M. *et al.* The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104(50):19891-19896, 2007.
- ¹⁵ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1):47-97, 2002.
GUIMERÀ, R. & AMARAL, L. A. N. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028): 895-900, 2005.

dos por interações (por exemplo, interações mutualísticas), compondo redes complexas²². Estas redes são chamadas de complexas em referência à ciência da complexidade²³, que estuda sistemas caracterizados por propriedades emergentes, isto é, padrões observados que resultam das interações entre os elementos do sistema e que não podem ser antecipados pelas propriedades individuais de cada elemento²⁴. Em redes complexas, a estrutura das interações entre elementos do sistema deve ser uma propriedade emergente, contendo informação sobre processos envolvendo os elementos do sistema²⁵. Caso a premissa de que mutualismos formam redes complexas seja verdadeira, então o estudo da estrutura dos mutualismos pode ajudar a inferir quais processos ecológicos e evolutivos organizam essas interações²⁶. Dessa forma, a descrição da estrutura é um passo fundamental no estudo das redes mutualísticas.

Uma rede pode ser descrita por meio de um grafo, uma coleção de pontos e linhas que conectam alguns destes pontos²⁷. Em redes mutualísticas, assim como em muitas redes ecológicas como teias tróficas²⁸, os pontos representam espécies e as linhas descrevem interações entre espécies²⁹. Redes mutualísticas, em geral, formam um tipo particular de grafo, conhecido como grafo bipartido. Em um grafo bipartido, há dois conjuntos de pontos e as linhas conectam apenas pontos de conjuntos diferentes³⁰, como em redes de polinização, nas quais há dois conjuntos de pontos (espécies de plantas e polinizadores) e as interações só ocorrem entre plantas e polinizadores³¹.

As redes mutualísticas podem também ser descritas por meio de matrizes³², em que linhas e colunas representam diferentes conjuntos de espécies (por exemplo: plantas e polinizadores) e os elementos da matriz representam possíveis interações. É importante notar que a informação contida na descrição de uma rede mutualística por meio de matrizes de interações e grafos bipartidos é idêntica³³. Em geral, um valor zero em um elemento da matriz indica que a interação não ocorreu. Por outro lado, valores positivos em um elemento da matriz descrevem a força da interação entre as duas espécies. Idealmente, essa força de interação deveria refletir a dependência ecológica entre as duas espécies. Na prática, são usados aspectos das interações possivelmente associados com a dependência ecológica como, por exemplo, o número de visitas de uma espécie de polinizador a uma espécie de planta³⁴. Mais frequentemente, no entanto, a única informação disponível é a simples ocorrência da interação entre duas espécies.³⁵

COSTA, L. d. F. *et al.* Characterization of complex networks: A survey of measurements. *Advances in Physics*, 56(1):167-242, 2007.
HARARY, F. *Graph Theory*. Reading: Addison-Wesley, 1969.

A estrutura das redes mutualísticas é, à primeira vista, muito complicada, podendo envolver dezenas de espécies e centenas de interações em um mesmo local (figura 1). No entanto, métricas simples permitem caracterizar, de forma quantitativa, diferentes aspectos da estrutura das redes mutualísticas³⁶.

