



Ancrer les interactions écologiques dans leur réalité physico-chimique pour mieux les saisir

Mehdi Cherif

► To cite this version:

Mehdi Cherif. Ancrer les interactions écologiques dans leur réalité physico-chimique pour mieux les saisir. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, école doctorale sciences et environnement, 2024. <tel-04723994>

HAL Id: tel-04723994

<https://hal.inrae.fr/tel-04723994v1>

Submitted on 7 Oct 2024

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

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



HAL Authorization



*Ancrer les interactions écologiques dans leur réalité
physico-chimique pour mieux les saisir*

MEHDI CHERIF

Chargé de Recherche

UR Écosystèmes Aquatiques et Changements Globaux

INRAE

50 Avenue de Verdun, 33612 CESTAS | (+33) 05 57 89 08 00 | mehdi.cherif@inrae.fr

Soutenue le 25/09/2024

Devant le jury composé de :

Dr Vincent Calcagno , Directeur de Recherche HDR, INRAE, Sophia Agrobiotech	Rapporteur
Dr Elisa Thebault , Chargée de Recherche HDR, CNRS, laboratoire iEEE Paris	Rapporteuse
Dr Isabelle Gounand , Chargée de Recherche, CNRS, laboratoire iEEE Paris	Rapporteuse
Pr Benoît Sautour , Professeur des Universités, Université de Bordeaux	Examineur
Dr Sakina-Dorothée Ayata , Maîtresse de conférences HDR, Sorbonne Université	Examinatrice
Dr Olivier Maury , Directeur de Recherche, IRD, UMR Marbec Sète	Examineur
Dr Paul Marchal , Chargé de Recherche, IFREMER, Centre Manche-Mer du Nord	Examineur
Pr Sebastian Diehl , Professeur des Universités, Université d'Umeå, Suède	Examineur

1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE	4
1.1. PREMIERES APPROCHES THEORIQUES POUR L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES	4
1.2. INTRODUCTION AUX APPROCHES MECANISTES DE L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES	5
1.3. L'INDIVIDU COMME CENTRE NEURALGIQUE DE L'ETUDE DES INTERACTIONS TROPHIQUES	7
1.4. LE ROLE DES FACTEURS ABIOTIQUES DE L'ENVIRONNEMENT	9
1.5. LES APPORTS DE L'APPROCHE STOECHIMETRIQUE POUR L'ETUDE DES INTERACTIONS TROPHIQUES	10
1.6. LES MODELES METABOLIQUES DE CROISSANCE POUR L'INTEGRATION DES FACTEURS ABIOTIQUES	12
1.7. RESUME	15
2. PANORAMA DE MES TRAVAUX DE RECHERCHE PASSES ET PRESENTS	16
2.1. STOECHIMETRIE ET INTERACTIONS TROPHIQUES	16
2.2. CHANGEMENTS D'ECHELLES ET CONFUSION DES NIVEAUX EN STOECHIMETRIE	19
2.3. ROLE DES FACTEURS ABIOTIQUES.	20
2.4. ROLE DU MOUVEMENT ET DEVELOPPEMENT DU CADRE ECOMECANIQUE	22
2.5. STRUCTURE ET REPONSE DU RESEAU PLANCTONIQUE AUX FACTEURS PHYSIQUES DE LA COLONNE D'EAU	28
2.6. STOECHIMETRIE ET METABOLISME : DE L'ECHELLE DE L'INDIVIDU A CELLE DE LA POPULATION	32
2.7. RESUME	35
3. RECHERCHES FUTURES	35
3.1. CADRE THEORIQUE POUR L'INCLUSION DES FACTEURS PHYSIQUES DANS LES INTERACTIONS ECOLOGIQUES	35
3.2. VERS UNE DESCRIPTION GENERIQUE DU MOUVEMENT	36
3.3. VERS UNE METHODE POUR MODELISER L'EFFET DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES INTERACTIONS ECOLOGIQUES	39
3.4. LE PROJET COHESION (CONSEQUENCES DES OUVRAGES HYDRAULIQUES A L'ÉCHELLE DE VIE DES POISSONS)	41
3.5. OBJECTIFS A PLUS LONG TERME	43
4. CONCLUSIONS	45
5. REFERENCES	46

1. Contexte scientifique

Les interactions trophiques (exploitation d'une ressource par un consommateur pour satisfaire ses besoins en énergie ou en matière) sont parmi les interactions écologiques les plus étudiées parmi toutes les formes d'interactions existantes (compétition, prédation, mutualisme, reproduction, parasitisme, etc., (compétition, prédation, mutualisme, reproduction, parasitisme, etc., [Ings et al. 2009](#)). J'y ai moi-même consacré la majeure partie de mes travaux de recherche, passés et présents. En règle générale, chaque consommateur exploite plus d'une ressource, et chaque ressource est consommée par plus d'un consommateur. Il en résulte un réseau d'interactions trophiques croisées, dont l'étude est nécessaire, même si l'on ne s'intéresse qu'à une espèce, ou une interaction trophique, en particulier ([Hui 2012](#)). Pour un nombre d'espèces élevées, le nombre d'interactions trophiques atteint très vite un très grand nombre, faisant des réseaux trophiques des objets très complexes. Les écologistes qui s'y sont intéressés ont très vite cherché à s'appuyer sur des théories et des méthodologies pour les guider vers une compréhension maîtrisable des réseaux.

1.1. Premières approches théoriques pour l'étude des réseaux trophiques

D'abord baignée de thermodynamique ([Lindeman 1942](#)), l'étude des réseaux trophiques s'est préoccupée de comprendre les règles régissant les flux d'énergie d'un organisme consommateur à un autre, et l'accumulation de biomasse au sein de certaines espèces ([Patten 1959](#), [Welch 1968](#)). De cette approche, l'écologie actuelle a hérité des concepts importants, tels que pyramides de biomasses et rendements de production entre niveaux trophiques. Mais cette approche a conduit aussi à une vision réductrice de la structure des réseaux trophiques, en regroupant de nombreuses espèces aux propriétés écologiques et aux dynamiques populationnelles parfois très différentes au sein d'ensembles uniques, appelés niveaux trophiques (Figure 1 A). Bien que très populaire, ce concept souffre de nombreux défauts, car une même espèce, voire un même individu peut appartenir à divers niveaux trophiques, selon sa taille et les variations de son régime alimentaire ([Cousins 1987](#), [Burns 1989](#)).

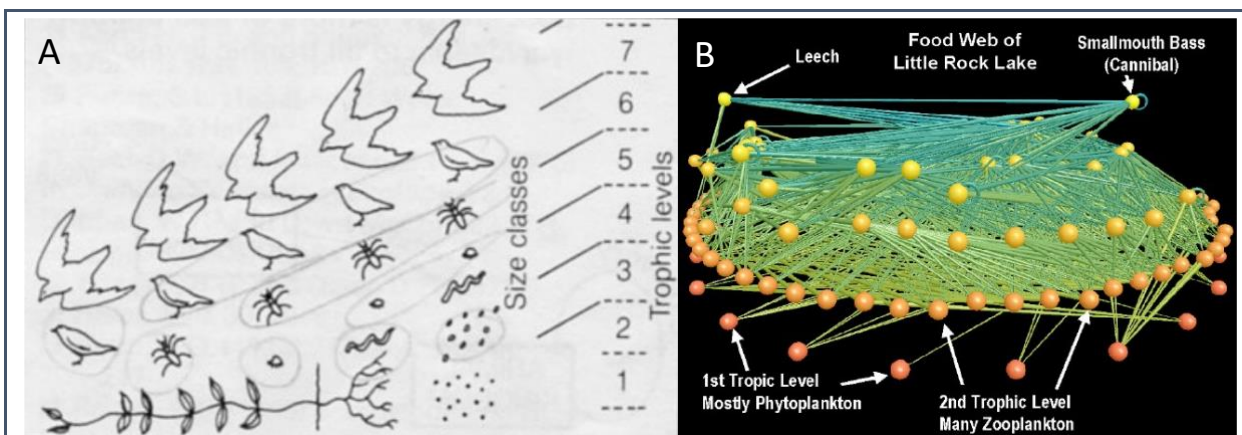


Figure 1 : A) Représentation des interactions trophiques entre organisme sous forme de niveaux trophiques, chaque niveau (producteurs primaires et détritus végétaux, herbivores et décomposeurs, consommateurs primaires, consommateurs secondaires) se nourrissant exclusivement du niveau précédent (d'après [Cousins 1987](#)). À noter cependant, qu'étant donné les changements de régime possible avec la croissance d'un même organisme, une même espèce peut appartenir à plusieurs niveaux trophiques. B) Représentation en 3D du réseau trophique du lac Little Rock, Wisconsin, sous forme de nœuds, pour les espèces, et d'arêtes, pour les interactions réalisées entre espèces. Voir Yoon et al. ([2014](#)) pour une présentation détaillée de cette méthode de visualisation et d'analyse des réseaux trophiques.

Se basant plutôt sur une description taxonomique, l'article fondateur de May (1972) sur le lien entre complexité et stabilité des réseaux trophiques inaugura un changement majeur d'orientation. En considérant le réseau comme un graphe, un système de nœuds (les espèces) liées par des coefficients d'interactions fixes (de valeurs positives ou négatives selon l'effet d'une espèce sur une autre), un pan de recherche sur le lien entre la structure, la dynamique et la stabilité des réseaux se mit en place. Partant du constat que la diversité spécifique est un facteur déstabilisant, dans les réseaux pour lesquels les forces d'interaction sont distribuées *aléatoirement*, les recherches suivantes ont dégagé les facteurs structurels des réseaux qui contribuent à leur stabilité : organisation en modules (Kondoh 2008), compétition intraspécifique (Barabás et al.2017), prévalence des interactions faibles (Kadoya et al.2018), tailles relatives des proies et des prédateurs (Brose et al.2006), etc. Finalement, ces résultats montrent que l'approche en graphe nécessite l'introduction de contraintes ad-hoc, déduites d'analyses statistiques préalable des réseaux trophiques naturels (Allesina et al.2015, Gellner et al.2023). Son pouvoir prédictif est donc restreint (Yang et al.2019). Globalement, l'approche en graphe a contribué à dessiner les contours d'une représentation de plus en plus abstraite des réseaux trophiques, les réduisant à des objets mathématiques, aux propriétés intrinsèques immuables (connectance, distribution des liens entre espèces, etc.), caractérisés par leurs seules topographies, sans référence explicite à leurs environnements physiques ou chimiques (Figure 1 B).

1.2.Introduction aux approches mécanistes de l'étude des réseaux trophiques

Mes travaux de recherches se basent sur une approche différente mais complémentaire aux approches décrites précédemment. Elle part du principe qu'une interaction trophique, plutôt que d'être une propriété générique d'une espèce, est d'abord un acte concret entre différents individus qui s'inscrit dans un lieu et un instant donné. Les propriétés des organismes, qu'elles soient déterminées par leur appartenance spécifique ou qu'elles leurs soient individuelles, interagissent donc avec les propriétés physiques et chimiques de leur environnement immédiat pour déterminer l'occurrence, la nature et l'intensité de l'interaction (Figure 2).



Figure 2 : Illustration de l'importance de l'interaction entre propriétés de l'environnement (luminosité, paysage sonore, complexité du couvert végétal, etc.) et propriété des individus (mode de locomotion, vision, audition, taille, vitesse de déplacement, etc.) dans la détermination du résultat de l'interaction individuelle entre un prédateur et sa proie (ici, entre un oiseau de proie nocturne et un rongeur) (photo : licence libre, <https://pxhere.com/en/photo/775132>).

Aussi évidente que puisse paraître l'idée que les propriétés des espèces (leurs « traits biologiques ») déterminent en grande partie leurs interactions trophiques, l'analyse systématique de cette hypothèse a attendu les dernières années pour être entreprise, du fait de nombreux obstacles (Laigle et al.2018,

Marjakangas et al.2022). En effet, plus les espèces étudiées sont diverses, plus les traits biologiques à considérer sont nombreux et disparates, faisant ainsi appel à de nombreuses disciplines, de l'anatomie à l'écophysiologie, en passant par l'éthologie (Gallagher et al.2020). Cependant, un trait ressort de la plupart des études, la taille corporelle. Étude après étude confirment le rôle structurant de la taille corporelle des organismes (voir par exemple, Warren & Lawton 1987, Cohen et al.1993, Woodward & Hildrew 2002, Eklöf et al.2013, Murphy et al.2023). De façon générale, plus un prédateur est gros, et plus la gamme de taille de ses proies, et leur taille moyenne, augmente, et plus l'effet négatif du prédateur sur la population de ses proies est important (voir Brose et al.2019 pour une analyse récente et complète du sujet). Ce rôle central de la taille corporelle permet de construire des modèles qui prédisent tous la structure des réseaux trophiques avec une précision acceptable, malgré des présupposés différents (voir entre autres, Cohen et al.1993, Williams & Martinez 2000, Eklöf et al.2013, Gravel et al.2013, Desjardins-Proulx et al.2019, Murphy et al.2023). Mais ce que tous ces modèles ont en commun, c'est d'être, à des degrés plus ou moins importants, phénoménologiques. La plupart de ces modèles utilisent en effet une approche statistique (Eklöf et al.2013, Gravel et al.2013), de l'apprentissage machine (Desjardins-Proulx et al.2019), ou une règle empirique préétablie (Cohen et al.1993, Williams & Martinez 2000, Murphy et al.2023), en plus de règles allométriques liées à la taille corporelle, pour déterminer si une interaction aura lieu entre deux espèces données. Un des modèles les plus aboutis en terme mécanistes est le « Allometric Diet Breadth Model » de Petchey et al. (2008). Ce modèle se base sur la théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture, influencée par les tailles corporelles des proies et des prédateurs, pour estimer l'occurrence d'interactions trophiques entre espèces (Figure 3).

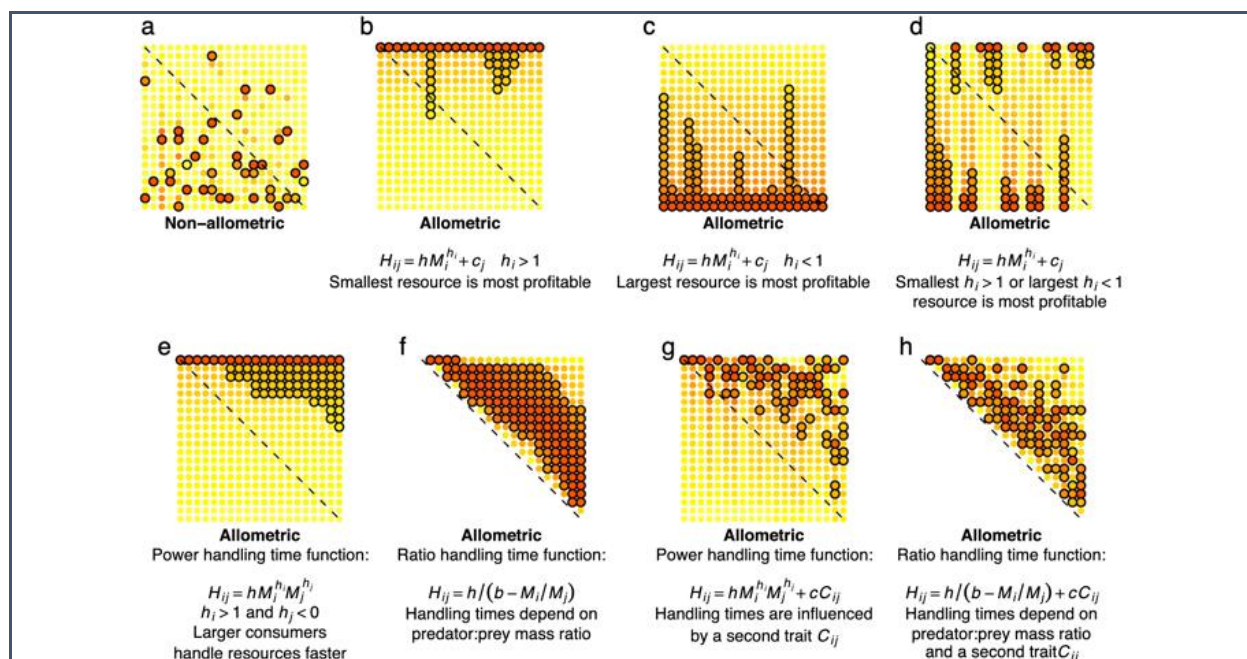


Figure 3 : Structures de réseaux trophiques (sous forme de matrices de prédation) prédites par l'« Allometric Diet Breadth Model ». Dans une matrice de prédation, les colonnes représentent les espèces prédatrices (ordonnées par taille croissante) et les lignes, les proies (ordonnées par taille croissante). La couleur indique la profitabilité d'une proie pour un prédateur prédite par le modèle (croissante du jaune au rouge). Les cercles noirs indiquent les interactions observées pour 15 réseaux trophiques publiés par ailleurs. Les panneaux **a** à **h** correspondent à des hypothèses différentes quant à l'effet de la taille sur l'intensité de l'interaction entre un prédateur et sa proie. Notamment, pour (**a**) : pas d'effet allométrique, (**b-d**) : la profitabilité de la proie dépend de sa taille, (**e-f**) : le temps de manipulation dépend de l'allométrie et (**g-h**) : un deuxième trait (déterminé empiriquement) est inclus (D'après la figure 1 de Petchey et al. 2008).

Il faut cependant remarquer que l'effet allométrique lui-même (l'effet de la taille corporelle) reste formulé de façon empirique et que la nature de cette formulation a un impact considérable sur les prédictions générées par le modèle (Thierry et al.2011, comparer les panneaux b à h de la Figure 3, qui représentent chacun une formulation différente).

C'est là un des talons d'Achille de l'approche allométrique des réseaux trophiques : les bases mécanistes de l'effet de la taille corporelle sur les interactions entre individus ne sont pas encore comprises. Il existe bien sûr des hypothèses pour expliquer l'origine de cette allométrie (Ortiz et al.2023), notamment la « Gape Limitation » qui postule que la taille de la bouche du prédateur, proportionnelle à sa taille corporelle, dicte la taille maximale des proies qu'il peut ingérer (Segura et al.2014). Cette hypothèse ne s'applique malheureusement qu'aux prédateurs capturant leur proie avec leur bouche, comme les poissons (Schmitt & Holbrook 1984) et les lézards (de Marco et al.1985), sans utiliser leurs membres ou d'outils. Autre hypothèse, les gros prédateurs choisiraient des proies plus grosses, et plus riches en énergie pour satisfaire leurs besoins plus grands en énergie (Carbone et al. 1999). L'importance de l'histoire évolutive et des relations phylogénétiques est aussi soulignée (Naisbit et al.2011). Mais ces différentes hypothèses n'ont toujours pas été articulées et intégrées en un seul cadre théorique cohérent. Il n'est donc toujours pas possible d'expliquer, par exemple, pourquoi les vertébrés ectothermes consomment de plus petites proies que les endothermes (Brose et al.2006), ni pourquoi c'est le cas aussi des prédateurs aquatiques par rapport aux prédateurs terrestres (Brose et al.2019).