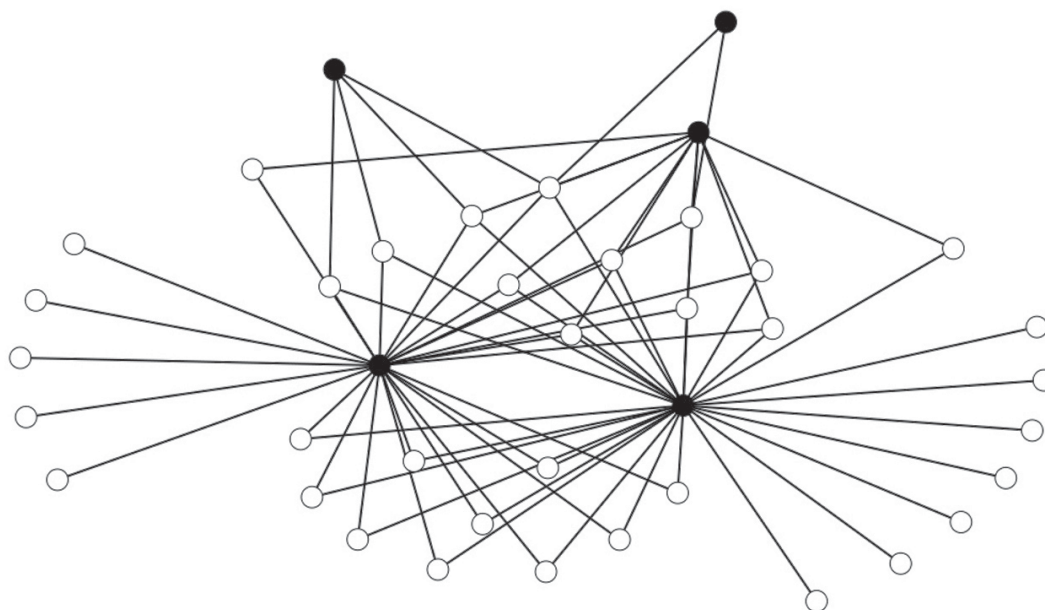


Figura 1: Grafo descrevendo a rede de interações (linhas) entre espécies de animais limpadores (pontos pretos) e clientes (pontos brancos) em Abrolhos, Brasil. Nesta interação, os peixes limpadores removem parasitas dos clientes em recifes de coral³⁷.

¹⁶ OLESEN, J. M. *et al.* The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 104(50):19891-19896, 2007.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3(1):51-54, 2007.
LEWINSOHN, T. M. *et al.* Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1):174-184, 2006.
BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312:431-433, 2006.

Neste contexto, mutualismos variam de forma marcante nos benefícios para as espécies participantes, ocorrem nos mais diferentes ecossistemas e incluem uma enorme variedade de espécies³⁸. Portanto, seria natural esperar que as propriedades estruturais das redes mutualísticas variassem consideravelmente com o tipo de mutualismo (por exemplo, polinização ou dispersão de sementes) e com as características do local onde a interação ocorre (por exemplo, composição de espécies ou características ambientais). No entanto, uma das maiores descobertas recentes sobre redes mutualísticas foi que a sua estrutura varia pouco e de forma previsível entre mutualismos³⁹. Tal generalidade na estrutura pode indicar que a organização dos padrões de interação observados em mutualismos está associada a poucos aspectos básicos da história natural dos mutualismos, e não a particularidades de cada tipo de interação.

A estrutura das redes mutualísticas

- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1):69-81, 2003.
- BASCOMPTE, J. *et al.* The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100(16):9383-9387, 2003.
- BLÜTHGEN, N. *et al.* Specialization, constraints, and conflicting Interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:341-346, 2007.
- GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:1797-1803, 2007.
- GUIMARÃES, P. R. *et al.* Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 273:2041-2047, 2006.
- OLLERTON, J. *et al.* Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemonefish and their hosts. *Proceedings of The Royal Society, B-Biological Sciences*, 274(1609): 591-598, 2007.
- ¹⁷ PASCUAL, M. & DUNNE, J. A. *Ecological Networks: linking dynamics in food webs*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- PIMM, S. L. *Food Webs*. Chicago: University Of Chicago Press, 2002.
- ¹⁸ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Vulnerability of a killer whale social network to disease outbreaks. *Physical Review E*, 76, 2007.
- LUSSEAU, D. *et al.* Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(1):14-24, 2006.
- ARAÚJO, M. S. *et al.* Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7):1981-1993, 2008.

Diferentes padrões estruturais podem ser observados em redes complexas, permitindo a inferência sobre os processos que organizam as redes estudadas e auxiliando na predição de como a estrutura das interações entre os elementos do sistema modulam processos de interesse⁴⁰. Por conseguinte, o estudo das redes complexas levou à criação de uma série de métricas que permitem a caracterização de diferentes padrões estruturais observados nestas redes.⁴¹ Em mutualismos, muitas pesquisas têm-se concentrado em alguns poucos padrões estruturais, principalmente porque tais padrões têm sido observados em diferentes redes, o que pode indicar que há princípios de organização gerais a todos os mutualismos⁴². Nesta parte do texto, eu reviso quatro dos padrões estruturais observados em redes mutualísticas. Todos os padrões estruturais que descrevo são caracterizados em redes binárias e eu os escolhi (1) por estarem entre os mais investigados em mutualismos, (2) por serem relativamente simples e (3) por estarem associados a conceitos de ecologia e evolução de mutualismos, incluindo especialização, coevolução difusa e compartimentalização. Outros estudos fornecem detalhes sobre métricas usadas para caracterizar redes quantitativas⁴³.

O aspecto fundamental do padrão de interação de uma espécie é o número de interações que a espécie estabelece com outras espécies na localidade (figura 2A). Em um grafo descrevendo as interações mutualísticas entre espécies, o número de interações de uma espécie i é dado pelo grau (em geral representado por k), definido como o número de linhas que incidem sobre o ponto que representa i ⁴⁴. O grau é, possivelmente, a medida mais simples de especialização⁴⁵. Uma espécie pode ser descrita como especialista se apresenta um grau baixo quando comparado aos graus das demais espécies na rede ou ao número de potenciais parceiros mutualísticos. Por exemplo, um beija-flor que visita apenas uma espécie de planta (grau igual a 1), em uma rede com uma centena de plantas com flores, é, em princípio, mais especialista que um outro polinizador que visita 20 espécies de plantas (grau igual a 20). Todavia, essa interpretação é baseada na premissa de que todas as interações são igualmente prováveis. Neste contexto, diferenças em abundância podem comprometer esta interpretação. Por exemplo, uma espécie pode ter um grau baixo simplesmente porque é pouco abundante⁴⁶. Neste caso, espécies com poucas interações não são necessariamente especialistas, mas podem ser apenas espécies que, por serem raras, interagem com poucas espécies⁴⁷.

- ¹⁹ RAVASZ, E. *et al.* Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. *Science*, 297(5586):1551-1555, 2002.
- ²⁰ ALBERT, R.; JEONG, H. & BARABASI, A. L. Internet – Diameter of the World-Wide Web. *Nature*, 401 (6749): 130-131, 1999.
- ²¹ LILJEROS, F.; EDLING, C. R. & AMARAL, L. A. N. Sexual networks: implications for the transmission of sexually transmitted infections. *Microbes and Infection*, 5(2):189-196, 2003.
- BARABASI, A. L. *et al.* Evolution of the social network of scientific collaborations. *Physica A*, 311(3-4): 590-614, 2002.
- WATTS, D. J. & STROGATZ, S. H. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature*, 393(6684):440-442, 1998.
- ²² ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- ²³ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- AMARAL, L. A. N. & OTTINO, J. M. Complex networks – Augmenting the framework for the study of complex systems. *European Physical Journal B*, 38(2): 147-162, 2004.
- ²⁴ AMARAL, L. A. N. & OTTINO, J. M. *Op. cit.*
- ²⁵ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*
- ²⁶ VAZQUEZ, D. P. *et al.* Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9):1445-1457, 2009.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:567-593, 2007.
- ²⁷ HARARY, F. *Op. cit.*
- ²⁸ PIMM, S. L. *Food Webs*. Chicago: University Of Chicago Press, 2002.
- ²⁹ MEMMOTT, J. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2:276-280, 1999.

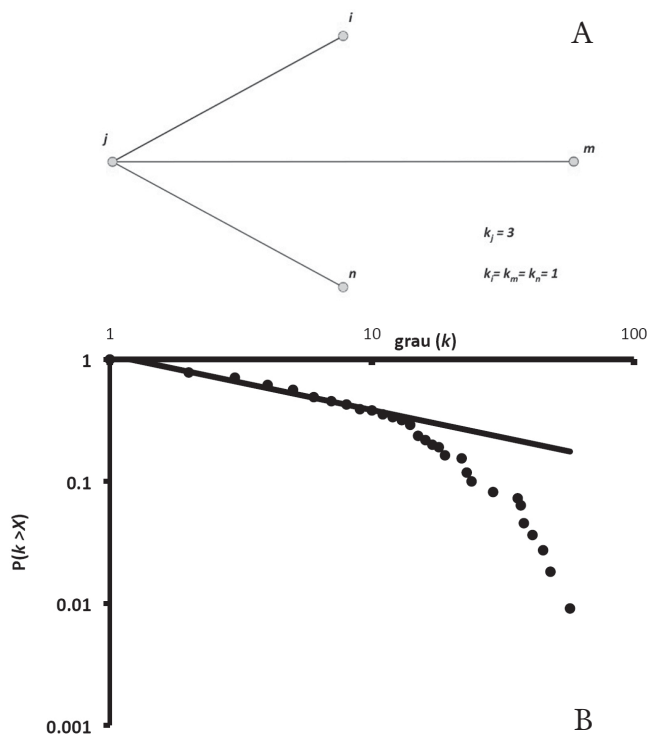


Figura 2: (A) Grau (k) é definido como o número de linhas que incide sobre um ponto. Em interações mutualísticas entre espécies de animais frugívoros e plantas produtoras de frutos, o grau representa o número de interações que uma espécie estabelece com outras espécies na rede. (B) Distribuição acumulativa do grau de 110 espécies de animais frugívoros (pontos pretos) em uma localidade de Mata Atlântica⁴⁸. A linha representa o decaimento esperado caso a distribuição seguisse uma lei de potência. Note que a probabilidade de se encontrar um frugívoro com grau alto decai mais rapidamente do que o predito pela lei de potência, indicando truncagem na distribuição do grau. Veja o texto para detalhes adicionais.