1.3.L'individu comme centre névralgique de l'étude des interactions trophiques

Il n'existe pas (encore ?) de théorie ou de paradigme alternatif répondant de façon synthétique aux lacunes que je viens de souligner. Des tentatives de dépassement ont été faites sur des points différents. En effet, de plus en plus de chercheurs recommandent de ne plus s'arrêter à l'échelle de l'espèce, mais de descendre plutôt au niveau de la population (Poisot et al. 2015), voire des individus (Ings et al. 2009). En effet, selon les conditions locales, et selon leurs abondances locales, des populations différentes d'une même espèce n'interagiront pas forcément avec les mêmes espèces. Une population abondante de prédateurs aura tendance à être généraliste par exemple, et une population rare de proies échappera à de nombreuses espèces de prédateurs (Poisot et al. 2015). Les traits biologiques impliqués dans les interactions trophiques varient aussi entre populations, que ce soit dû à des variations génétiques ou phénotypiques (Moya-Laraño 2011). À l'intérieur même d'une population, les traits des individus varient (Woodward & Warren 2007). En particulier, pour de nombreuses espèces, les individus montrent de remarquables changements morphologiques et biochimiques au fur et à mesure de leur croissance, ce qui conduit souvent à des changements de régime alimentaire (Nakazawa 2015). Par ailleurs, en dehors de toute cause génotypique ou développementale, les individus d'une même population peuvent montrer des préférences individuelles, se spécialisant sur quelques types de proies seulement, parmi toutes celles disponibles (Bolnick et al.2003). Quelle qu'en soit l'origine, cette variabilité inter-individuelle a des conséquences certaines sur la structure et la dynamique des réseaux trophiques (Bolnick et al. 2011). Ces approches centrées sur l'individu comme acteur plutôt que sur l'espèce ouvrent de nouvelles perspectives sur les interactions trophiques, en focalisant l'attention sur le processus de consommation lui-même, plutôt que sur sa résultante au niveau de l'espèce. En s'intéressant à ce processus, on peut appréhender de manière plus mécaniste les effets des facteurs qui influencent directement les interactions, tels que comportements des organismes et facteurs de l'environnement, et même en dériver des formulations quantitatives. Pour preuve, l'approche suivie par Holling (1958, 1959a, b, 1965), très similaire, a permis de définir la réponse fonctionnelle (le taux de consommation de proies par un prédateur en fonction de la densité de proies) ainsi que la réponse numérique (le taux de reproduction du consommateur en fonction de la densité de proies) de façon générique et quantitative (Error! Reference source not found.).

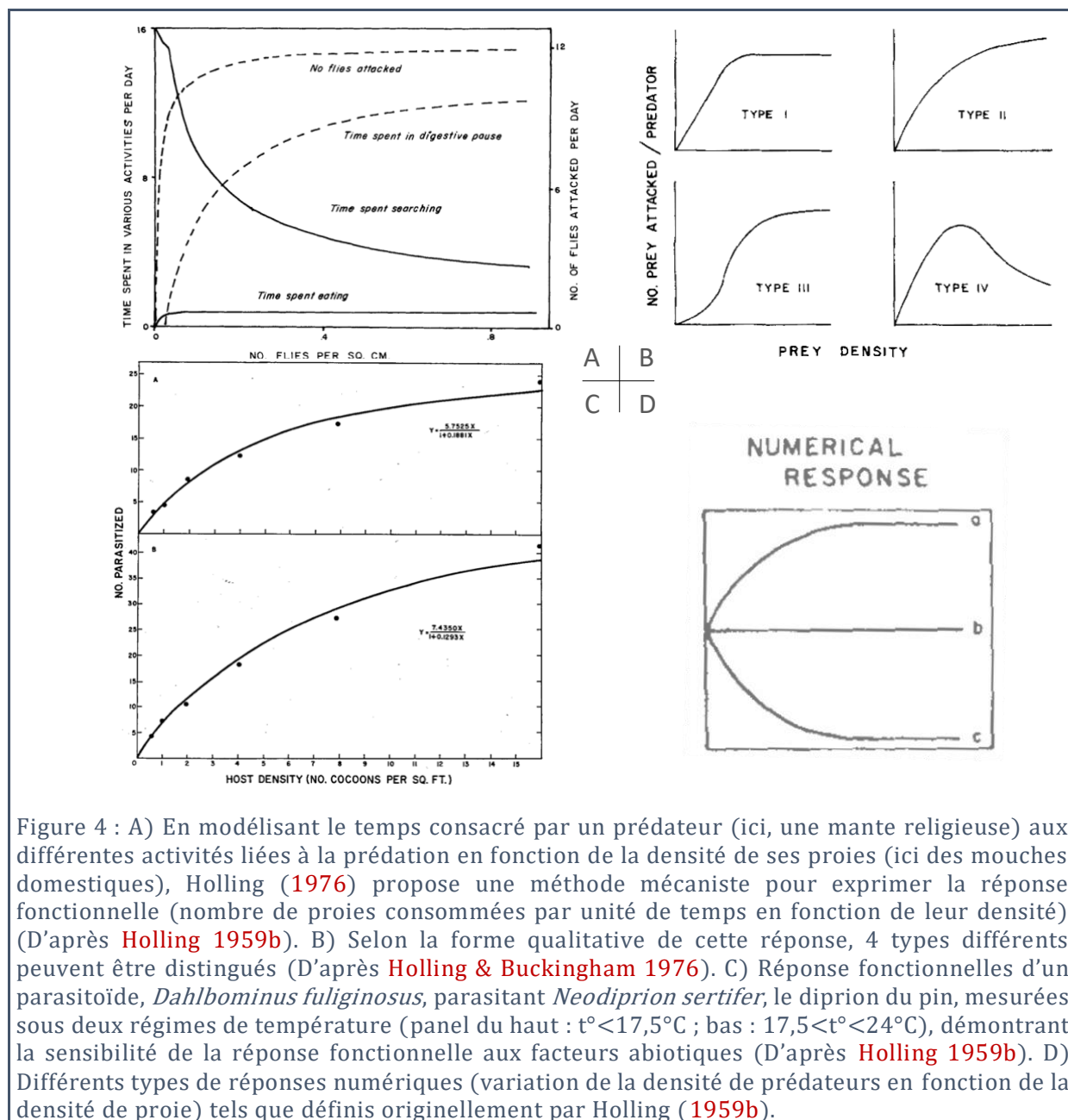


Figure 4 : A) En modélisant le temps consacré par un prédateur (ici, une mante religieuse) aux différentes activités liées à la prédation en fonction de la densité de ses proies (ici des mouches domestiques), Holling (1976) propose une méthode mécaniste pour exprimer la réponse fonctionnelle (nombre de proies consommées par unité de temps en fonction de leur densité) (D'après Holling 1959b). B) Selon la forme qualitative de cette réponse, 4 types différents peuvent être distingués (D'après Holling & Buckingham 1976). C) Réponse fonctionnelles d'un parasitoïde, *Dahlbominus fuliginosus*, parasitant *Neodiprion sertifer*, le diprion du pin, mesurées sous deux régimes de température (panel du haut : $t^{\circ} < 17,5^{\circ}\text{C}$; bas : $17,5 < t^{\circ} < 24^{\circ}\text{C}$), démontrant la sensibilité de la réponse fonctionnelle aux facteurs abiotiques (D'après Holling 1959b). D) Différents types de réponses numériques (variation de la densité de prédateurs en fonction de la densité de proie) tels que définis originellement par Holling (1959b).

Ces notions de réponses fonctionnelles et numériques ont connu un grand succès en écologie, et sont maintenant mesurées en routine en laboratoire (Uiterwaal et al. 2018) et utilisées comme composant de bases dans les modèles (Abrams 2022) par tous les chercheurs s'intéressant aux interactions trophiques. Il faut noter cependant que son usage subséquent par les écologistes est resté majoritairement phénoménologique, la plupart des études réutilisant l'un ou l'autre des types de réponses fonctionnelles définies par Holling (type I, II, III ou, plus rarement IV ; voir Holling & Buckingham 1976), plutôt que d'en redériver une expression mécaniste à partir des conditions spécifiques de chaque étude. Malgré tout, de nombreux chercheurs ont tenté de revisiter les bases de la réponse fonctionnelle, pour y ajouter l'effet d'autres facteurs dans sa formulation mathématique, ou dans l'expression de ses paramètres. On peut souligner en particulier, l'inclusion de plusieurs types de proies alternatives (Oaten & Murdoch 1975), de comportements adaptatifs (Abrams & Matsuda 2004), de défenses anti-prédateurs (Feng et al. 2008) et d'interférences entre prédateurs (Ginzburg & Damuth 2022). Il est à noter que ces processus restent biotiques (voir la revue par Abrams 2022). Or, comme montré par Holling en 1959 déjà (Error! Reference

source not found. C), la réponse fonctionnelle dépend également fortement de divers facteurs abiotiques. Parmi les facteurs abiotiques considérés, la température figure en bonne place (Englund et al. 2011, Sentis et al. 2012), même si complexité de l'habitat et hétérogénéité spatiale ont été largement étudiés également (Hauzy et al. 2010, Barrios-O'Neill et al. 2015). D'autres facteurs ont aussi été pris en compte, tels que luminosité (Townsend & Risebrow 1982), conditions climatiques (Nilsen et al. 2009) et type de substrat (South et al. 2019). Cet effort de recherche est toutefois resté en majorité expérimental et phénoménologique. Peu d'études ont cherché à introduire sur des bases mécanistes ces facteurs abiotiques dans l'expression mathématique de la réponse fonctionnelle, dans le même esprit que les études d'Holling. Ces dernières années ont vu cependant des tentatives pour une introduction plus systématique de l'environnement physique dans la formulation de la réponse fonctionnelle et dans la quantification de la prédation de façon plus générale.

1.4. Le rôle des facteurs abiotiques de l'environnement

Les facteurs abiotiques de l'environnement, à même d'affecter les interactions entre organismes peuvent se classer en deux grandes catégories : facteurs physiques et facteurs chimiques.

Parmi les facteurs physiques considérés, on retrouve la géométrie du milieu, et en particulier sa dimensionnalité. De façon contre-intuitive, ces travaux montrent que les prédateurs chassant en 3 dimensions (par exemple en milieu pélagique ou aérien), ont tendance à rencontrer leurs proies de façon plus fréquente que des prédateurs de même taille, mais chassant en 2 dimensions (Pawar et al. 2012). Cela permet aux prédateurs en 3D de se nourrir de proies avec des tailles relatives plus petites que les prédateurs en 2D (Pawar et al. 2019). En ajoutant le type de milieu (aquatique versus terrestre) comme facteur, Carbone et al. (2014) expliquent la diminution de la taille maximale des proies capturées par les prédateurs vertébrés aquatiques (voir par ex., le cas des cétacés mysticètes) par leur plus grande capacité à couvrir de grandes distances à moindre coût énergétique à la recherche de proie. Tucker et al. (2016), toujours à la recherche d'explications aux variations de tailles de proies en fonction de la taille de prédateurs dans différents milieux évoquent des facteurs supplémentaires : l'hétérogénéité et la présence de refuges en milieu terrestre d'une part, et l'adaptation des organes de locomotion au milieu aquatique d'autre part, ce qui empêche leur utilisation pour immobiliser les proies de grosse taille. Le point commun à tous ces arguments, c'est la centralité du mouvement des organismes, c'est-à-dire, leur capacité à se déplacer, pour capturer les proies ou, pour ces dernières, à échapper à leur prédateur. Je reviendrai longuement sur l'importance du mouvement dans l'étude des interactions trophiques, voire dans l'étude de la majorité des processus écologiques.

Pour ce qui est des facteurs chimiques, il est surprenant de noter que leur influence sur la réponse fonctionnelle des organismes a été bien peu étudiée, ceci malgré les nombreuses sources de pollutions anthropiques qui ont altéré l'environnement chimique à l'échelle de la biosphère : pluies acides, métaux lourds, eutrophisation, molécules synthétiques, etc. La liste est longue et leurs effets sur l'environnement profonds (Cribb 2021). Malgré cela, seules quelques références ont été publiées, notamment sur l'effet négatif de l'anoxie sur la prédation, une condition assez répandue dans les milieux aquatiques (Sandberg 1994, Tallqvist et al. 1999, Nestlerode & Diaz 1998). Une poignée d'études supplémentaires se sont intéressées à l'effet du pH (Chaturvedi & Misra 2019), du CO₂ (Allan et al. 2013, Daravath & Chander 2022), et du potentiel redox (Gribben & Wright 2014). Cette pénurie de travaux faisant le lien entre interactions trophiques et facteurs chimiques traduit peut-être un cloisonnement entre les disciplines de l'écotoxicologie et de l'écologie des communautés, qui gagnerait sûrement à être levé.

1.5. Les apports de l'approche stœchiométrique pour l'étude des interactions trophiques

Il y a un facteur chimique qui a bénéficié de plus d'attention, à savoir la composition des organismes en éléments chimiques, carbone, azote, phosphore, etc. (Sternner & Elser 2002). En effet, le principe de la conservation de la matière, couplé au besoin d'homéostasie des organismes, exerce des contraintes très fortes sur leur métabolisme (Reiners 1986). Les organismes ont un besoin absolu en certains éléments pour assurer des fonctions physiologiques fondamentales : tous les organismes ont besoin d'azote pour leurs protéines, de phosphore pour les phospholipides et les ribosomes, de fer comme coenzyme, etc. (Silva & Williams 2001). À partir de la vingtaine d'éléments essentiels qui composent la matière vivante (Kaspari 2012), on peut abstraire une formule chimique représentant la composition moyenne d'une espèce en éléments essentiels

$$(H_{375000000}O_{132000000}C_{85700000}N_{6430000}Ca_{1500000}P_{1020000}S_{206000}Na_{183000}K_{177000}Cl_{127000}Mg_{40000}Si_{38600}Fe_{2680}Zn_{2110}Cu_{76}I_{14}Mn_{13}F_{13}Cr_7Se_4Mo_3Co_1)$$

pour l'être humain par exemple) (Sternner & Elser 2002). Au-delà de son aspect descriptif, cette représentation stœchiométrique des êtres vivants porte en elle des conséquences majeures pour les interactions trophiques des organismes (Welti et al. 2017). En effet, un consommateur qui ne trouverait pas un élément donné en quantité suffisante dans sa ressource, comparée à celle des autres éléments dont il a besoin, se trouverait vite limité dans sa croissance par l'élément manquant (Sternner & Hessen 1994). Cette limitation de la croissance par la disponibilité en certains éléments est à la base de tout un domaine de recherche en écologie, résumé sous le terme de stœchiométrie écologique (Sternner & Elser 2002). Cette approche a d'ailleurs des racines bien plus anciennes, car elle étend simplement les travaux de von Liebig sur la limitation minérale de la croissance des plantes (von Liebig 1840 et Figure 5) à tous les autres types d'organismes, des métazoaires aux virus, en passant par les bactéries (Hessen et al. 2013, Godwin et al. 2017, Clasen & Elser 2007).

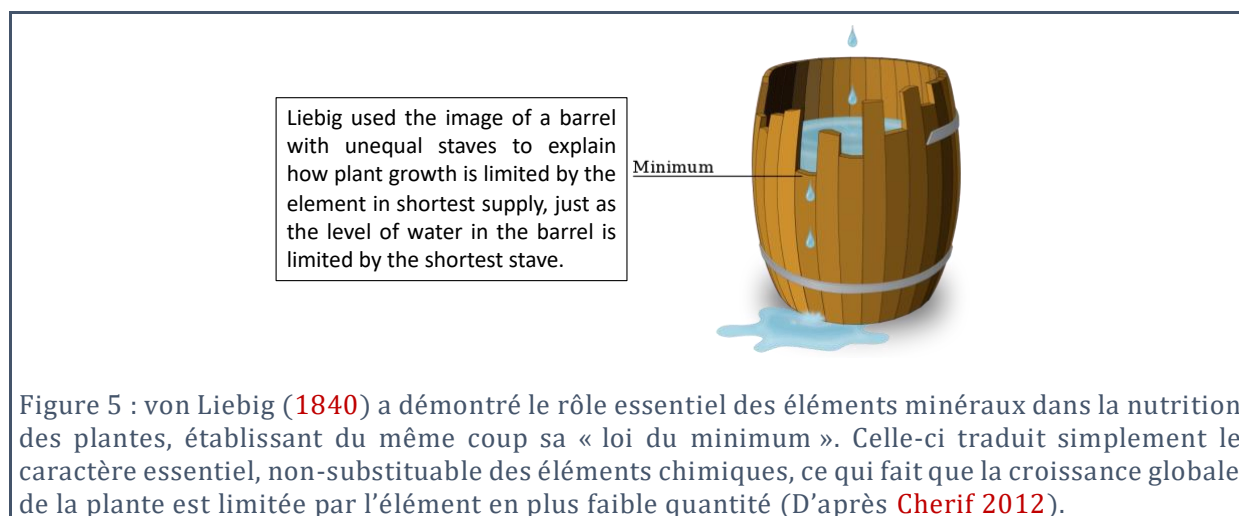


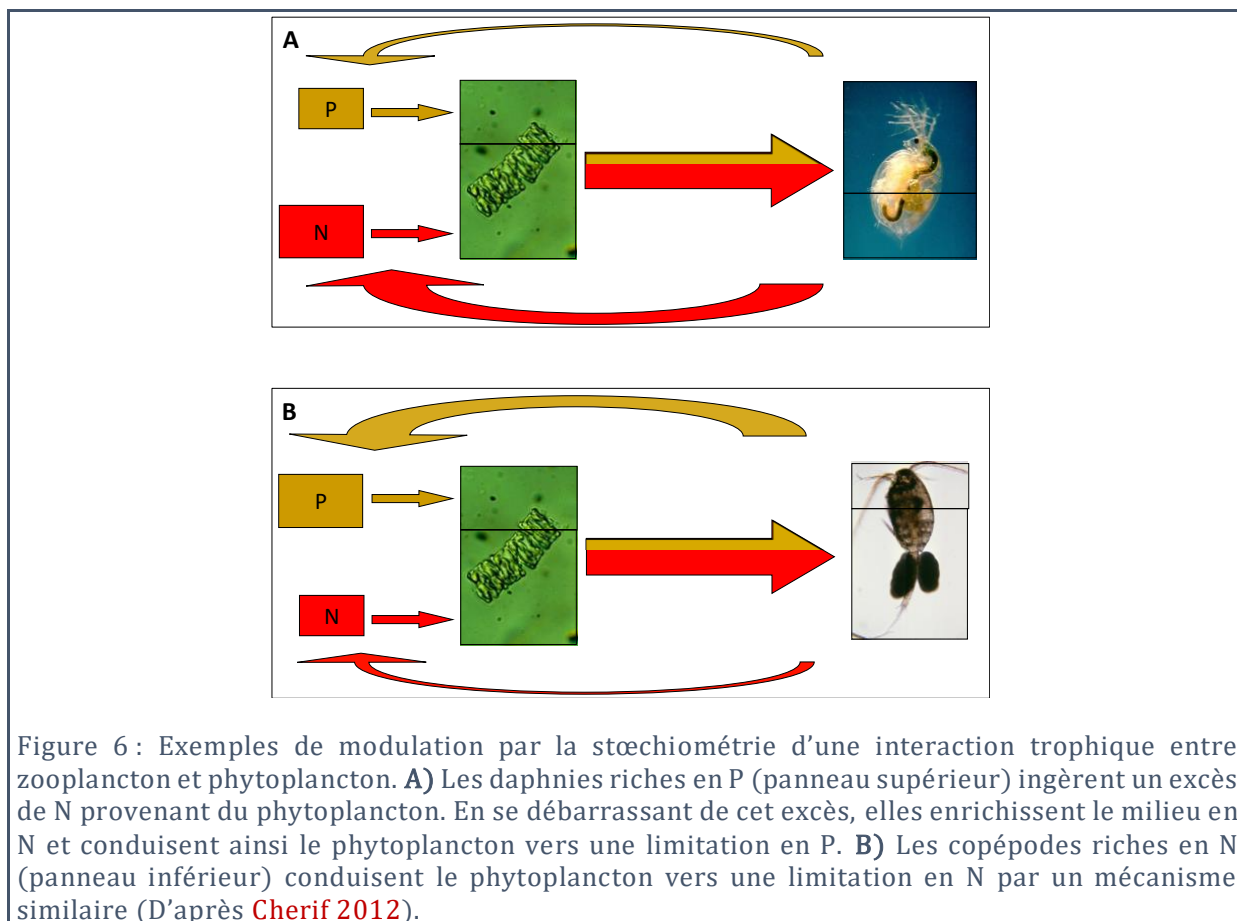
Figure 5 : von Liebig (1840) a démontré le rôle essentiel des éléments minéraux dans la nutrition des plantes, établissant du même coup sa « loi du minimum ». Celle-ci traduit simplement le caractère essentiel, non-substituable des éléments chimiques, ce qui fait que la croissance globale de la plante est limitée par l'élément en plus faible quantité (D'après Cherif 2012).