Em redes mutualísticas, os valores de grau variam muito entre espécies, indicando uma grande *heterogeneidade no número de interações*. Essa heterogeneidade pode ser caracterizada por distribuições do grau⁴⁹, isto é, funções que caracterizam a frequência relativa de pontos com determinados valores de grau, e que podem ser interpretadas como descritoras da probabilidade de se encontrar uma espécie com um certo número de interações⁵⁰. Redes mutualísticas são, em geral, pequenas quando comparadas com outras redes complexas⁵¹. Por exemplo, a maior rede de interações entre plantas e dispersores de sementes é formada por menos de 400 espécies⁵², enquanto a Internet, há dez anos atrás (1999), tinha o tamanho estimado de 8×10^8

- JORDANO, P. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal – Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *American Naturalist*, 129(5):657-677, 1987.
- ³⁰ HARARY, F. *Op. cit.*
- ³¹ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³² JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³³ HARARY, F. *Op. cit.*
- ³⁴ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
- ³⁵ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ³⁶ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ³⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ³⁸ THOMPSON, J. N. *Op. cit.* BRONSTEIN, J. L.; ALARCON, R. & GEBER, M. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172(3):412-428, 2006.
- ³⁹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.
JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
BLÜTHGEN, N. *et al.* *Op. cit.*
GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
VAZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85(5):1251-1257, 2004.

documentos⁵³. Como forma de reduzir os efeitos das flutuações estatísticas causadas pelo número pequeno de elementos, as distribuições do grau em redes mutualísticas são usualmente representadas como distribuições acumulativas do grau⁵⁴, que podem ser interpretadas como descritoras da probabilidade de se encontrar um grau igual ou maior do que um dado valor (figura 2B). Em redes de polinização e dispersão de sementes, a distribuição acumulativa, $P(k>K)$, em geral segue uma lei de potência, $P(k>K) \sim k^{-g}$, ou uma lei de potência truncada, $P(k>K) \sim k^{-g}e^{-k/k_x}$, em que K é um valor de grau, e é o número neperiano, g é a constante que descreve como a curva decai e k_x é a constante que determina o truncamento da distribuição. Três implicações importantes são derivadas da observação de que as redes de polinização e dispersão de sementes apresentam distribuições do grau que seguem leis de potência e leis de potência truncadas. Em primeiro lugar, redes mutualísticas apresentam uma grande quantidade de espécies com valores de grau pequenos (potencialmente especialistas), mas também uma quantidade não desprezível de espécies com valores de grau muito altos (generalistas)⁵⁵. Em segundo lugar, padrões similares foram observados em outras redes bióticas e abióticas⁵⁶. Modelos simples sugerem que estas distribuições de grau estão associadas a processos que favorecem o acúmulo de interações pelos pontos atualmente mais conectados (*anexo preferencial*)⁵⁷. Contudo, não está claro quais são os mecanismos que levam à ocorrência deste processo em redes mutualísticas. Por fim, mesmo sem a elucidação dos mecanismos subjacentes, a generalidade observada na ocorrência das leis de potência e de potência truncada sugere que redes mutualísticas são organizadas por processos similares e não relacionados a particularidades de cada rede mutualística.

A invariância na estrutura de redes mutualísticas é ainda melhor estabelecida para um outro padrão estrutural, o *aninhamento*⁵⁸. Aninhamento é, originalmente, um conceito usado em ecologia para descrever um dos possíveis padrões de distribuição de espécies entre ambientes discretos⁵⁹. Por exemplo, suponha duas ilhas com diferentes riquezas de espécies. A riqueza da ilha A, com menos espécies, está aninhada na riqueza da ilha B, com mais espécies, se as espécies que ocorrem em A também ocorrem em B. De forma análoga, uma rede de interações é dita aninhada quando, em geral, espécies com menor grau interagem com um subconjunto das espécies que interagem com as espécies dotadas de maior grau (figura 3). Consequentemente,

⁴⁰ ALBERT, R. & BARABASI, A. L. *Op. cit.*

⁴¹ Para detalhes adicionais veja COSTA, L. F. *et al.* *Op. cit.*, 2007.

⁴² BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. *Op. cit.*

⁴³ BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2006.

em uma rede aninhada, espécies generalistas (com valores de grau altos) em geral interagem entre si e com especialistas (com valores de grau baixos), mas especialistas raramente interagem entre si⁶⁰. O aninhamento pode ser medido por diferentes métricas⁶¹ e, neste sentido, a métrica mais popular – a temperatura da matriz⁶² – tem sido severamente criticada⁶³, principalmente por não ser consistente com o conceito de aninhamento⁶⁴.