Il est à noter que des développements plus récents de la théorie stœchiométriques ont montré qu'un excès en un élément pouvait aussi conduire à une diminution de la croissance, car il est coûteux énergétiquement de s'en débarrasser (Boersma & Elser 2006). Par ailleurs, certaines molécules biochimiques, comme les acides gras essentiels, peuvent aussi être limitantes, pour peu qu'elles soient essentielles à la croissance, et qu'elles ne puissent être synthétisées ou dégradées par le consommateur (Müller-Navarra 1995).

La stœchiométrie écologique a permis de nombreuses autres avancées, depuis la génétique jusqu'à l'écologie des écosystèmes (Elser et al. 2000). Si l'on s'en tient au domaine des interactions trophiques et de la dynamique des réseaux trophiques, les conséquences de la stœchiométrie des organismes sont déjà nombreuses, du fait du principe d'homéostasie (la nécessité pour un organisme de conserver sa composition

stœchiométrique, si ce n'est constante, tout du moins entre des limites étroites, Wang et al. 2012). Si l'on prend l'exemple de zooplancton se nourrissant de phytoplancton déficient en phosphore et trop riche en azote (Sterner 1990), plusieurs processus s'ensuivent (Figure 6) :

1. Le zooplancton augmentera son efficacité d'assimilation du phosphore, l'élément déficient.
2. Simultanément, il excrètera l'azote en surplus en plus grande proportion.
3. Son taux de croissance sera diminué en proportion de la différence entre son besoin en phosphore, l'élément limitant, et le contenu en phosphore du phytoplancton, sa ressource.
4. À plus long terme, et toutes choses égales par ailleurs, le zooplancton, enrichissant le milieu en azote et l'appauvrissant en phosphore, peut amener le phytoplancton vers une limitation par le phosphore.



Selon le type de consommateur, de ressource et d'élément limitant, d'autres mécanismes pour compenser le déficit peuvent se mettre en place : si le carbone organique est l'élément en excès, le consommateur peut utiliser ce surplus d'énergie pour i) augmenter son taux d'ingestion de la ressource, afin d'en extraire plus d'élément limitant par unité de temps (Darchambeau 2005) ou ii) le consommateur peut augmenter ses taux de respiration et d'excrétion du carbone (Darchambeau et al. 2003). Dans tous les cas, on voit que réponses fonctionnelles, numériques et forces d'interactions seront affectées par les différences de composition stœchiométrique entre tout consommateur et sa ressource (Suzuki-Ohno et al. 2012). Les conséquences se verront aussi sur la dynamique des populations (Elser et al. 2012). Un des apports spécifiques à l'approche stœchiométrique est la prise de conscience qu'une compétition entre le consommateur et sa ressource résulte du simple fait que les deux organismes stockent les éléments potentiellement limitants dans leur biomasse au fur et à mesure que leur population croît (Grover 2003). Plus intrigant, les modèles proie-prédateur stœchiométriques remettent en question des résultats bien établis des modèles classiques non-

stœchiométriques. Par exemple, le « paradoxe de l'enrichissement » est une prédiction connue des modèles classiques : en présence d'un prédateur très efficace, augmenter la capacité de reproduction de la ressource conduit à déstabiliser l'interaction entre les deux en provoquant des cycles dans les tailles de leurs populations, car le prédateur réduit d'abord la population de proie à des densités très faibles, proches du seuil d'extinction, avant que celle-ci ne rebondisse de par sa capacité de reproduction (Rosenzweig 1971). Mais les modèles stœchiométriques montrent qu'en séquestrant les éléments potentiellement limitants dans sa biomasse, le prédateur diminue le contenu de la proie en éléments limitants, ce qui finit par avoir un impact négatif sur sa propre croissance (Elser et al. 2012). Cette boucle de rétroaction négative du prédateur sur sa propre croissance stabilise la dynamique de l'interaction et peut éviter la survenue de cycles déstabilisants.

Ces nouveaux éclairages, et bien d'autres encore (Daufresne & Loreau 2001, Peace et al. 2014, Branco et al. 2020) reposent sur un mérite essentiel de l'approche stœchiométrique. En liant la croissance des organismes aux cycles biogéochimiques des éléments qui les composent, elle place la dynamique des êtres vivants sous des contraintes réalistes de conservation de la matière, ancrant ainsi les dynamiques trophiques dans l'écosystème qui les contient (Welti et al. 2017). Par contre, lorsqu'il s'agit d'étendre la théorie à l'ensemble du réseau trophique, celle-ci souffre de plusieurs inconvénients, le premier étant méthodologique. En effet, l'approche stœchiométrique a été formalisée par des limnologues, travaillant sur les interactions entre phytoplancton et zooplancton (Elser et al. 1988). Du fait de la petite taille des organismes étudiés et du milieu dans lequel ils baignent, le suivi individuel et la distinction entre les espèces qui forment ces deux catégories de plancton est très difficile techniquement. Ceci explique pourquoi la limnologie de terrain a privilégié une approche en niveaux trophiques, plutôt qu'une approche au niveau de l'espèce (Lindeman 1942, Elser & Hessen 2005). Par ailleurs, la nécessité de prendre en compte les nombreux éléments essentiels composant la biomasse se rajoute à la complexité des réseaux trophiques due au nombre important d'espèces les composant (en général plusieurs centaines d'espèces). Par exemple, le travail de Buchkowski et al. (2019) montre la complexité intrinsèque d'un modèle stœchiométrique de réseau qui ne comprenait pourtant que deux éléments (carbone et azote) et seulement cinq niveaux trophiques. La possibilité pour chaque niveau trophique d'être limité soit par le carbone soit par l'azote multiplie les scénarios possibles. Cela explique peut-être pourquoi il n'existe toujours pas aujourd'hui de modèle stœchiométrique de réseau trophique à haute résolution. Pourtant, la complexité du réseau est un élément indispensable à considérer pour comprendre sa dynamique (Liess et al. 2006).

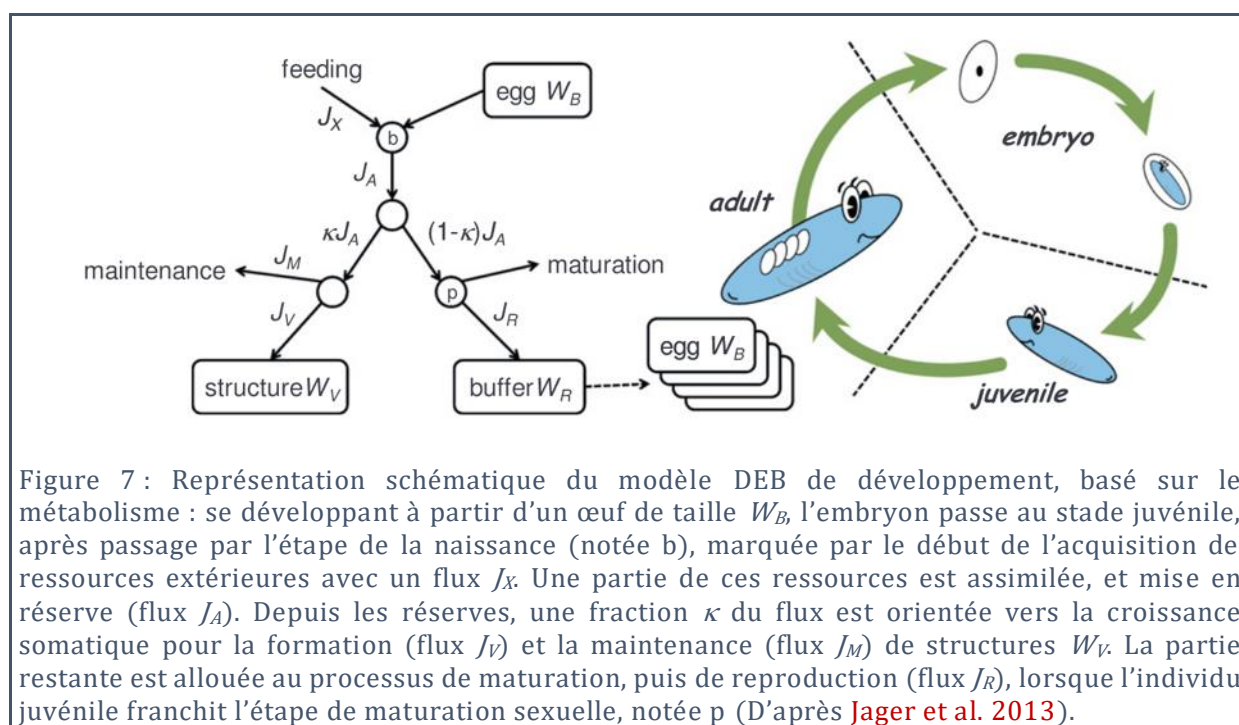
Si l'approche stœchiométrique a négligé d'aborder le niveau spécifique, elle a d'autant plus évité d'aborder le niveau de l'individu. Pourtant, les deux principes de base, qui justifient l'utilisation de l'approche stœchiométrique (conservation de la matière et homéostasie de la composition de la biomasse) s'appliquent à l'échelle individuelle, particulièrement en ce qui concerne l'homéostasie. Un individu se doit en effet d'être homéostatique pour préserver son intégrité, une population beaucoup moins, et un niveau trophique encore moins. De façon générale, la stœchiométrie écologique n'a pas entièrement résolu la question des changements d'échelles biologiques, bien qu'elle revendique être une approche multi-échelle (Elser et al. 2000). C'est une question que j'ai abordé dans mes recherches passées, et que je continuerai à étudier.

1.6. Les modèles métaboliques de croissance pour l'intégration des facteurs abiotiques

Les facteurs biotiques, abiotiques (physiques et chimiques) n'affectent évidemment pas l'individu isolément (Fuiman & Higgs 1997). Agissant de concert, leurs effets peuvent être additifs, soustractifs ou multiplicatifs ; concomitants ou consécutifs (Côté et al. 2016). Ils peuvent toucher différentes fonctions physiologiques de l'organisme et donc aboutir à des effets sur certains traits biologiques et pas sur d'autres. Pour estimer l'effet d'un ou de plusieurs facteurs sur l'individu, il faut avoir une vision du fonctionnement de l'individu sur

l'ensemble de son cycle de vie, de façon à ce qu'un facteur qui, par exemple, affecterait la capacité reproductrice future de l'embryon, puisse être mis en évidence à l'état adulte lorsque l'individu se reproduit (Frost et al. 2010). Accomplir une telle tâche peut sembler titanesque, d'autant plus s'il faut étudier les effets combinés de plusieurs facteurs. Heureusement, les efforts de recherche des dernières décennies ont abouti à l'expression de modèles simples du développement de l'individu, basés sur son métabolisme, qui permettent de dériver ses traits d'histoire de vie et l'allocation des ressources assimilée entre des différentes fonctions physiologiques.

Un premier modèle, couramment appelé modèle DEB pour *Dynamic Energy Budget* (Kooijman 2010), part de l'hypothèse que toute ressource assimilée par l'organisme est d'abord stockée sous forme de réserves qui ne nécessitent aucune dépense métabolique supplémentaire pour leur maintien. Cette hypothèse permet de reconstituer, en un seul modèle, croissance embryonnaire (basée uniquement sur les réserves), croissance juvénile et croissance adulte (Kooijman 1986). Les réserves sont ensuite distribuées entre processus somatiques (production et maintenance de nouvelles cellules), et processus développementaux (incluant différenciation des cellules, organisation et maturation des tissus et reproduction) (Figure 7). Pour tout facteur extérieur, si on peut déterminer son effet sur l'un ou l'autre des composants et paramètres du modèle, on peut en inférer l'effet sur les traits d'histoire de vie d'un individu (taux de croissance, âge à maturité, taux de reproduction, etc.). L'addition d'une variable mesurant le stress et/ou le vieillissement permet même de faire des prédictions sur la survie de l'individu (Van Leeuwen et al. 2010). L'effet de certains facteurs par l'intermédiaire du modèle DEB a déjà été considéré, notamment celui de la température (Freitas et al. 2010), de l'oxygène (Thomas et al. 2019), de la salinité (Maar et al. 2015), de la composition stœchiométrique (Kuijper et al. 2004a,b), et certains composés toxiques (Muller et al. 2010).



Il est à noter que d'autres modèles de croissance existent, bien qu'ils ne soient pas aussi complets que le DEB pour le nombre de processus physiologiques pris en compte, ou le nombre de traits d'histoire de vie prédits (Lika & Kooijman 2011). Je mentionnerai ici, un autre modèle ontogénique important, dérivé de la théorie métabolique de l'écologie : le modèle OGM (West et al. 2001). La théorie métabolique, introduite par West, Brown et Enquist (1997), apporte une explication métabolique à la loi de Kleiber (1947), loi qui

relie le taux métabolique moyen des espèces à leur taille corporelle moyenne (Figure 8 A). Mais le mérite principal de cette théorie, c'est d'avoir montré les liens fondamentaux qui existent entre les différents paramètres physiologiques des organismes, relations médiées par la taille corporelle des organismes (West & Brown 2005). Taux de croissance, taux de reproduction, durée de vie, etc. : tous ces taux vitaux sont déterminés en majorité par la taille (et également par la température) selon des formulations mathématiques très simples (Figure 8 B-D).

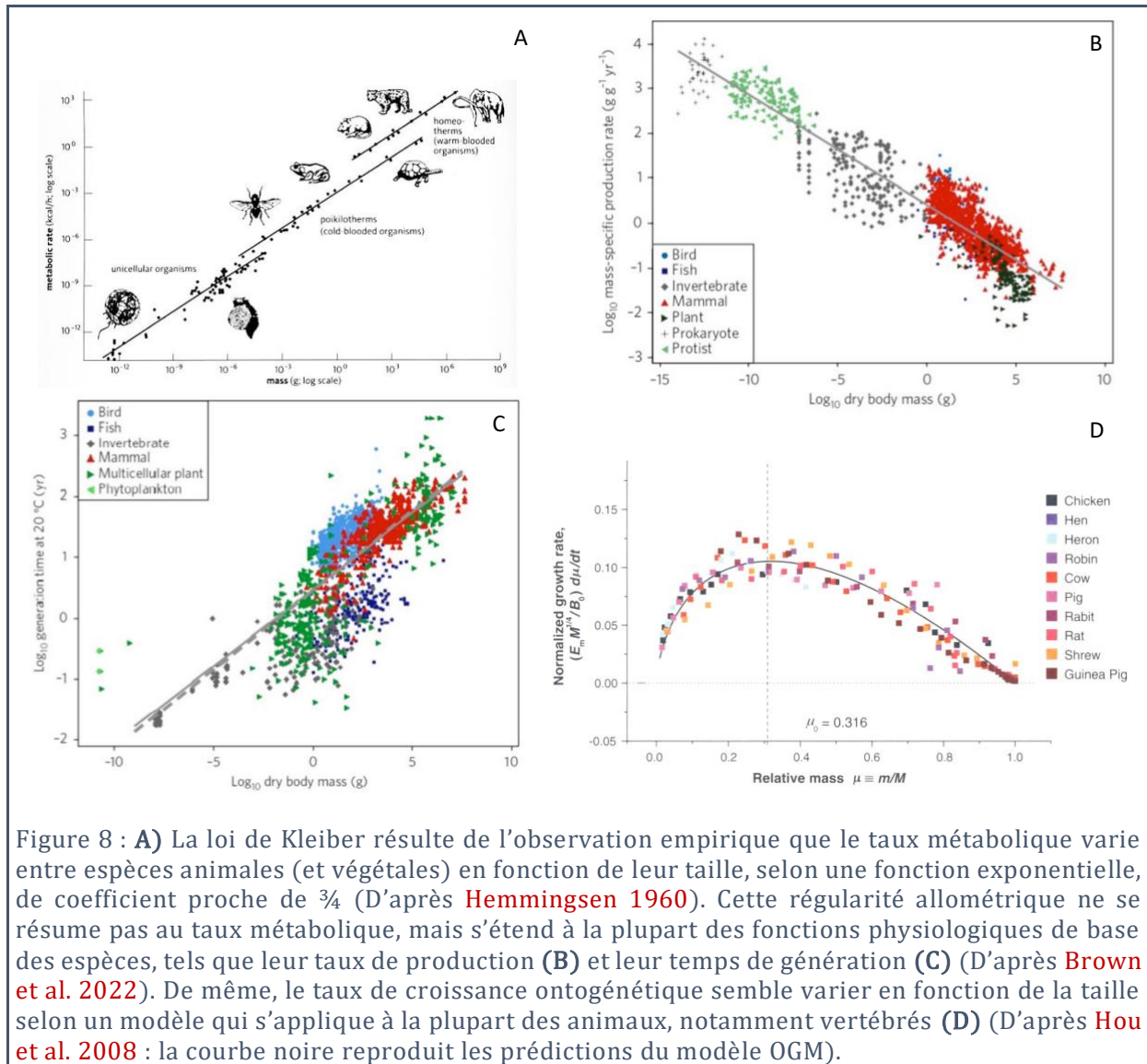


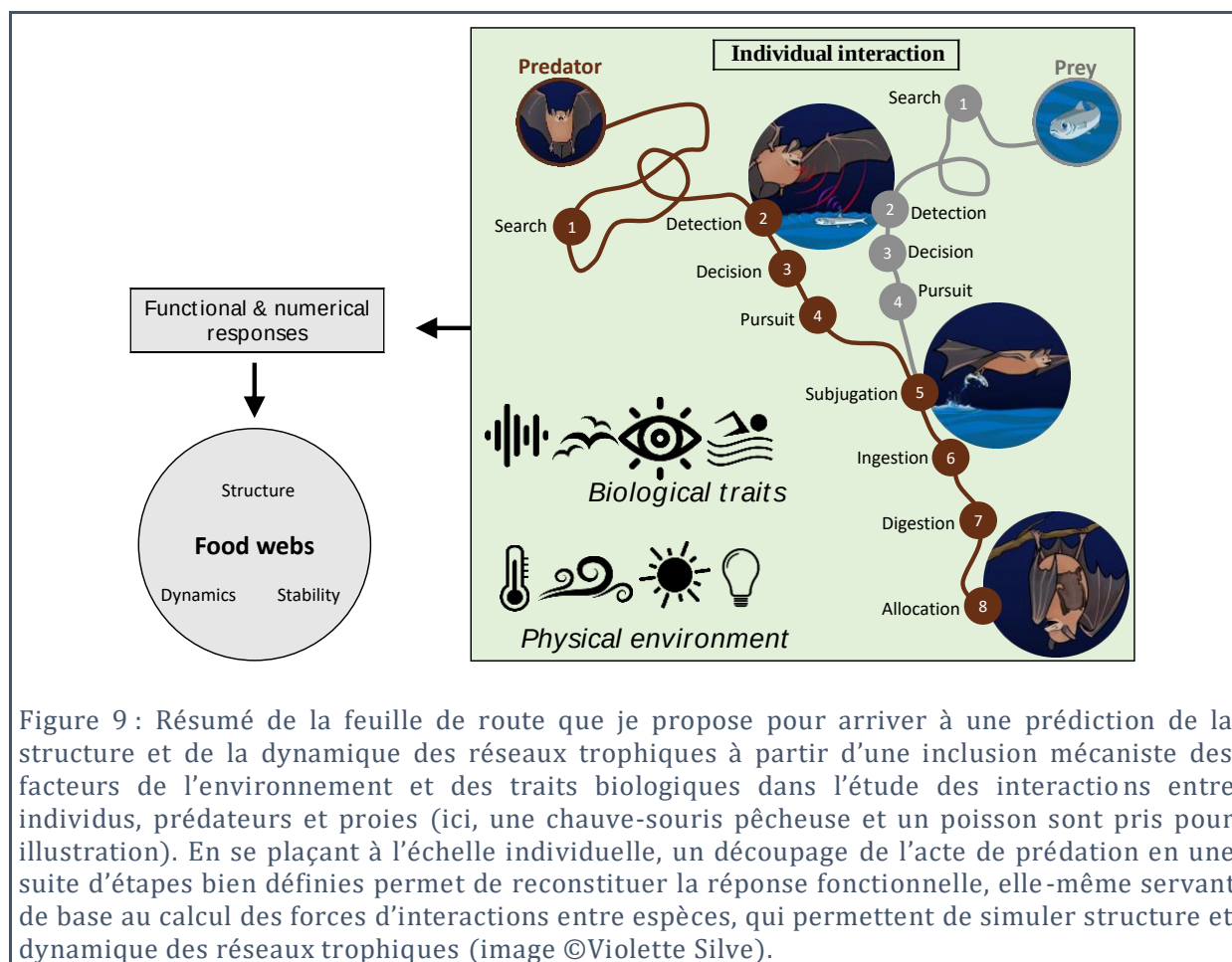
Figure 8 : **A)** La loi de Kleiber résulte de l'observation empirique que le taux métabolique varie entre espèces animales (et végétales) en fonction de leur taille, selon une fonction exponentielle, de coefficient proche de $3/4$ (D'après Hemmingsen 1960). Cette régularité allométrique ne se résume pas au taux métabolique, mais s'étend à la plupart des fonctions physiologiques de base des espèces, tels que leur taux de production (**B**) et leur temps de génération (**C**) (D'après Brown et al. 2022). De même, le taux de croissance ontogénétique semble varier en fonction de la taille selon un modèle qui s'applique à la plupart des animaux, notamment vertébrés (**D**) (D'après Hou et al. 2008 : la courbe noire reproduit les prédictions du modèle OGM).

Malgré leur relative simplicité et leurs nombreux avantages, ces modèles bioénergétiques de croissance ont plusieurs défauts quand il s'agit de les appliquer à l'étude des interactions trophiques. En effet, l'échelle de temps de ces modèles, celle du cycle de vie d'un organisme, n'est pas celle à laquelle ont lieu les processus qui déterminent la réponse fonctionnelle. En leur état actuel, ces modèles ne permettent donc pas d'estimer comment un individu partage son temps entre recherche, capture et manipulation de sa proie, ni l'efficacité avec laquelle il accomplit ces actions. Pourtant, toutes ces actions, et la réponse fonctionnelle qui en résulte, sont influencées par l'état physiologique et le niveau de croissance de l'individu (Miller et al. 1992). Quant à l'effet en retour de la réponse fonctionnelle sur le modèle de croissance, il est inclus de façon assez fruste dans le modèle DEB : une simple réponse fonctionnelle de type II est prise en compte (Kooijman et al. 2020). Pour ce qui est du modèle OGM, les premières versions n'incluaient même pas de réponse fonctionnelle, le

taux d'ingestion n'étant pas déterminé par la disponibilité en ressource, mais plutôt par la demande métabolique de l'organisme (Hou et al. 2008). Une version ultérieure inclut une limitation possible par la disponibilité en ressource, en introduisant un simple paramètre, donnant la proportion d'assimilation réalisée, par rapport à une assimilation maximale théorique (Hou et al. 2011). Pour inclure l'effet d'un facteur affectant la réponse fonctionnelle, il faudra donc comme première étape, concevoir un modèle mécaniste de la réponse fonctionnelle, incluant l'effet de ce facteur et celui du niveau métabolique et ontogénique de l'individu.

1.7. Résumé

Fondamentalement, l'interaction trophique est un phénomène qui se passe à l'échelle individuelle. Le réseau trophique étant simplement l'agrégation dans le temps et l'espace d'interactions trophiques individuelles, comprendre sa structure et sa dynamique demande de comprendre l'effet des traits biologiques des espèces et de leur environnement local sur les individus en interaction (Figure 9).



Divers outils existent déjà pour arriver à mettre en œuvre la feuille de route résumée sur la Figure 9 : théorie métabolique de l'écologie (West et al. 2001) et autres études allométriques, écologie thermique (Clarke 2017), stœchiométrie écologique (Sterner & Elser 2001), biophysique (Knight 2012), modèles ontogénique (DEB, OGM, ou autre), réponse fonctionnelle et numérique, théorie des réseaux, etc. Un regard rétrospectif sur mes activités de recherche passées m'a permis de me rendre compte que celles-ci s'inscrivent en grande partie dans une étape ou une autre de cette feuille de route. Jusqu'ici, mes travaux se sont inscrits soit dans une tentative de relier la stœchiométrie et les réseaux trophiques, soit de relier biophysique et réseaux trophiques.

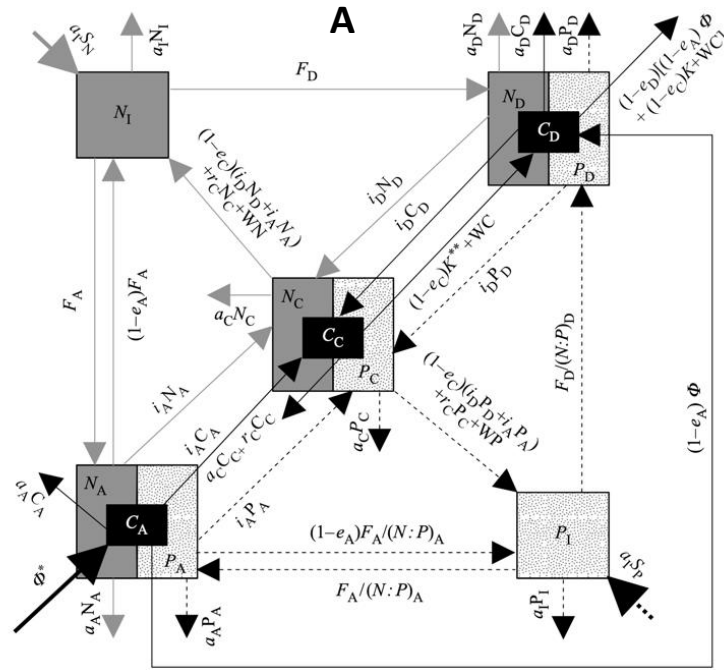
2. Panorama de mes travaux de recherche passés et présents

2.1. Stœchiométrie et interactions trophiques

Ma thèse de doctorat, débutée en 2003 et soutenue en 2007, se situe dans le droit fil de l'approche stœchiométrique classique de l'étude des interactions trophiques. Il s'agissait alors de comprendre comment les contraintes stœchiométriques de conservation de la matière et d'homéostasie pouvaient affecter les interactions entre trois niveaux trophiques : producteurs primaires, herbivores et décomposeurs microbiens (Cherif 2007). En effet, jusque-là, les approches stœchiométriques se contentaient, pour la plupart, d'étudier les interactions trophiques entre deux niveaux trophiques (Bratbak & Thingstad 1985, Grover 2000, 2003, Daufresne & Loreau 2001a, b). En considérant ces trois niveaux trophiques, il fallut aussi considérer trois éléments potentiellement limitants : le carbone, l'azote et le phosphore. En effet, pour ce qui est des interactions entre producteurs primaires et décomposeurs, il est important de prendre en compte deux éléments, celui limitant la croissance du producteur (souvent le phosphore, parfois l'azote) et le carbone, fourni sous forme organique par le producteur au décomposeur (Bratbak & Thingstad 1985, Daufresne & Loreau 2001b). Pour ce qui est des interactions stœchiométriques entre producteur primaire et herbivore, les travaux précédents considéraient au moins deux éléments minéraux, celui limitant la croissance du producteur, et un autre élément pouvant limiter la croissance de l'herbivore (Sternner 1990, Daufresne & Loreau 2001a).

En utilisant des approches de modélisation classiques (Figure 10 A), l'extension de l'approche stœchiométrique à trois niveaux trophiques et trois éléments chimiques démontre les limites de prédictions qui seraient basées seulement sur la composition relative des différents organismes en interaction. Pour prendre un exemple traité dans Cherif & Loreau (2009), un décomposeur qui serait plus riche en phosphore que le producteur primaire ne conduirait pas forcément toujours à exacerber la limitation de ce producteur en phosphore. Cela dépendra de la richesse en phosphore de l'herbivore (Figure 10 B). En effet, il s'établit une sorte de compétition indirecte entre l'herbivore et le décomposeur pour le carbone. Si l'herbivore est plus riche en phosphore qu'en azote, comparativement au décomposeur, l'effet compétitif de ce dernier diminuera la biomasse totale de l'herbivore, et libèrera donc plus de phosphore que d'azote qui sera disponible pour le producteur primaire. L'extension de ce modèle en rajoutant la possibilité pour « l'herbivore » de se nourrir aussi en partie sur le décomposeur (cas souvent observé dans les réseaux trophiques aquatiques), montre que les forces d'interaction entre les différents niveaux trophiques jouent aussi un rôle important (voir publication originale pour plus de détails).

J'ai montré en outre que d'autres aspects non-stœchiométriques obscurcissent également les prédictions stœchiométriques : physiologiques (taux de respiration pour les décomposeurs ou rendement de digestion pour les herbivores) ou comportementaux (séparation spatiale entre lieux d'ingestion et d'excrétion pour les herbivores) (Cherif & Loreau 2007, 2013).



$$*\Phi = F_A (C:P)_A / (N:P)_A$$

$$**K = i_D C_D + i_A C_A$$

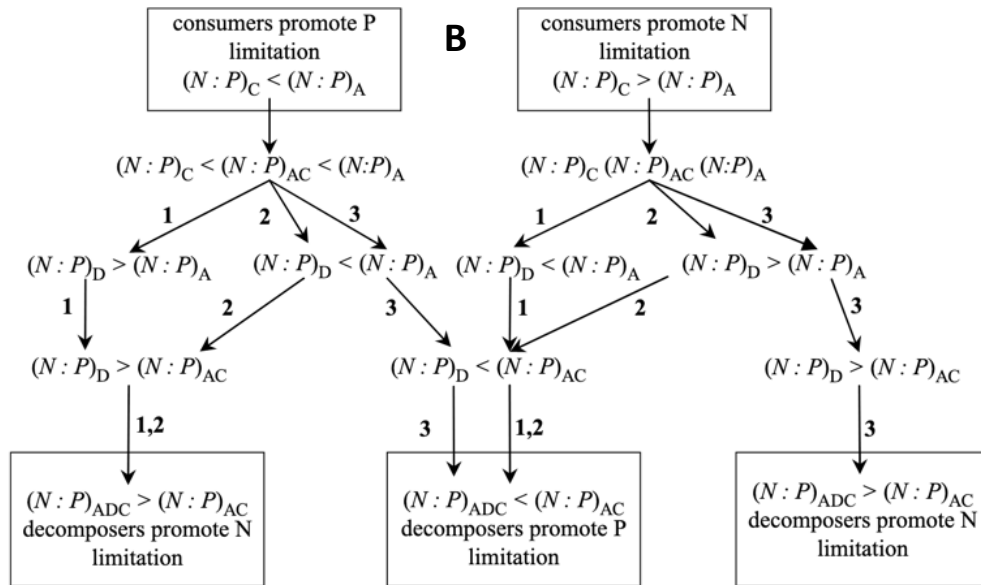


Figure 10 : **A**) Modèle à compartiments représentant les flux de carbone (C_X , X représentant un niveau trophique donné), d'azote (N_X) et de phosphore (P_X) entre producteurs primaires autotrophes (index A), consommateurs primaires herbivores (C), décomposeurs (D) et ressources inorganiques (I). Les contraintes stœchiométriques (conservation de la matière et homéostasie) résultent en des expressions mathématiques des flux incluant entre autres les rapports $C:P$ et $N:P$ des différents niveaux trophiques comme facteurs. **B**) Organigramme permettant de prédire l'impact de la composition stœchiométrique des décomposeurs sur la limitation de la croissance des producteurs primaires par l'azote ou le phosphore minéral, basé sur le modèle présenté en **(A)**. Sans la présence du consommateur, un décomposeur riche en phosphore (c'est-à-dire, avec $(N:P)_D < (N:P)_A$) conduirait toujours à exacerber la limitation en phosphore du producteur primaire. Alors qu'en présence d'un herbivore riche en P lui aussi (avec $(N:P)_C < (N:P)_A$), il est possible pour le décomposeur de promouvoir une limitation par l'azote (suivre la voie 2, à gauche sur l'organigramme). D'après Cherif & Loreau (2009).

Il est donc important d'inclure les traits physiologiques ou comportementaux des organismes comme mes travaux expérimentaux qui ont suivi l'ont confirmé, que ce soit les traits des plantes qui contrôlent en grande partie l'effet du broutage par les rennes en toundra sur le recyclage de l'azote et du phosphore (Sitters et al. 2017, 2019), ou le choix des substrats par le bactérioplancton sur leur recyclage de l'azote (Guo & Cherif 2023). Tous ces travaux m'ont donc amené à réaliser que les traits physiologiques et écologiques, autres que stœchiométriques, des espèces sont à prendre en considération, même lorsqu'on s'intéresse au seul facteur stœchiométrique. Or, l'approche stœchiométrique jusque-là ne voyait pas au-delà des niveaux trophiques (mes propres travaux inclus). Elle rassemblait toutes les espèces partageant un même régime, et tous les individus composant ces espèces, dans un même sac trophique fait d'éléments chimiques en proportions constantes. Dans cette idée d'augmenter la résolution taxonomique du réseau trophique étudié, j'ai, dans une expérience en mésocosme aquatique, cherché à séparer les niveaux trophiques du réseau planctonique en groupes taxonomiques basés sur leur taille, leur appartenance phylogénétique ou leur rôle trophique. Ainsi, plutôt qu'une division simple en bactérioplancton, phytoplancton et zooplancton, les organismes planctoniques ont été catégorisés comme bactérioplancton, picophytoplancton, nanophytoplancton, microzooplancton, protistes mixotrophes et hétérotrophes (Guo et al. 2022). Soumis à des traitements différents, et échantillonnés à deux dates différentes après le début de l'expérience, les mésocosmes ont montré que des groupes trophiques qui traditionnellement auraient été rangés sous la même bannière réagissent de façon très différente aux mêmes traitements stœchiométriques (comparer par exemple, le picophytoplancton et le nanophytoplancton inférieur à 10 µm sur la Figure 11).

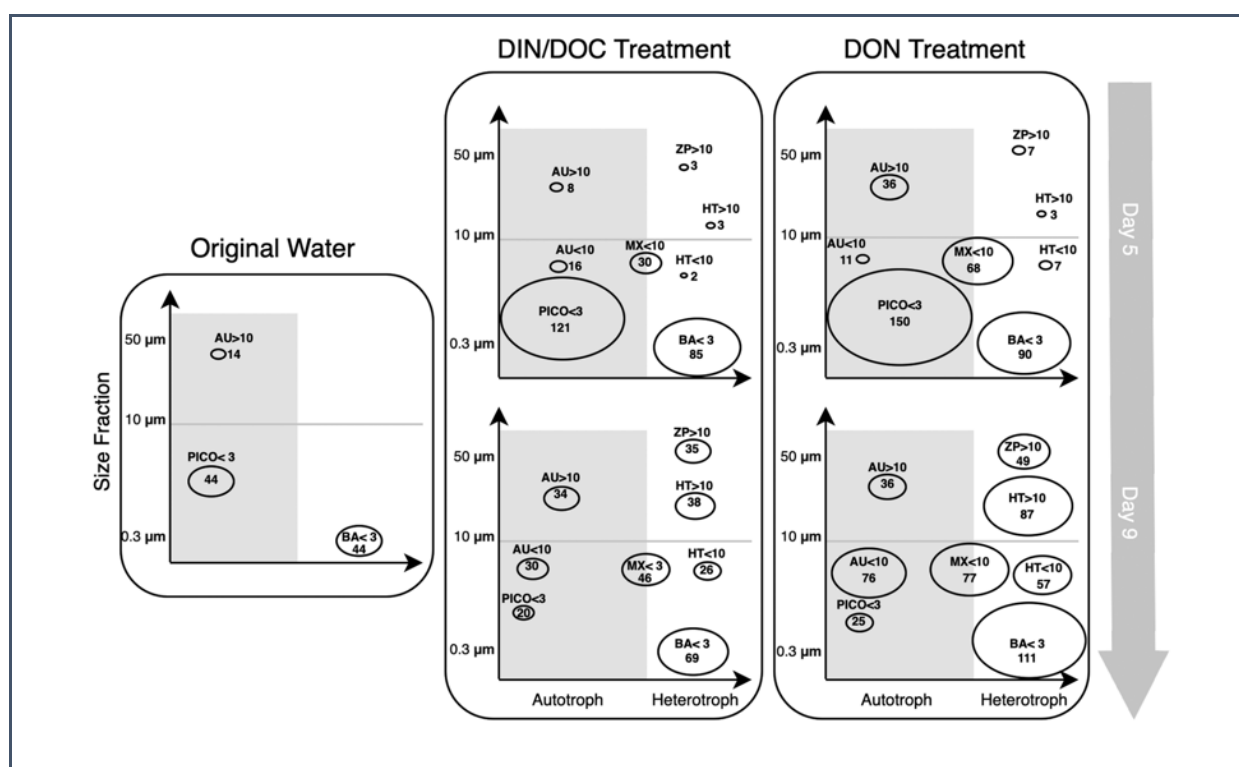


Figure 11 : Biomasse (en mg C.m⁻³) des différents groupes trophiques mesurés dans l'expérience en mésocosmes de Guo et al. (2022), en réponse à deux traitements (DIN/DOC : azote et carbone organiques ajoutés en deux molécules séparées, DON : N et C organique ajoutés chimiquement liés en une seule molécule). Les groupes sont séparés selon leur taille en µm, et selon leur niveau d'autotrophie/hétérotrophie. BA<3 : bactérioplancton inférieur à 3 µm ; PICO : picophytoplancton ; AU : autres autotrophes (nanophytoplancton) ; MX : mixotrophes ; HT : unicellulaires hétérotrophes ; ZP : microzooplancton.