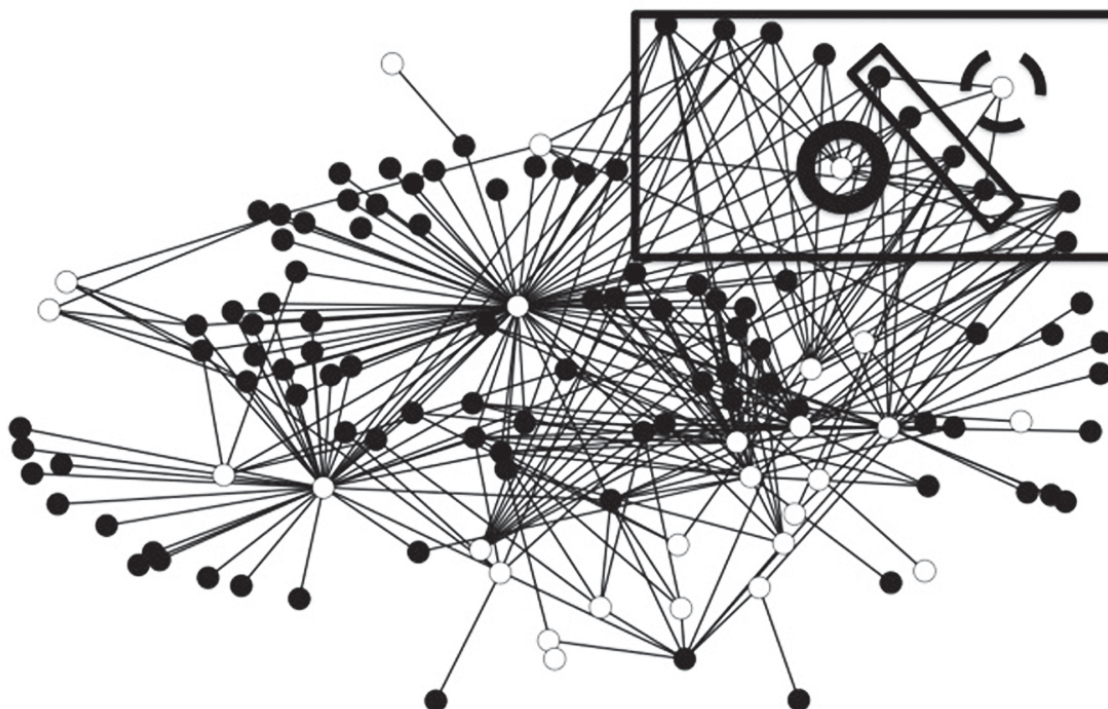


Figura 3: Grafo descrevendo a rede de interações entre plantas produtoras de néctar extra-floral (pontos pretos) e formigas protetoras (pontos brancos) em La Mancha, México⁶⁵. A espécie de formiga marcada com um círculo tracejado, uma espécie não-identificada de *Zacryptocerus*, interage com um subconjunto (retângulo menor) das espécies de planta que interage com a espécie marcada com um círculo contínuo, *Camponotus mucronatus* (retângulo maior). Logo, *Zacryptocerus* sp. está aninhada em *Camponotus mucronatus*.

⁴⁴ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.

⁴⁵ Para uma discussão mais detalhada veja: OLESEN, J. M. & JORDANO, P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83(9):2416-2424, 2002.

⁴⁶ JORDANO, P. *Op. cit.*, 1987.

Redes aninhadas são muito comuns em diferentes tipos de mutualismos, incluindo a polinização⁶⁶, a dispersão de sementes por vertebrados⁶⁷ e por formigas⁶⁸, a proteção de plantas produtoras de néctar extrafloral por formigas⁶⁹, a limpeza de clientes por animais limpadores⁷⁰ e interações entre anêmonas e peixes-palhaço⁷¹. Portanto, o processo que gera este padrão estrutural deve ser simples⁷², dada a grande variedade de mutualismos nos quais o aninhamento foi observado. Várias hipóteses foram propostas para expli-

- ⁴⁷ LEWINSOHN, T. M. *et al.*. *Op. cit.*, 2006.
VAZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. *Op. cit.*
KRISHNA, A. *et al.* A neutral-niche theory of mutualistic networks. *Oikos*, 2008. (in press).
- ⁴⁸ SILVA, W. S. *et al.*. *Op. cit.*
- ⁴⁹ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439):509-512, 1999.
- ⁵⁰ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵¹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Physical Review E*, 71(3):037101, 2005.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 249(2): 181-189, 2007.
- ⁵² SILVA, W. S. *et al.* Investigating fragility in plant-frugivore networks: a case study for the Atlantic Forest in Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world. In: DENNIS, A. *et al.* (Editors). *Commonwealth Agricultural Bureau International*. London: Wallingford, 2006. p. 561-578.
- ⁵³ LAWRENCE, S. & GILES, C. L. Accessibility of information on the web. *Nature*, 400(6740):107-109, 1999.
- ⁵⁴ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁵ JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁶ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. *Op. cit.*
MOSSA, S. *et al.* Truncation of power law behavior in "scale-free" network models due to information filtering. *Physical Review Letters*, 88(13):138071, 2002.
- ⁵⁷ BARABASI, A. L. & ALBERT, R. *Op. cit.*
MOSSA, S. *et al.*. *Op. cit.*