Étant donné l'importance de la stœchiométrie des réseaux trophiques dans la réponse des écosystèmes aux changements climatiques (Creed et al. 2018), augmenter la résolution taxonomique des réseaux trophiques étudiés m'apparaît comme un défi d'importance majeure pour la stœchiométrie écologique.

2.2. Changements d'échelles et confusion des niveaux en stœchiométrie

Mes travaux de thèse (et ceux qui se sont ensuivis) suggèrent donc que des espèces d'un même niveau trophique qui diffèrent dans leur fonctionnement métabolique et dans leur comportement trophique peuvent avoir des effets stœchiométriques différents, même si elles partagent exactement la même composition chimique. Ces réflexions m'ont amené dans un premier temps à m'intéresser aux variations interspécifiques des traits stœchiométriques et métaboliques (Doi et al. 2010, voir Figure 12), ainsi qu'aux liens entre échelles biologiques différentes, par exemple, aux contraintes du métabolisme cellulaire rejaillissant sur le taux de croissance stœchiométrique des producteurs primaires (Cherif & Loreau 2010).

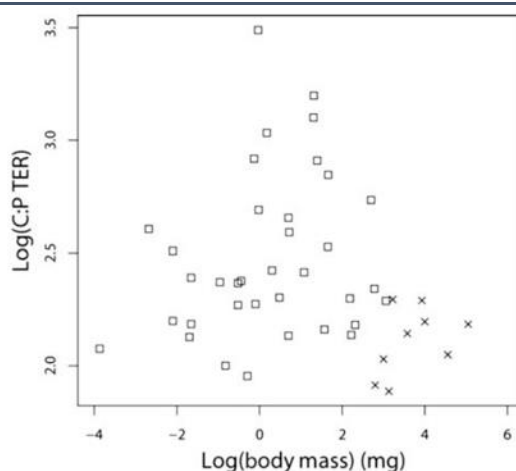


Figure 12 : Relation entre la taille corporelle et un paramètre stœchiométrique d'importance (C/P_{TER} qui représente, pour une espèce donnée, le contenu relatif de carbone et de phosphore de sa ressource qui est optimal pour sa croissance). Les carrés représentent des espèces d'invertébrés, les croix de vertébrés (D'après Doi et al. 2010).

Le premier principe de la stœchiométrie écologique, la contrainte de conservation de la matière agit à tous les niveaux biologiques. C'est lui qui permet de relier les échelles en stœchiométrie : la composition en élément de la cellule est la somme des éléments contenus dans les biomolécules et des organelles qui la composent (Klausmeier et al. 2004). La composition des organismes est celle de la somme des cellules qui les composent. La composition d'une population est celle de la somme des individus qui la composent, etc. (Cherif 2016). Le deuxième principe, celui d'homéostasie, ne s'applique lui qu'au niveau de la cellule et de l'individu. En effet, l'homéostasie est nécessaire au bon fonctionnement physiologique d'entités vivantes bien délimitées. Une cellule ne peut avoir ni une concentration d'azote trop faible, sous peine de voir sa production de protéines chuter, ni une concentration trop forte, de peur de voir de l'ammonium toxique s'accumuler (Forchhammer & Selim 2020). De même, un organisme ne peut laisser le fer s'accumuler, ou se raréfier, sous peine de désordre physiologiques incapacitants (Anderson & Frazer 2017). Il est à noter que certains éléments peuvent s'accumuler dans la biomasse, s'il est possible de les stocker sous une forme biochimiquement inerte (Cherif 2016). Dans tous les cas, des mécanismes physiologiques actifs sont mis en place par les cellules et les organismes afin de contrôler leur stœchiométrie (Meunier et al. 2014). Par contre, lorsqu'il s'agit des niveaux biologiques supérieurs (population, communauté, et écosystème), il n'y a pas d'impératif, ni de mécanisme physiologique à l'œuvre pour maintenir l'homéostasie (Cherif 2016). Pourtant, c'est ce que postulent la plupart des modèles stœchiométriques trophiques actuels, lorsqu'ils agrègent

individus et espèces proches en un seul niveau trophique, et lui appliquent le principe d'homéostasie. Cette confusion d'échelle peut amener à de mauvaises conclusions, car, pour un déséquilibre stœchiométrique donné entre un consommateur et sa ressource, de nombreux mécanismes compensatoires (ou amplificateurs) peuvent en modifier l'effet avant que celui-ci n'atteigne l'ensemble d'un niveau trophique. Une étude plus systématique des processus qui permettent à un niveau d'organisation biologique d'affecter les autres niveaux m'a permis par la suite de dresser une feuille de route à suivre pour l'étude de l'impact d'un déséquilibre stœchiométrique donné sur l'ensemble des niveaux biologiques (Figure 13).

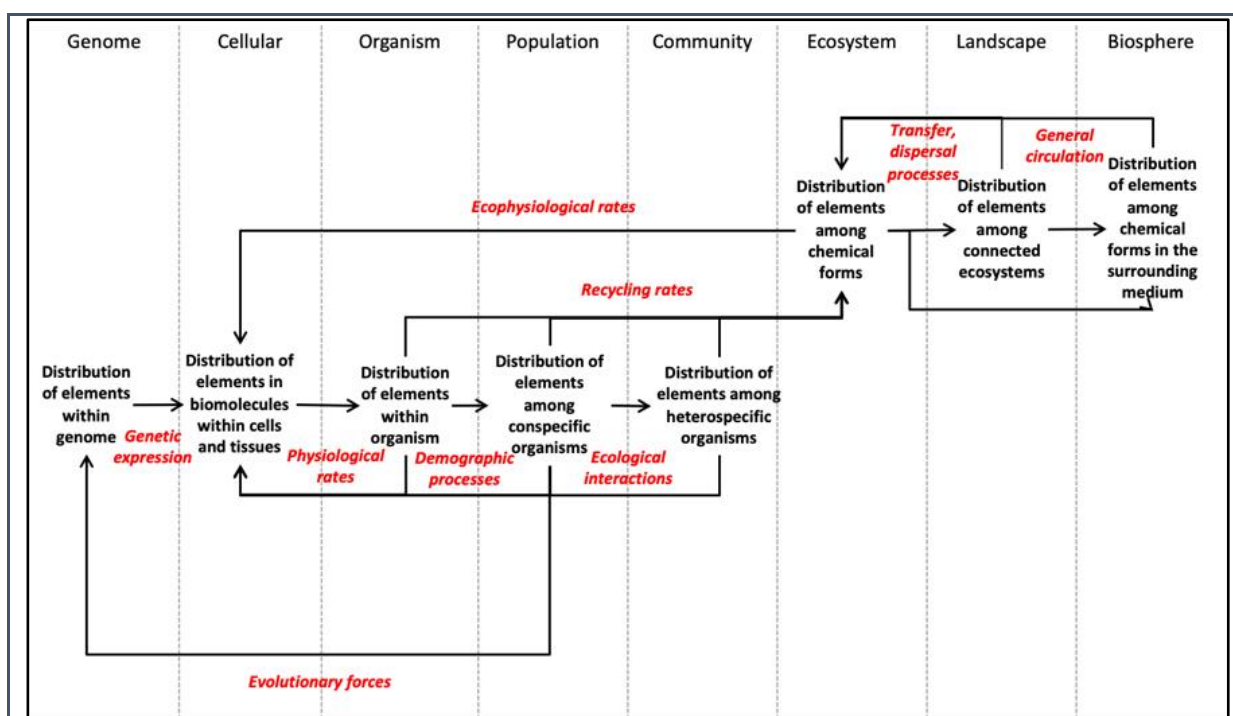


Figure 13 : Feuille de route pour une théorie stœchiométrique permettant de relier tous les niveaux biologiques entre eux. Pour comprendre les effets d'une perturbation dans la distribution des éléments chimiques d'un niveau à un autre, il faut prendre en compte la succession de processus écologiques (en rouge) qui relient ces deux niveaux. Par exemple, pour comprendre comment l'enrichissement en azote de la biosphère par l'activité industrielle affecte une population donnée, il faut d'abord comprendre comment la circulation générale atmosphérique (ou océanique) redistribue l'azote industriel vers la zone géographique régionale qui abrite cette espèce. Il faut ensuite estimer l'impact sur l'écosystème précis contenant cette population à travers les processus de transfert à l'échelle du paysage. Ce sont les processus écophysologiques qui vont déterminer ensuite comment l'enrichissement en azote de l'écosystème affecte le fonctionnement cellulaire et physiologique des individus de la population. Les effets sur la population dépendront des processus démographiques. À noter que sur le plus long terme, le processus de sélection naturelle, à travers les forces évolutives, peut modifier les réponses aux niveaux cellulaires, individuels et populationnels. (D'après Cherif et al. 2017).

2.3. Rôle des facteurs abiotiques.

En analysant les données d'une expérience testant l'effet de fermes d'aquaculture de moules sur la communauté planctonique dans une lagune des îles de la Madeleine au Québec, j'eus la surprise de constater que l'abondance et la diversité spécifique du phytoplancton ne différait pas significativement entre l'intérieur de la ferme et des sites de référence dans la même lagune (Cherif et al. 2016). La densité de moules dans la ferme étant élevée, et les moules connues pour leur impact sur le phytoplancton (Petersen et al. 2008), une seule explication paraissait plausible : l'intensité du vent dans les îles de la Madeleine

produisait un mélange des eaux suffisant pour homogénéiser la densité du phytoplancton dans cette lagune semi-fermée (Blackford 1978). Depuis, de nombreuses études ont confirmé l'importance de l'hydrodynamique sur le fonctionnement des fermes de moules, ainsi d'ailleurs que l'effet en retour des fermes sur l'hydrodynamique de leurs zones d'implantation (Zhong et al. 2022). Cette observation met en exergue le rôle important que peuvent jouer certains facteurs abiotiques dans les interactions trophiques. Ces facteurs, touchant les individus, affectent aussi la dynamique de leur population. C'est ainsi, que dans un modèle de croissance d'une espèce de phytoplancton soumise à l'action de 4 facteurs abiotiques (luminosité, densité physique, viscosité et turbulence), j'ai pu montrer que ces facteurs déterminent en grande partie la réponse de la population, avec des dynamiques pouvant aller jusqu'à l'extinction dans des milieux à la fois profonds et très ou trop peu turbulents (Figure 14).

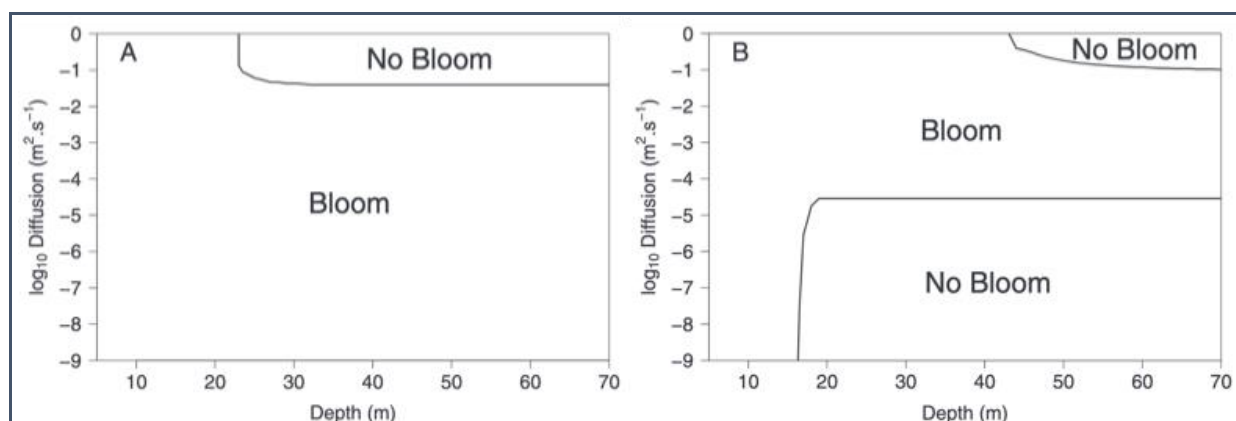


Figure 14 : Effets en interaction de la profondeur de la colonne d'eau et du coefficient de diffusion turbulente (une mesure de la turbulence) sur la capacité du phytoplancton à proliférer (Bloom) ou à s'éteindre (No Bloom). **A)** Pour des cellules de petite taille (1 μm^3), la prolifération est possible pour toutes les conditions, sauf pour des niveaux de turbulence fortes combinées à des colonnes d'eau profondes. **B)** pour des tailles de cellules plus grandes (1000 μm^3), des niveaux de turbulence faibles dans des eaux profondes conduisent également à l'extinction du phytoplancton, car les cellules sédimentent au fond, sans que la turbulence en ramène quelques-unes vers la surface illuminée (D'après Portalier et al. 2016).

C'est le déplacement vertical des cellules de phytoplancton qui est à la base des résultats de ce modèle. En effet, les cellules, plus denses que l'eau, ont tendance à couler loin de la zone éclairée de surface, d'autant plus qu'elles sont grosses, et que l'eau est moins dense ou moins visqueuse. Mais la turbulence, qui disperse les cellules dans toutes les directions, contrecarre en partie ce processus de sédimentation et ramène certaines de ces cellules vers la surface.

De façon générale, on peut développer l'argument que le mouvement est central à l'effet des facteurs physiques sur la plupart des organismes et sur la plupart des interactions trophiques. En effet, une interaction trophique ne peut avoir lieu que si le consommateur et sa ressource se retrouvent à la même localisation spatiale. Même pour les organismes sessiles, le fait que leur ressource soit dispersée dans leur milieu environnant les oblige à mettre en place des mécanismes pour l'amener jusqu'à eux (par exemple, les organismes filtreurs provoquent des courants d'eau en utilisant divers organes, et les plantes le font par pression osmotique), ou à immobiliser cette ressource lorsqu'elle passe à leur portée (par exemple, les araignées avec leur toile).

2.4. Rôle du mouvement et développement du cadre écomécanique

Étant donné que le mouvement est au cœur des interactions trophiques, il n'est pas étonnant que la plupart des facteurs abiotiques, ou tout du moins physiques, agissent sur les interactions principalement à travers leur action sur le mouvement. Viscosité et densité du milieu modifient les forces mécaniques qui agissent sur le mouvement des organismes et affectent leur capacité à se déplacer (Yates 1986). La turbulence les entraîne et peut augmenter la fréquence des contacts entre proies et prédateurs (Rothschild & Osborn 1988), etc. (Figure 15).



Figure 15 : Exemples d'interactions trophiques avec la représentation des principaux facteurs physique intervenants (D'après Cherif et al. 2024).

Un cadre théorique s'est mis en place pour étudier l'effet des forces physiques sur divers processus écologiques à l'échelle de l'individu, l'écomécanique (Denny 2016). Mais pour comprendre le lien entre facteurs abiotiques et mouvement des êtres vivants, il faut voir celui-ci dans un cadre plus large que le simple déplacement mécanique du corps d'un organisme sous l'action de forces physiques. En effet, contrairement au mouvement d'un objet solide inerte, celui d'un organisme répond à une motivation intrinsèque, qu'on peut autrement nommer « état interne » (Nathan et al. 2008). Les organismes vivants possèdent aussi des capacités de navigation, qui leur permettent de réagir aux contraintes de leur environnement, ceci afin de maintenir le cap qui leur permettra de satisfaire au mieux à leur motivation (Mueller & Fagan 2008). Enfin, leur capacité de locomotion dépend de leur condition physique et de leur niveau d'énergie, en plus de dépendre d'adaptations anatomiques et morphologiques (Biewener 2016). Selon le paradigme actuel de l'écologie du mouvement (Nathan et al. 2008), ce sont ces 3 composants (état interne, capacité de navigation et capacité de locomotion), répondant aux variations de l'environnement traversé, qui déterminent le mouvement des organismes (Figure 16).

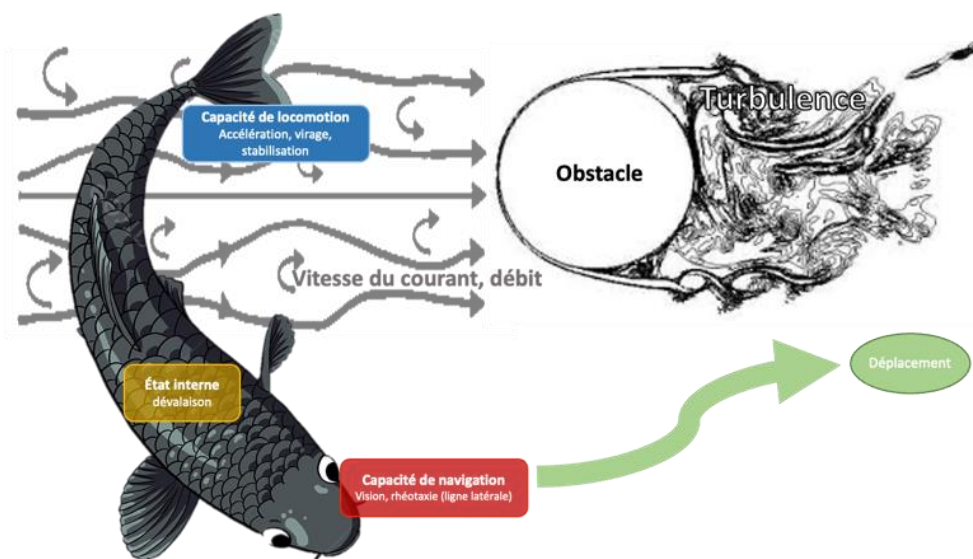


Figure 16 : Cadre théorique de l'écologie du mouvement, tel que défini par Nathan et al. (2008). Le déplacement d'un organisme (ici un poisson), est le résultat de l'interaction entre sa capacité de navigation (les sens pour percevoir son environnement et ses capacités cognitives pour l'analyser), son état interne qui décide du choix de changement de direction et d'accélération qu'il va appliquer, et sa capacité de locomotion (tous les organes qui lui permettent d'implémenter le changement de direction et d'accélération choisis). L'environnement physique affecte le déplacement à travers les 3 composantes du mouvement : la navigation (à travers la perception), la locomotion (la capacité à accélérer et tourner est affectée par le débit ou la turbulence par exemple) et l'état interne (p.ex., le stress généré par la turbulence peut amener le poisson à changer d'objectif).