car o aninhamento, incluindo diferenças nas abundâncias das espécies que compõem a rede⁷³, processos coevolutivos⁷⁴, e a extinção preferencial de especialistas que interagem com outros especialistas⁷⁵. Todavia, apenas agora se está começando a testar as previsões das hipóteses acima. Por exemplo, um estudo recente descreveu que uma grande parte do padrão aninhado (60-70%) pode ser explicado por diferenças de abundância entre as espécies⁷⁶. Porém, uma grande parte do aninhamento em redes mutualísticas continua sem explicação.

Sabe-se, todavia, que o aninhamento é bastante comum em mutualismos conhecidos como facultativos (ou não-simbióticos), nos quais os indivíduos de uma determinada espécie podem interagir com muitos indivíduos de várias espécies durante a sua vida. Diferentemente, mutualismos simbióticos, em que indivíduos de espécies diferentes passam grande parte da vida associados, tais como nas interações entre plantas mirmecófitas e formigas protetoras que residem na planta, não apresentam aninhamento⁷⁷. A ocorrência de aninhamento demonstra que mutualismos facultativos estão estruturados de uma forma previsível e invariante⁷⁸. Por sua vez, este seria o primeiro passo para o abandono da idéia de coevolução difusa – uma descrição geral do processo coevolutivo que não permite hipóteses específicas – e para sua substituição por modelos de evolução baseados na estrutura aninhada e que levem a hipóteses testáveis e específicas sobre o processo evolutivo⁷⁹.

O fato de redes simbióticas não serem aninhadas, não implica que elas não possuam uma estrutura. De fato, redes simbióticas apresentam um padrão estrutural extremamente modular⁸⁰. *Modularidade* ocorre quando há grupos de espécies em uma rede que interagem mais entre si do que com outros grupos de espécies (figura 4). Tal padrão estrutural pode ser caracterizado por meio de várias métricas. No caso de redes simbióticas, o padrão é tão extremo que pode ser caracterizado por meio da simples contagem do número de sub-redes isoladas (também componentes da rede) que formam a rede simbiótica (figura 4). Há uma série de outras métricas que permitem a detecção de graus menos evidentes de modularidade⁸¹. É importante notar que há evidência de modularidade em redes mutualísticas facultativas, como as redes de polinização⁸². Todavia, essa modularidade nunca é tão extrema como nas redes simbióticas. A diferença estrutural entre redes de mutualismos facultativos e simbióticos sugere que um fator fundamental da história natural – o grau de intimidade entre os indivíduos das es-

- ⁵⁸ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁵⁹ ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. *Oecologia*, 96(3):373-382, 1993.
- ⁶⁰ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁶¹ ALMEIDA-NETO, M. *et al.* A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117:1227-1239, 2008.
- ⁶² ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. *Op. cit.*
- ⁶³ ALMEIDA-NETO, M. *et al.* *Op. cit.*, 2008.
ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P. R. & LEWINSOHN, T. M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116:716-722, 2007.
RODRÍGUEZ-GIRONÉS, M. A. & SANTAMARÍA, L. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33: 924-935, 2006.
- ⁶⁴ Para maiores detalhes veja: ALMEIDA-NETO, M. *et al.* *Op. cit.*, 2008.
- ⁶⁵ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁶⁶ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁶⁷ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.
- ⁶⁸ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
- ⁶⁹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.
- ⁷⁰ GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ⁷¹ OLLERTON, J. *et al.* *Op. cit.*, 2007.
- ⁷² GUIMARÃES, P. R. *et al.* The nested structure of marine cleaning... *Op. cit.*, 2007.
- ⁷³ LEWINSOHN, T. M. *et al.* *Op. cit.*, 2006.

pécies que interagem – está associado a diferenças na organização dos mutualismos⁸³. Nesse contexto, hipóteses de como se dá a dinâmica evolutiva em mutualismos preveem que mutualismos simbióticos favorecem especialização extrema, enquanto mutualismos facultativos favorecem o surgimento de convergência entre espécies (por exemplo, plantas produtoras de frutos convergem na forma e composição química de frutos)⁸⁴. Assim, é possível propor a hipótese de que diferenças na intimidade dos mutualismos favorecem diferentes dinâmicas evolutivas que acabam por deixar assinaturas em um outro nível de organização: a rede de interações de espécies em uma localidade. No entanto, a estrutura da rede não é apenas influenciada por processos ecológicos e evolutivos. Os padrões de interação observados nas redes mutualísticas podem por si só modular processos evolutivos⁸⁵.