En partant de ce paradigme du mouvement, on voit que l'éventail des facteurs abiotiques, et incidemment biotiques, affectant le mouvement est très large. Il inclut par exemple tous les facteurs qui affectent l'état interne de l'organisme, et donc peuvent modifier l'objectif que s'assigne l'organisme, et par là même, le mouvement effectué pour le satisfaire. Par exemple, une baisse du niveau d'oxygène peut résulter en une baisse du métabolisme aérobie, avec un cortège de conséquences négatives associées (Cummins et al. 2020). Face à ce risque, l'organisme se décidera peut-être à abandonner son activité présente (par exemple se nourrir) pour réduire son niveau d'activité, ou se diriger vers une zone d'oxygène plus élevée. C'est le cas des baleines bleues (*Balaenoptera musculus*) qui modulent la durée de leurs plongées en apnée, en fonction de leur consommation d'oxygène et du gain énergétique escompté de leurs proies (Hazen et al. 2015). D'autres facteurs peuvent agir sur l'état interne en tant que signal, plutôt qu'en agissant directement sur le métabolisme, telle la diminution de la durée du jour qui signale le début de la migration automnale chez de nombreuses espèces (Ramenofsky et al. 2012). Il est important de noter qu'un même facteur peut affecter à la fois l'état interne de l'organisme, sa capacité de locomotion et sa capacité de navigation. C'est le cas de certains éléments climatiques, comme la température, qui peuvent à la fois entraver la locomotion de l'organisme, diminuer sa réactivité et le forcer à chercher un refuge (Domenici & Seebacher 2020).

Pour comprendre et prédire l'effet d'un facteur abiotique sur un processus écologique donné, il est donc important de comprendre son effet sur le mouvement des organismes, à travers chacun des trois composants du mouvement, puis de comprendre le rôle du mouvement dans le processus écologique considéré. Ramené au cas des interactions trophiques en lien avec les facteurs physiques de

l'environnement, ce plan d'action peut être implémenté si l'on se rend compte que les différentes étapes qui font la réponse fonctionnelle sont chacune dépendantes d'un état interne donné, et correspondent donc à des phases de mouvements différentes (Cherif et al. 2024, et voir Figure 9). Pour illustrer cette approche, je prends l'exemple des chauve-souris pêcheuses (Aizpurua & Alberdi 2018), avec le vent comme facteur physique affectant leur réponse fonctionnelle (Cherif et al. 2024, et voir Figure 17). Je souhaite illustrer simplement ainsi l'effet intégré du vent sur l'interaction trophique entre chauve-souris et poissons pêchés est le cumul des effets sur chacun des composants de la réponse fonctionnelle.

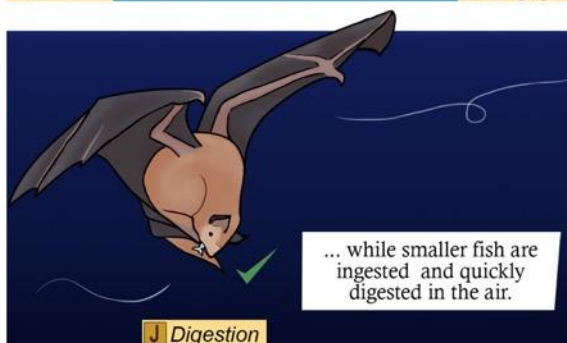
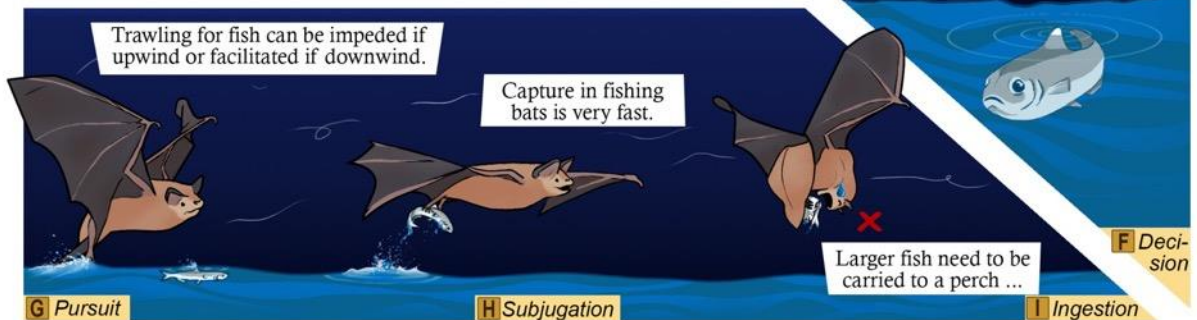
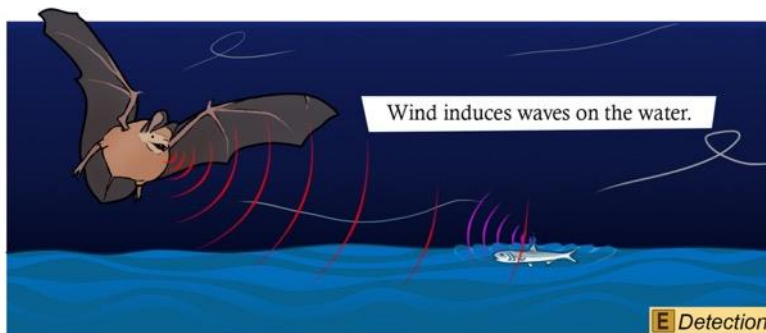
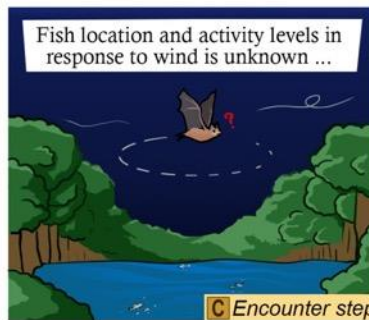
Figure 17 (*page suivante*) : Illustration graphique des effets potentiels du vent sur les paramètres de la réponse fonctionnelle d'une chauve-souris pêcheuse se nourrissant de poissons. De forts vents peuvent diminuer (A) la proportion du temps quotidien consacré à la recherche de nourriture (Salinas et al. 2014, Santos-Moreno et al. 2010) et (B) la zone couverte par unité de temps de recherche de nourriture, car les chauves-souris se nourrissent uniquement dans des zones abritées (Russo & Jones 2003). Les impacts du vent sur (C) la densité des proies et la probabilité de les rencontrer, ainsi que sur (D) le temps de recherche sont mal connus, mais il existe des études suggérant que le vent affecte (E) la probabilité de détection et le temps de détection, car les vagues induites par le vent à la surface de l'eau affectent la capacité des chauves-souris à identifier par écholocalisation les poissons faisant surface (Aizpurua et al. 2015, Siemers & Stilz 2001, Lukas et al. 2021). Il n'y a aucune preuve d'un effet du vent sur (F) la probabilité de prendre la décision d'attaquer et le temps de décision. Le vent est susceptible d'affecter (G) la probabilité de poursuite et le temps de poursuite en raison de son impact sur la vitesse de vol et les coûts de vol lors du chalutage vers le poisson détecté (Schnitzler et al. 1994). (H) La capture est un processus rapide chez les chauves-souris pêcheuses, ce qui rend peu probable que sa probabilité et sa durée soient affectées par le vent (Altenbach, 1989). Les chauves-souris doivent trouver un perchoir pour ingérer les poissons plus gros, tandis que les plus petits sont (I) ingérés dans l'air après leur capture. Un vent fort peut ainsi prolonger ou empêcher l'ingestion des poissons les plus gros, affectant ainsi l'efficacité de l'ingestion et le temps d'ingestion (Aizpurua & Alberdi 2018, Fenton, 1990). L'ingestion de poissons plus petits peut entraîner (J) une digestion plus complète et plus rapide (Welch et al. 2015). Enfin, les recherches montrent que les chauves-souris peuvent alimenter leur vol en énergie directement à partir de la nourriture qu'elles ingèrent, sans avoir à la stocker d'abord dans des réserves (Voigt et al. 2010). Ainsi, il est probable qu'en raison de l'augmentation des coûts de vol dans des conditions venteuses, une plus grande proportion de l'énergie assimilée soit allouée à la locomotion plutôt qu'à d'autres fonctions métaboliques, affectant ainsi (K) le processus d'allocation

KNOWN AND PRESUMED EFFECTS OF WIND OVER THE PARAMETERS OF THE FUNCTIONAL RESPONSE

AS DERIVED FROM THE
PREDATION SEQUENCE OF
FISHING BATS

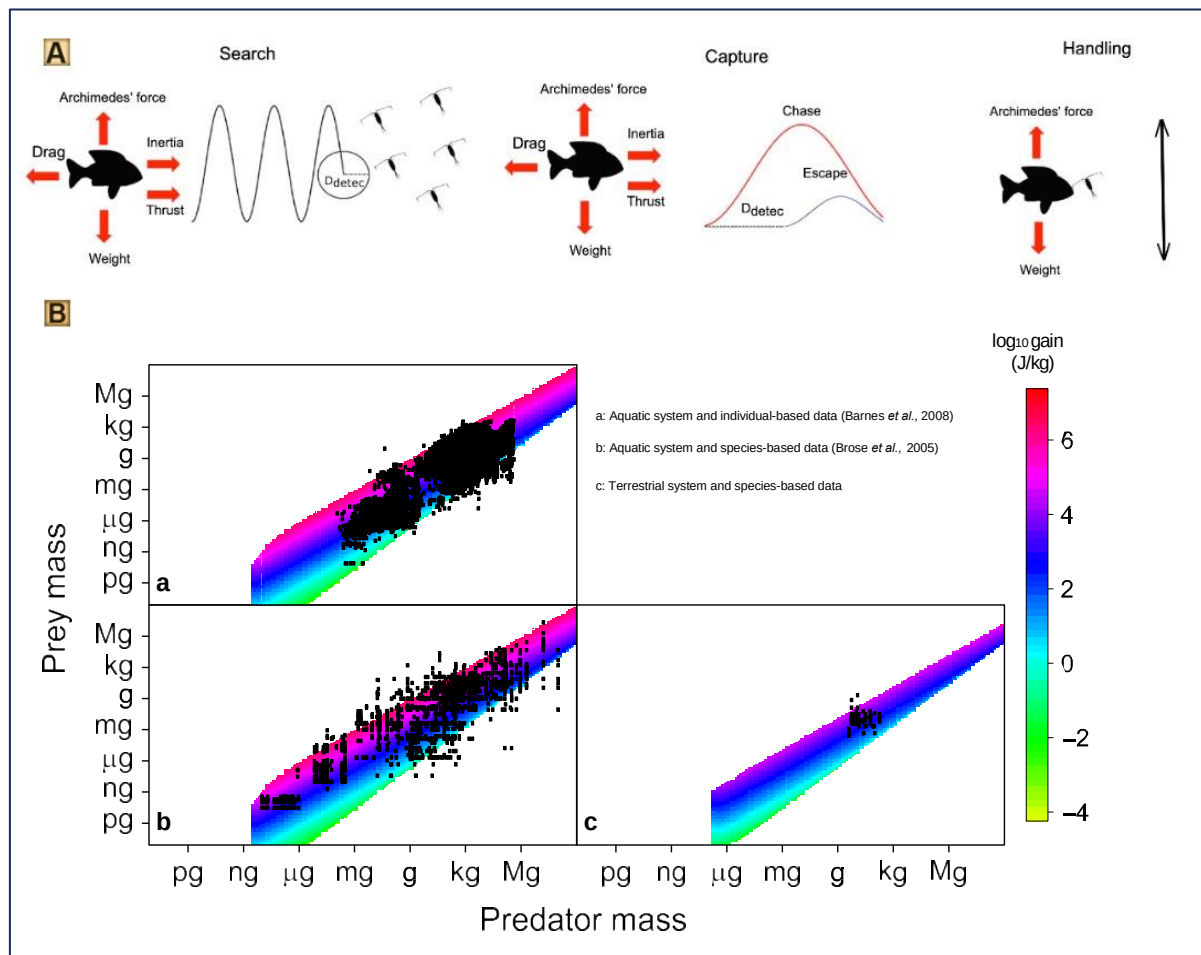
Fishing bats enter torpor
more often.

A Proportion time
foraging



Le cadre théorique que j'ai développé dans Cherif et al. (2024) n'a pas encore été appliqué à un cas concret dans son entièreté. Mais dans une étude précédente, j'ai modélisé l'effet de facteurs physiques de base (viscosité et densité physique du milieu) sur les interactions trophiques de prédateurs et de proies représentés de façon générique, ne différant que par leur taille corporelle (Portalier et al. 2019). Ce modèle permet de prédire la faisabilité d'une interaction entre une proie et son prédateur, ainsi que le gain énergétique net qui en résulterait pour le prédateur, selon que cette interaction aurait lieu en milieu aquatique, ou en milieu aérien (Figure 18 A). Les données récoltées par ailleurs dans la littérature corroborent les résultats du modèle, en particulier pour les prédateurs qui se nourrissent exclusivement dans des milieux pélagiques ou aériens (Figure 18 B).

Figure 18 (*page suivante*) : Inclusion de facteurs physiques dans un modèle de prédation par Portalier et al. (2019). **(A)** Les facteurs physiques inclus sont la gravité (dans le calcul du poids de l'organisme en mouvement), la viscosité (dans le calcul de la traînée) et la densité du milieu (dans les calculs de la traînée et la force d'Archimède). La séquence de prédation ne prend en compte que cinq des huit phases de la prédation : recherche, détection, poursuite et manipulation (comprenant ingestion et digestion). Les états internes peuvent être assimilés aux différents objectifs d'optimisation que se fixe l'organisme pour chacune des phases : le prédateur est supposé optimiser (i) l'énergie dépensée par unité de distance parcourue au stade de la recherche ; (ii) la distance parcourue au stade de la capture ; et (iii) l'énergie dépensée par unité de temps au stade de la manipulation. Les capacités de navigation des prédateurs et des proies considérées dans le modèle sont la capacité à (i) effectuer une marche dirigée au stade de la recherche, (ii) détecter l'autre partenaire à une distance minimale basée sur la taille (D_{detec}) et orienter le mouvement vers la proie pour le prédateur et s'éloigner du prédateur pour la proie après détection ; et (iii) pour le prédateur, maintenir une position horizontale constante lors de la manipulation. La capacité de locomotion est résumée par la force de poussée maximale basée sur la taille de l'organisme, répartie en proportions ajustables entre une composante horizontale et une autre verticale, résultant en une trajectoire sinusoïdale du mouvement ; la capacité à maintenir une vitesse constante pendant la phase de recherche ; la capture d'une proie est limitée à une seule oscillation sinusoïdale, et le prédateur peut maintenir une position stationnaire pendant la phase de manipulation. **(B)** Malgré un nombre d'étapes plus restreint que dans Cherif et al. (2024), le modèle prédit avec une grande précision, et pour un large éventail de masses de prédateurs et de proies, l'occurrence des interactions prédateur-proie dans les milieux pélagiques, telles que mesurées par (a) Barnes et al. (2008) et (b) Brose et al. (2005). Les données collectées dans l'article pour les prédateurs aériens (hirondelles, martinets, chauve-souris, etc.) en (c) montrent aussi une grande congruence avec les prédictions du modèle.



Ce modèle, qui suit dans l'ensemble les recommandations posées ensuite dans le cadre théorique de Cherif et al. (2024), reste cependant à améliorer. En effet, il n'inclut pas explicitement certaines étapes de la réponse fonctionnelle (les étapes de décision, de capture et d'allocation). Dans un travail ultérieur, j'ai regardé plus précisément les paramètres de la réponse fonctionnelle qui sont prédits par le modèle (Portalier et al. 2022). La qualité des prédictions varie selon les paramètres : de fiables pour ce qui est du taux d'attaque, elles sont peu sûres pour ce qui est du temps de manipulation des proies une fois capturées (Figure 19).

De plus, il manque certains facteurs physiques marquants pour les organismes pélagiques et aériens (température, turbulence et courants). Quant aux organismes benthiques, terrestres et édaphiques, il reste encore un gros travail biophysique à faire afin d'inclure l'effet des facteurs physiques liés aux surfaces solides (forces de réaction du sol, frottement, rugosité, complexité, etc.).

Si donc l'application généralisée de ce modèle à tous les types d'habitats reste à développer, son application plus spécifique au milieu pélagique semble plus d'actualité. Étant donné que j'ai développé par ailleurs un modèle de réponse du phytoplancton aux facteurs abiotique (Portalier et al. 2016), il m'a paru pertinent de le combiner avec le modèle proie-prédateur de Portalier et al. (2019) pour tenter de modéliser l'effet des facteurs physiques sur le réseau planctonique.

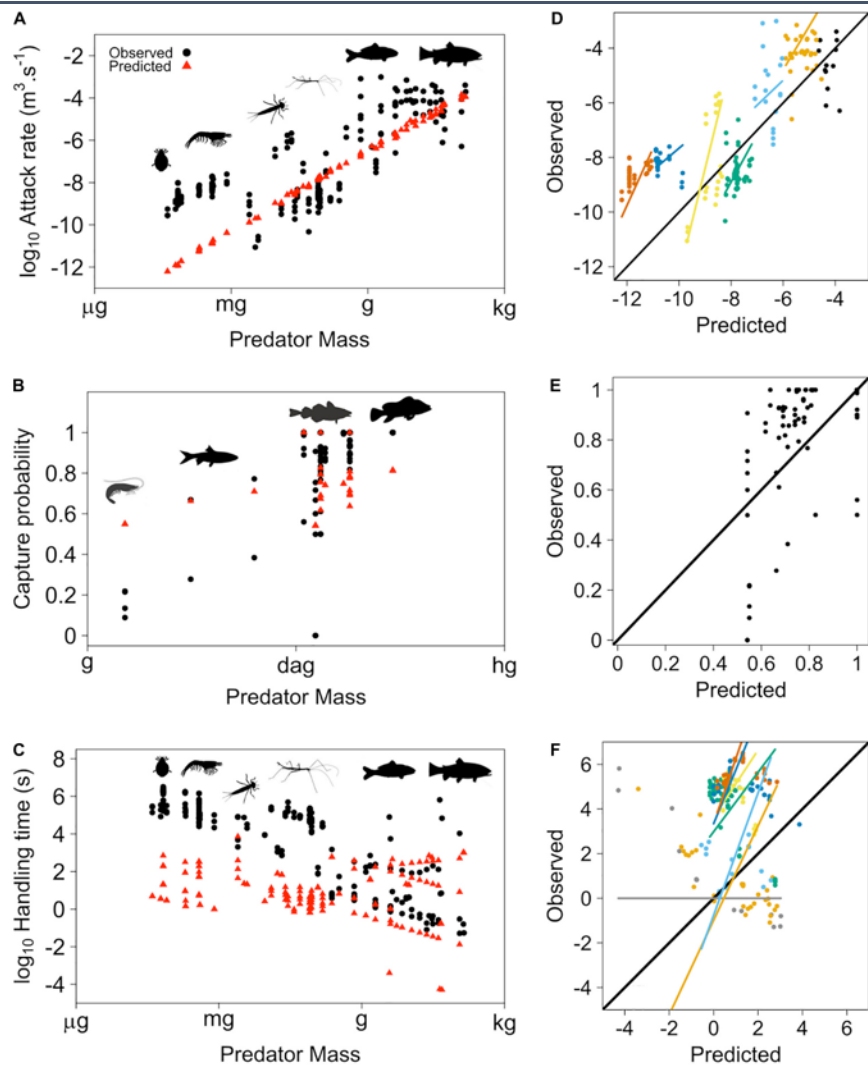


Figure 19 : Taux d'attaque du prédateur en fonction de la taille (A), observés vs prédits par le modèle de Portalier et al. (2019) (D). Probabilités de capture en (B) et (E). Temps de manipulation en (C) et (F). (D'après Portalier et al. 2022).

2.5. Structure et réponse du réseau planctonique aux facteurs physiques de la colonne d'eau

Ce projet, commencé sous la forme d'un stage de Master 2 (Thill 2024), reprend le modèle physique de croissance du phytoplancton développé par Portalier et al. (2016) (Figure 20 A-C). Il y rajoute un modèle de croissance et de déplacement d'une espèce de zooplancton qui s'en nourrit (Figure 20 D).

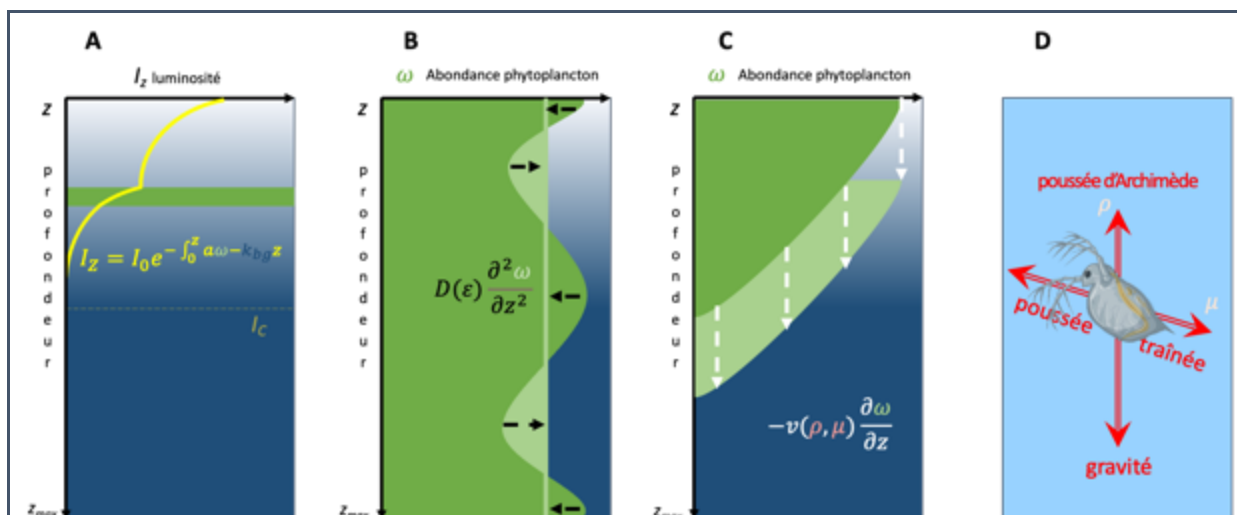


Figure 20 : Description des facteurs physiques inclus dans le modèle de réseau trophique planctonique et de leurs effets sur les principaux processus représentés. **A)** la luminosité I_z diminue en fonction de la profondeur, à cause de son absorption, soit par l'eau elle-même (coefficient d'absorption k_{bg}), soit par le phytoplancton (coefficient de proportionnalité a). La lumière absorbée permet au phytoplancton de croître et de se reproduire, tant que le niveau de luminosité est supérieur à un niveau critique, I_c . Cela fait de la profondeur maximale, z_{max} , un deuxième paramètre physique d'importance, car selon qu'elle est inférieure ou supérieure à la profondeur de I_c , elle détermine en grande partie la capacité du phytoplancton à croître ou à disparaître. **B)** La turbulence ε , exprimée quantitativement sous la forme d'un coefficient de diffusion, lutte contre la création de gradients verticaux d'abondance de phytoplancton. **C)** la densité et la viscosité de l'eau affectent v , la vitesse de sédimentation du phytoplancton. En effet, la viscosité augmente la traînée des cellules en chute libre, tandis que la densité diminue leur gravité effective. **D)** Pour les mêmes raisons, ces deux derniers facteurs affectent également le zooplancton qui lui, peut se mouvoir dans toutes les directions.

Inspiré par le modèle de Portalier et al. (2019), le mouvement du zooplancton se fait en deux phases (Figure 21) : i) une phase active durant laquelle l'organisme applique une force constante de poussée lui permettant d'avancer vers l'avant et vers le haut, suivie ii) d'une phase passive, durant laquelle la poussée est interrompue, en préparation de la suivante. En résulte un déplacement fait d'oscillations consécutives, jusqu'à la détection d'une proie (Figure 21 A), sa capture en une oscillation (Figure 21 B), et son ingestion au cours de quelques ultimes oscillations verticales (Figure 21 C). Ce mode oscillatoire est vérifié empiriquement chez de nombreuses espèces de zooplancton (Wadhwa et al. 2014, Langer et al. 2021 et voir également section 1 ci-dessus 3.2 ci-dessous), bien qu'il puisse prendre des formes plus complexes que dans le modèle, notamment pour les microorganismes flagellés (Cortese & Wan 2021).

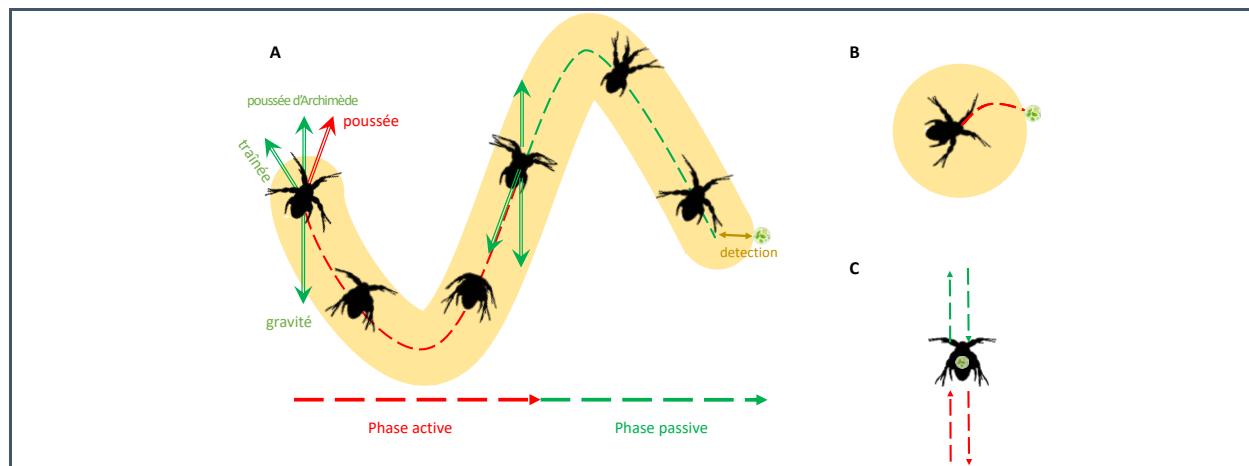


Figure 21 : Représentation du mouvement du zooplancton sous forme d'oscillations, résultant de sa division en deux phases, (une phase active avec poussée, et une phase passive) au cours des 3 modes d'activités possibles pour le zooplancton : **A)** mode de recherche d'une proie, constitué d'oscillations répétées, dirigées vers l'avant ; **B)** mode de capture d'une proie, une fois celle-ci détectée, constitué d'une seule oscillation en direction du phytoplancton repéré, et **C)** mode d'ingestion de la proie, une fois celle-ci capturée, constitué d'oscillations verticale le temps de manipuler la proie.

Afin de comprendre l'interaction entre phytoplancton et zooplancton le long de toute la colonne d'eau, il faut modéliser le déplacement vertical de ce dernier. En laissant de côté la migration verticale journalière du zooplancton (Bandara et al. 2021) pour une étape ultérieure, nous avons choisi d'abord de représenter les processus de diffusion résultant de la stochasticité inhérente des déplacements à petite échelle (Figure 22). En effet, s'il existe un mouvement optimum (en termes d'économie d'énergie et de maintien du positionnement vertical du zooplancton), étant donné la stochasticité inhérente aux mouvements microscopiques (Krishnamurthy et al. 2020), chaque nouvelle oscillation ne démarrera pas exactement à la fin exacte de l'oscillation précédente, mais un peu plus tôt ou un peu plus tard (Figure 22 A).

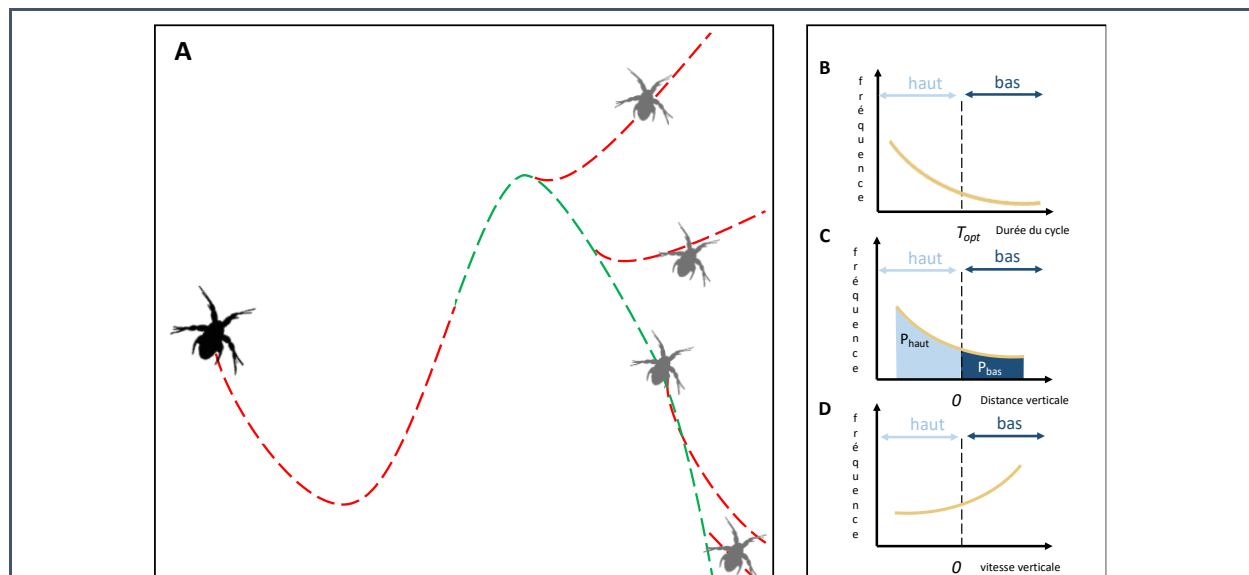


Figure 22 : La stochasticité dans le choix par un zooplancton du début d'un nouveau cycle **(A)** résulte en une distribution aléatoire de la durée d'une oscillation **(B)**, de la distance verticale nette parcourue **(C)**, et de la vitesse verticale à laquelle se fait ce déplacement **(D)**.

Si l'on fait l'hypothèse simple que la durée d'une oscillation est distribuée selon une loi exponentielle (Figure 22 B), c'est-à-dire sans mémoire, alors on obtient une marche aléatoire de l'individu le long de l'axe vertical. Cependant, du fait que ni la trajectoire d'une oscillation ni les probabilités de se diriger vers le haut ou le bas ne sont symétriques (Figure 22 C), les vitesses moyennes dans ces deux directions ne sont pas égales (Figure 22 D). Le processus de diffusion qui résulte d'une petite stochasticité à l'échelle de l'élément fondamental du mouvement du zooplancton résulte alors en un processus de diffusion asymétrique : en moyenne, les individus ont tendance à s'accumuler vers le bas, comme le montrent les premières simulations du modèle (Figure 23).

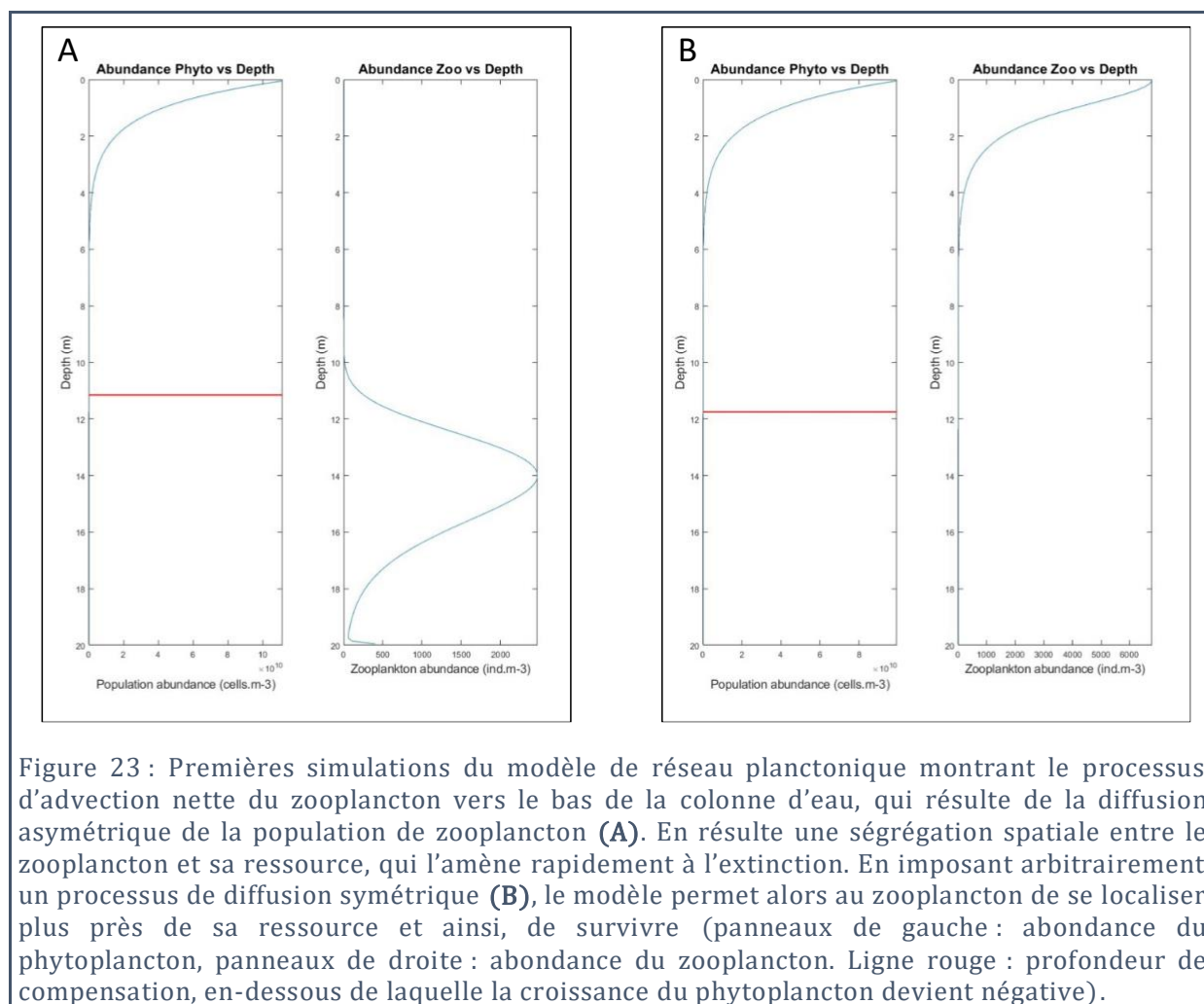


Figure 23 : Premières simulations du modèle de réseau planctonique montrant le processus d'advection nette du zooplancton vers le bas de la colonne d'eau, qui résulte de la diffusion asymétrique de la population de zooplancton (A). En résulte une ségrégation spatiale entre le zooplancton et sa ressource, qui l'amène rapidement à l'extinction. En imposant arbitrairement un processus de diffusion symétrique (B), le modèle permet alors au zooplancton de se localiser plus près de sa ressource et ainsi, de survivre (panneaux de gauche : abondance du phytoplancton, panneaux de droite : abondance du zooplancton. Ligne rouge : profondeur de compensation, en-dessous de laquelle la croissance du phytoplancton devient négative).

Il y a peu de données de distribution verticale de zooplancton établie hors de l'influence du processus de migration verticale journalière, et seulement sous l'influence de fluctuations du mouvement à petite échelle. Celles que j'ai trouvées tendent à montrer que la distribution reste stationnaire, sans advection nette (p. ex., [Conzelmann et al. 2011](#), [Thiel et al. 2019](#)). Si, comme le montrent les premières simulations du modèle, la capacité de maintenir une position verticale stationnaire (en moyenne) est vitale pour la survie du zooplancton (Figure 23), le mécanisme à la base de cette capacité de navigation n'est pas évident à trouver, comme le soulignent Conzelmann et al. (2011). En effet, à l'échelle d'une ou de quelques oscillations, il est difficile d'imaginer un mécanisme qui permette à un organisme de petite taille (au mieux quelques mm) de mesurer un décalage dans sa position au sein d'une colonne d'eau de plusieurs mètres (d'autant plus si elle est agitée de mouvements turbulents ou circulatoires). Par contre, quelques études empiriques suggèrent un autre mécanisme, opérant à une échelle spatiale plus large. Certains zooplanctons, comme les daphnies,

les copépodes et certaines larves planctoniques alternent des phases de nage active vers le haut, suivies de phases durant lesquelles ils se laissent couler passivement (Conzelmann et al. 2011, Langer et al. 2021, Jiang 2023). En leur permettant d'échantillonner plus largement les gradients verticaux de température, pression, luminosité, etc., ce mode de déplacement leur permettrait peut-être d'arriver à se situer dans la colonne d'eau (Lincoln 1971). La prochaine étape pour ce modèle consistera donc à y inclure ce mécanisme, de façon à représenter le mouvement vertical du zooplancton de façon plus réaliste, et d'en comprendre les conséquences sur son interaction avec le phytoplancton.

2.6. Stœchiométrie et métabolisme : de l'échelle de l'individu à celle de la population

Comprendre une interaction trophique dans son ensemble demande de pouvoir intégrer l'effet d'une interaction ponctuelle sur l'ensemble du cycle de vie de l'organisme (Verity & Smetacek 1996). Quant aux réseaux trophiques, leurs dynamiques sont déterminées par les forces d'interaction entre espèces, c-à-d l'effet d'un individu d'une espèce sur la dynamique de la population de l'autre espèce (Berlow et al. 2004). Il est donc important de pouvoir extrapoler l'effet d'un facteur de l'individu à la population. C'est d'autant plus important dans le cas de la stœchiométrie car, comme je l'ai déjà mentionné plus haut, la règle d'homéostasie stœchiométrique qui s'applique à l'individu n'est pas valable au niveau de la population. En effet, prenons l'exemple des poissons, dont le pourcentage de phosphore peut tripler, entre les premiers stades de vie et l'âge adulte (Pilati & Vanni 2007). Il s'ensuit que pour une même biomasse totale, le pourcentage en phosphore d'une population sera très différent, selon qu'elle est composée majoritairement d'adultes ou de juvéniles (Figure 24).