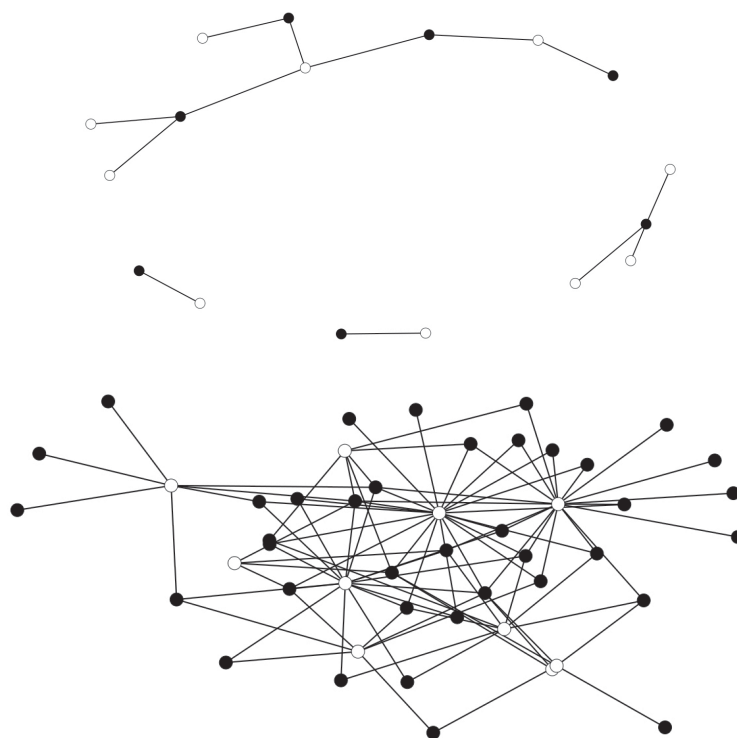


Figura 4: (A) Grafo descrevendo a rede de interações simbióticas entre plantas mirmecófitas (pontos pretos) e formigas (pontos brancos) na Amazônia, Brasil⁸⁶. O grande número de sub-redes isoladas revela o grau extremo de modularidade. (B) Diferentemente, em interações facultativas entre plantas produtoras de néctar extra-floral (pontos pretos) e formigas (pontos brancos) em San Benito, México⁸⁷ não se verificam sub-redes isoladas.

A dinâmica evolutiva das redes mutualísticas

Uma questão fundamental para o estudo de redes mutualísticas é entender como as propriedades estruturais da rede influenciam na dinâmica evolutiva⁸⁸. Tal compreensão permitirá avançar além de descrições mais simples do processo coevolutivo, como a coevolução difusa, para um entendimento de como a estrutura das interações multiespecíficas modula o processo evolutivo⁸⁹. Como a escala temporal dos processos evolutivos dificulta o estudo em campo⁹⁰, simulações numéricas podem ajudar a criar previsões sobre como a dinâmica evolutiva é influenciada pela estrutura da rede⁹¹.

Recentemente, uma série de estudos explorou as consequências da estrutura das redes mutualísticas para processos ecológicos, como extinções locais de populações⁹² e destruição de habitat⁹³. Todavia, o estudo dos processos coevolutivos ainda está no seu início. Neste sentido, em um estudo recente⁹⁴, simulações numéricas foram usadas para explorar a probabilidade de espécies apresentarem respostas evolutivas. *Resposta evolutiva* é um elemento fundamental do processo coevolutivo e ocorre quando uma mudança fenotípica observada em uma espécie é consequência de uma mudança fenotípica prévia em um parceiro. De fato, um evento de coevolução é o resultado de pelo menos dois eventos de respostas evolutivas. As simulações numéricas foram baseadas em modelos epidemiológicos simples e a probabilidade de uma espécie i responder a uma mudança em um parceiro mutualístico j , foi definida como $P(r_{ij}) = 1/k_i$, no qual k_i é o grau da espécie i . Dessa forma, espécies generalistas eram, em geral, menos propensas a responder à mudança de um parceiro mutualístico, enquanto especialistas extremos sempre responderam. As simulações consistiam em escolher uma espécie aleatoriamente para apresentar uma mudança evolutiva e contar quantas espécies respondiam a esta mudança.

Os resultados das simulações indicaram que as diferenças na estrutura das redes de mutualismos simbióticos e facultativos influenciam de forma marcante a dinâmica de resposta evolutiva. Mutualismos simbióticos, por apresentarem uma estrutura extremamente modular, favoreceram dinâmicas evolutivas mais previsíveis, em que cada mudança evolutiva quase sempre implicava pelo menos uma resposta evolutiva na rede. Todavia, a modularidade extrema das redes simbióticas restringiu o número máximo de espécies que respondia evolutivamente.

⁷⁴ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁷⁵ OLLERTON, J. *et al.* The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany*, 92(6):807-834, 2003.

⁷⁶ KRISHNA, A. *et al.* A neutral-niche theory of mutualistic networks. *Oikos*, 2008. (in press).

⁷⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁷⁸ BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.

⁷⁹ THOMPSON, J. N. *Op. cit.* BASCOMPTE, J. *et al.* *Op. cit.*, 2003.

⁸⁰ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007. FONSECA, C. R. & GANADE, G. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65(3):339-347, 1996.

⁸¹ ARAÚJO, M. S. *et al.* *Op. cit.*, 2008.

NOOY, W. de; MRVAR, A. & BATAGELJ, V. *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

GUIMERA, R. & AMARAL, L. A. N. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics-Theory and Experiment*, 2005.

⁸² OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. *Op. cit.*, 2007.

⁸³ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁴ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁸⁵ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁶ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

⁸⁷ GUIMARÃES, P. R. *et al.* *Op. cit.*, 2006.

⁸⁸ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

⁸⁹ THOMPSON, J. N. *Op. cit.*

- ⁹⁰ Veja ainda GOMEZ, J. M. *et al.*. *Op. cit.*, 2009.
- ⁹¹ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.
- ⁹² MEMMOTT, J.; WASER, N. M. & PRICE, M. V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 271 (1557):2605-2611, 2004.
- REZENDE, E. *et al.* Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448:925-929, 2007.
- ⁹³ FORTUNA, M. A. & BASCOMPTE, J. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9(3):278-283, 2006.
- ⁹⁴ GUIMARÃES, P. R. *et al.* Interaction intimacy affects structure... *Op. cit.*, 2007.

Agradecimentos a Flávia M. D. Marquitti e Mariana M. Vidal por revisarem o manuscrito. As idéias apresentadas são resultado de discussões com pesquisadores, como John N. Thompson, Pedro Jordano, Jordi Bascompte, Sérgio F. dos Reis, Victor Rico-Gray e Marcus A. M. de Aguiar. Merece referência, ainda, a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro.

Paulo R. Guimarães Jr. é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Ecologia e professor do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
prguima@ib.usp.br

Nas redes de mutualismos facultativos, diferentemente, a maior parte das mudanças evolutivas não apontava nenhuma resposta evolutiva, mas, ocasionalmente, um grande número de espécies respondia simultaneamente à mudança em um único parceiro mutualístico. Tal resultado é uma consequência do aninhamento dos mutualismos facultativos. Como redes mutualísticas são aninhadas, as espécies que tinham poucas interações quase sempre interagiam com espécies com muitas interações e, conseqüentemente, com baixa probabilidade de apresentar uma resposta evolutiva. Por outro lado, nas ocasiões em que um generalista apresentava mudança evolutiva, muitos dos seus parceiros mutualísticos eram especialistas e, logo, apresentavam grande probabilidade de responder evolutivamente.

Esses resultados levaram a hipóteses específicas sobre como se dá o processo evolutivo em redes mutualísticas e também sobre como ele depende do grau de intimidade das interações. Em interações simbióticas, espera-se que a dinâmica evolutiva previsível e independente das sub-redes favoreça a diferenciação de características entre espécies em diferentes sub-redes. Em contrapartida, espera-se que o processo evolutivo das redes de mutualismos facultativos seja governado pelas espécies “supergeneralistas” que apresentam um grande número de interações.

Conclusão

Após décadas de estudo de teias tróficas, o estudo de outros tipos de redes ecológicas está apenas começando. Com a descoberta recente de alguns padrões gerais, é o momento de tentar investigar a origem e as implicações da estrutura das redes mutualísticas. Neste sentido, a abordagem de redes complexas é mais do que uma ferramenta para descrição de dados comunitários de mutualismos. Associada às teorias previamente desenvolvidas para entender ecologia e evolução de espécies, a descrição da estrutura e dinâmica de redes mutualísticas poderá nos ajudar a compreender como essas interações, tão fundamentais para a manutenção da biodiversidade, estão organizadas e evoluem.



GRÁFICA EDITORA
Pallotti
IMAGEM DE QUALIDADE

Av. Presidente Vargas, 115 - Santa Maria, RS - Fone: (55) 3220.4500 - Fax (55) 3220.4513 - graficasm@pallotti.com.br