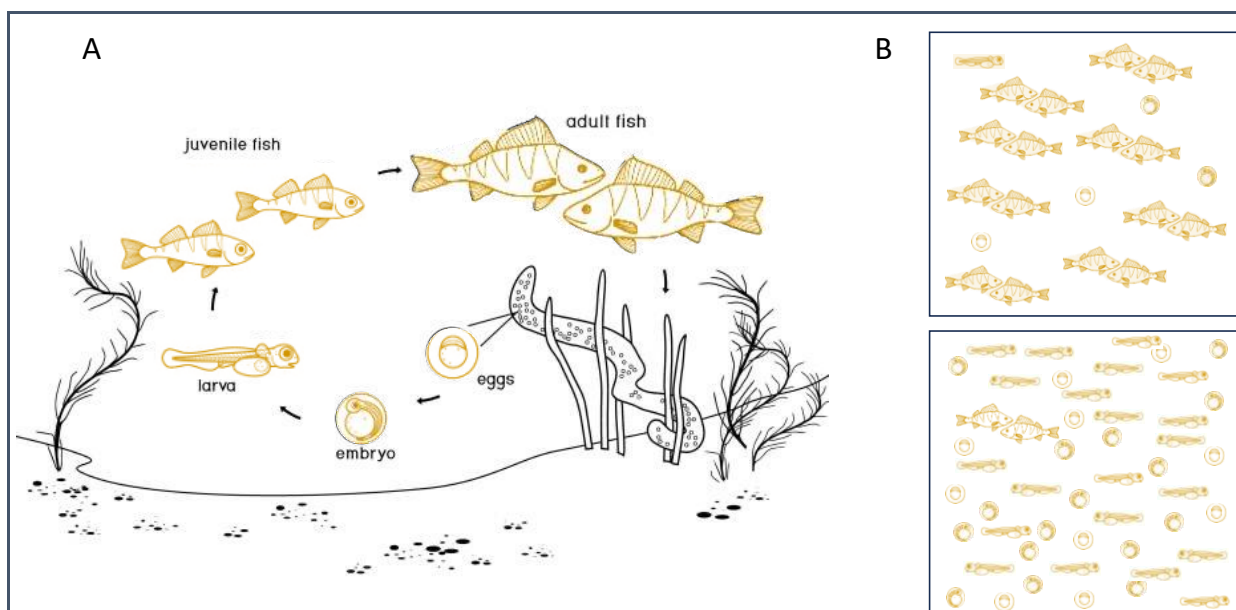
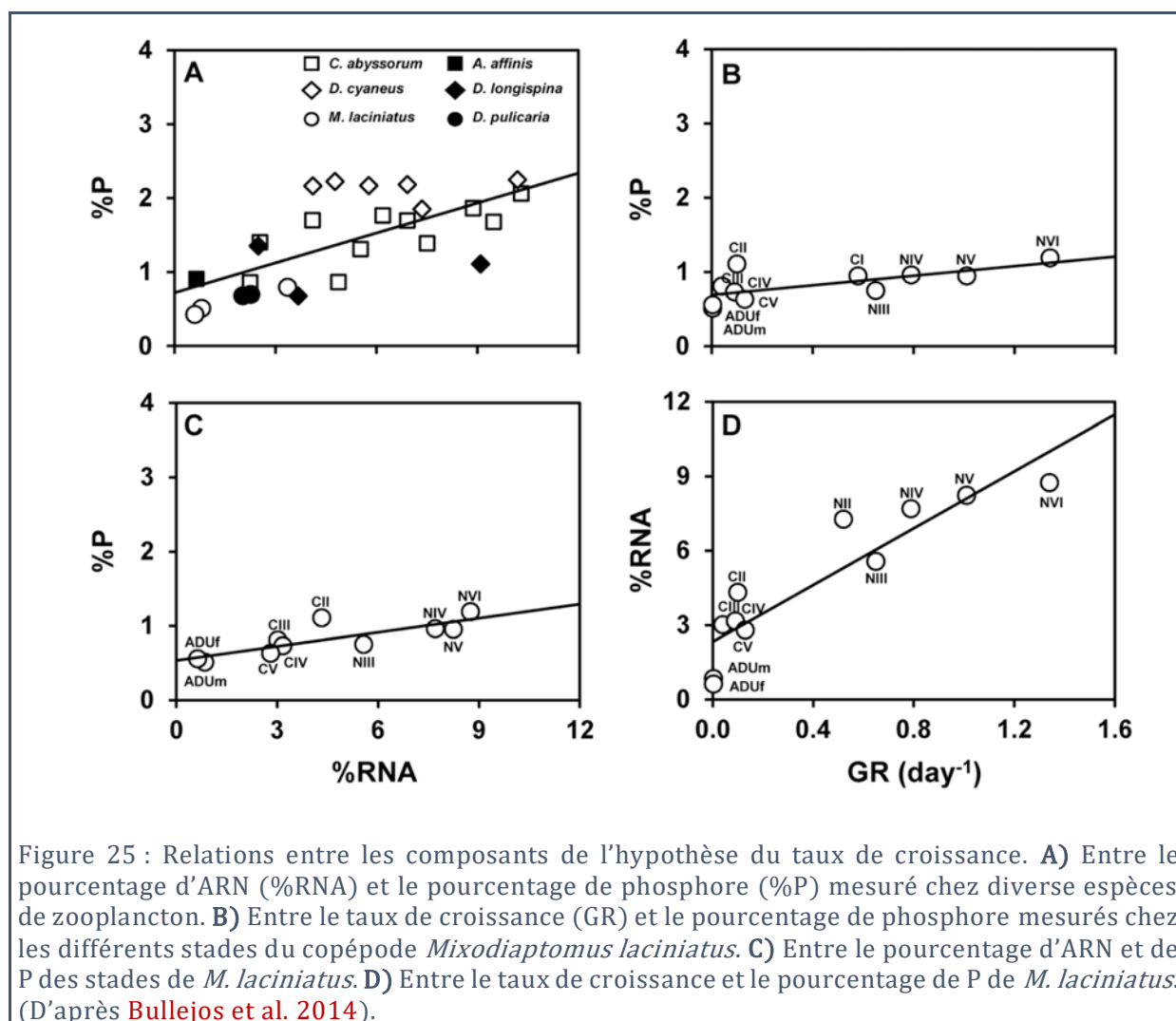


Figure 24 : illustration du rôle de la structuration de la population en stades ontogéniques sur sa stœchiométrie. **A)** Même si chaque stade d'une espèce pris individuellement est homéostatique, des différences de composition peuvent exister, par exemple la richesse de la biomasse en phosphore (représentée ici par l'intensité de la coloration jaune). **B)** Il en résulte qu'à même quantité de biomasse totale, deux populations peuvent présenter des compositions stœchiométriques très différentes, en fonction de la proportion des différents stades qui les composent.

Les résultats de plusieurs stages de recherche que j'ai supervisés (Blochel 2017, Dionet 2023, Lhermite 2024), suggèrent également, qu'en plus du découplage entre biomasse et stœchiométrie, la structuration de la population amène également à un découplage entre taux de croissance et stœchiométrie. En effet, une des

hypothèses classiques de la stœchiométrie écologique est l'hypothèse du taux de croissance ou « Growth Rate Hypothesis » qui prédit une corrélation positive entre pourcentage de phosphore dans la biomasse, contenu en ARN et taux de croissance somatique (Elser et al. 1996). Le lien entre pourcentage de phosphore et contenu en ARN est assez direct : l'ARN ribosomal représente en effet le principal stock de phosphore dans la cellule. Or l'ARN ribosomal étant essentiel à la synthèse des protéines, et donc à la croissance somatique, le lien entre ARN et taux de croissance est également causal. Il s'ensuit de ces deux relations une corrélation entre taux de phosphore et taux de croissance. Les deux premières relations se vérifient très souvent, que ce soit entre espèces ou au niveau intraspécifique (Figure 25). Si la relation entre taux de phosphore et taux de croissance se confirme souvent (Figure 25 D), de nombreuses études ne montrent aucune relation entre les deux (Vrede et al. 2004).



De nombreux mécanismes ont été évoqués pour expliquer ce découplage entre phosphore et croissance : stockage de réserves de phosphore, allocation du phosphore à d'autres biomolécules que l'ARN, etc. Pour ce qui est du niveau intraspécifique, je propose que la dynamique de la population structurée puisse elle-même causer ce découplage. En effet, si l'on tient pour acquis que l'hypothèse du taux de croissance s'applique au niveau des différents stades constituant une espèce, alors on en conclut que les stades les plus riches en phosphore sont aussi ceux qui croissent le plus vite et donc, transitent le plus vite aussi vers le stade suivant. C'est donc les stades avec les plus faibles taux de phosphore et de croissance qui vont voir leur nombre d'individus augmenter relativement aux stades les plus riches en phosphore (Nakazawa 2011).

Cela peut amener, comme le montrent les résultats de stages entrepris, à des relations bien plus compliquées entre taux de croissance et taux de phosphore (Figure 26).

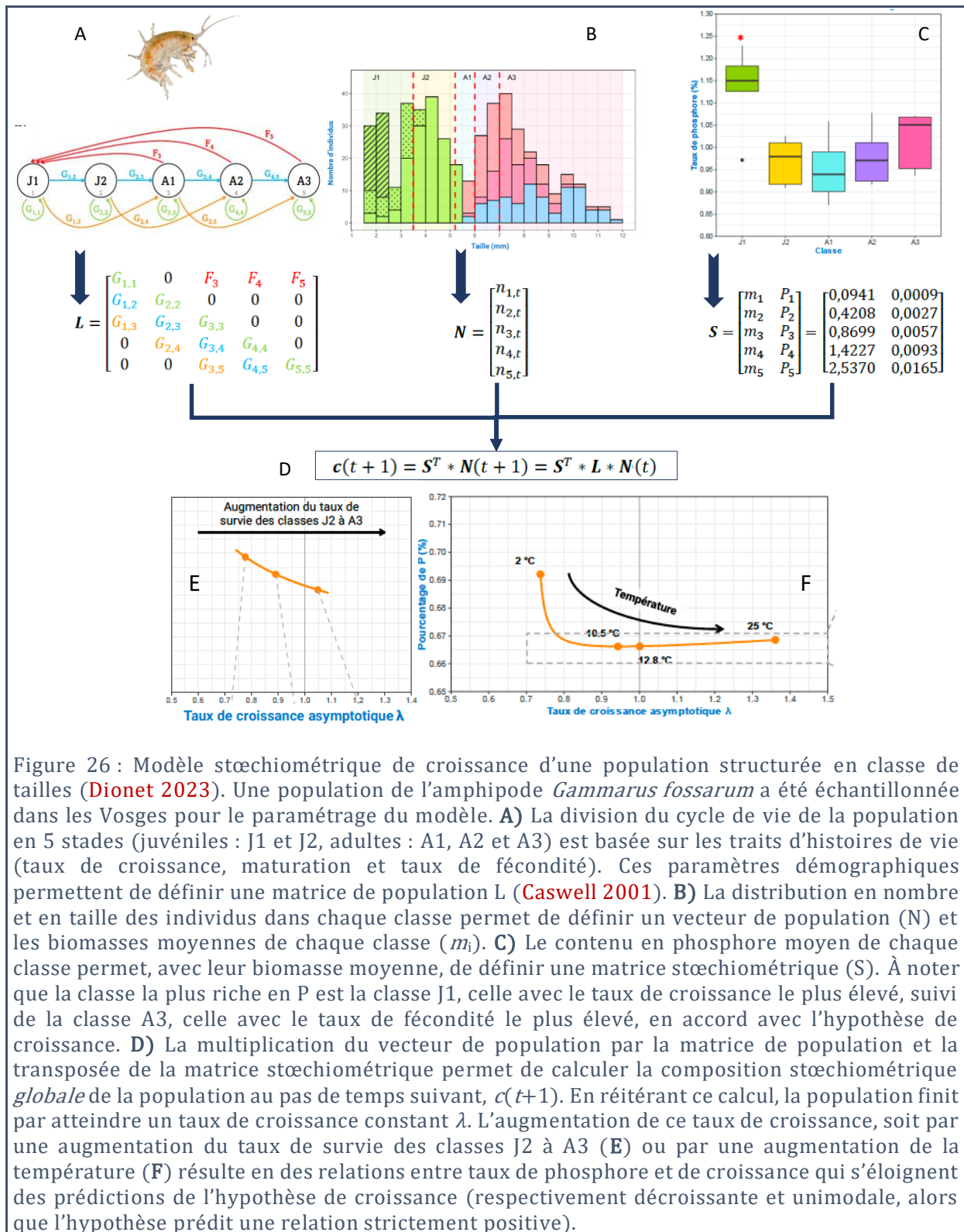


Figure 26 : Modèle stœchiométrique de croissance d'une population structurée en classe de tailles (Dionet 2023). Une population de l'amphipode *Gammarus fossarum* a été échantillonnée dans les Vosges pour le paramétrage du modèle. **A**) La division du cycle de vie de la population en 5 stades (juvéniles : J1 et J2, adultes : A1, A2 et A3) est basée sur les traits d'histoires de vie (taux de croissance, maturation et taux de fécondité). Ces paramètres démographiques permettent de définir une matrice de population L (Caswell 2001). **B**) La distribution en nombre et en taille des individus dans chaque classe permet de définir un vecteur de population (N) et les biomasses moyennes de chaque classe (m_i). **C**) Le contenu en phosphore moyen de chaque classe permet, avec leur biomasse moyenne, de définir une matrice stœchiométrique (S). À noter que la classe la plus riche en P est la classe J1, celle avec le taux de croissance le plus élevé, suivi de la classe A3, celle avec le taux de fécondité le plus élevé, en accord avec l'hypothèse de croissance. **D**) La multiplication du vecteur de population par la matrice de population et la transposée de la matrice stœchiométrique permet de calculer la composition stœchiométrique globale de la population au pas de temps suivant, $c(t+1)$. En réitérant ce calcul, la population finit par atteindre un taux de croissance constant λ . L'augmentation de ce taux de croissance, soit par une augmentation du taux de survie des classes J2 à A3 (**E**) ou par une augmentation de la température (**F**) résulte en des relations entre taux de phosphore et de croissance qui s'éloignent des prédictions de l'hypothèse de croissance (respectivement décroissante et unimodale, alors que l'hypothèse prédit une relation strictement positive).

Pour pouvoir décrire le lien entre croissance et stœchiométrie au niveau de la population (et tous les processus qui s'ensuivent : ingestion, respiration, recyclage des nutriments, etc.), il ne suffit donc pas d'appliquer les principes et hypothèses principales de la théorie stœchiométrique (homéostasie, hypothèse

du taux de croissance, etc.) : il faut définir un modèle de croissance stœchiométrique à l'échelle de l'individu, allié à un modèle de dynamique de population, mesurant la contribution de chaque individu à la croissance de la population selon la classe (d'âge, de taille, etc.) à laquelle il appartient.

2.7. Résumé

Au final, les contributions et les échecs de mes travaux de recherche permettent de souligner la spécificité et l'apport de l'approche que je cherche à développer : afin de prédire les interactions trophiques, et donc la structure des réseaux trophiques, il est important de se focaliser sur l'interaction à l'échelle individuelle, et d'y inclure l'effet des facteurs abiotique de l'environnement local qui, souvent, interfèrent ou même déterminent l'issue de l'interaction.

Pour cela, je choisis principalement de regarder l'effet de l'environnement sur le mouvement au sens large des organismes impliqués : leur motivation ou état interne, leur capacité de navigation et de locomotion. Le mouvement, aspect le plus visible du comportement des organismes, permet aussi de caractériser le processus trophique, d'en décrire les étapes, de faire un budget du temps passé par l'organisme à se nourrir et, suivant les traces de Holling (1959a, b), en déduire une expression mécaniste de la réponse fonctionnelle (Wootton et al. 2023). En modélisant les mécanismes les plus basiques à l'échelle de l'individu, et en regardant les processus qui en résultent à plus large échelle, cette approche permet de comprendre les éléments essentiels à une interaction donnée et de repérer les éléments manquant à notre compréhension.

3. Recherches futures

3.1. Cadre théorique pour l'inclusion des facteurs physiques dans les interactions écologiques

Jusqu'à présent, mes recherches se sont concentrées sur quelques facteurs chimiques (composition en éléments chimiques tels que carbone, azote et phosphore), et quelques facteurs physiques, principalement mécaniques (gravité, densité, viscosité et turbulence). Je me suis restreint aussi à des types d'interactions spécifiques : herbivorie et décomposition pour la stœchiométrie et prédation pour l'écomécanique, et dans quelques milieux donnés (pélagiques, boréaux, et aériens). Cependant, facteurs chimiques (oxygène, pH, etc.), et facteurs physiques (température, luminosité, géométrie, etc.) sont nombreux et leur importance varie en fonction des milieux. Mon ambition est donc d'étendre le cadre théorique et méthodologique que j'ai commencé à bâtir pour les interactions trophiques (Cherif et al. 2024) à d'autres types d'interactions écologiques, d'autres facteurs chimiques ou physiques, et d'autres types d'environnements.

Un tel cadre ne peut évidemment se bâtir à partir de rien. Il s'agit d'articuler plusieurs approches existantes, à diverses échelles et issues de diverses disciplines, afin de partir d'une mesure locale des facteurs abiotiques pour aboutir à la description de leurs effets sur le type d'interaction écologique ciblé. Tout cela, basé sur le rôle fondamental que joue le mouvement dans toutes les interactions écologiques (et en biologie de façon générale, voir Wellmann & Sturge 2024) : i) au niveau de l'individu, sa survie dépend de sa capacité à collecter une ressource souvent dispersée spatialement tout en évitant les dangers (Abrahms et al. 2021) ; ii) niveau de la population, la reproduction sexuée exige que les partenaires (ou leurs gamètes) se rencontrent (Mizumoto et al. 2017), et les propagules doivent se disperser plus ou moins loin de leurs géniteurs (Clobert et al. 2001) ; iii) niveau des communautés, en plus des interactions trophiques, le mouvement détermine la dynamique des pathogènes et parasites, qui doivent contacter de nouveaux hôtes pour se propager (Dougherty et al. 2018). Il en va de même pour les partenaires engagés dans des relations mutualistes (Shaw et al. 2021). Quant aux espèces qui entrent en compétition, que ce soit indirectement pour des ressources (Potts & Petrovskii 2017) ou directement par interférence (Vanak et al. 2013), leur façon de partager un même espace physique et déterminant pour l'issue de leur confrontation (Gupte et al. 2023).

Étant donnée la centralité du mouvement, il est important d'arriver à une description de celui-ci qui soit à la fois suffisamment réaliste, pour pouvoir y introduire ensuite les contraintes des facteurs abiotiques de façon mécaniste, et suffisamment simple pour qu'elle puisse s'appliquer de façon générique au plus grand nombre d'organismes possibles sans être trop lourde à manier mathématiquement et informatiquement.

3.2. Vers une description générique du mouvement

Le paradigme de l'écologie du mouvement offre déjà un cadre qui permet de décomposer les trajectoires complexes du déplacement des organismes en un petit nombre d'éléments fondamentaux (Figure 27).

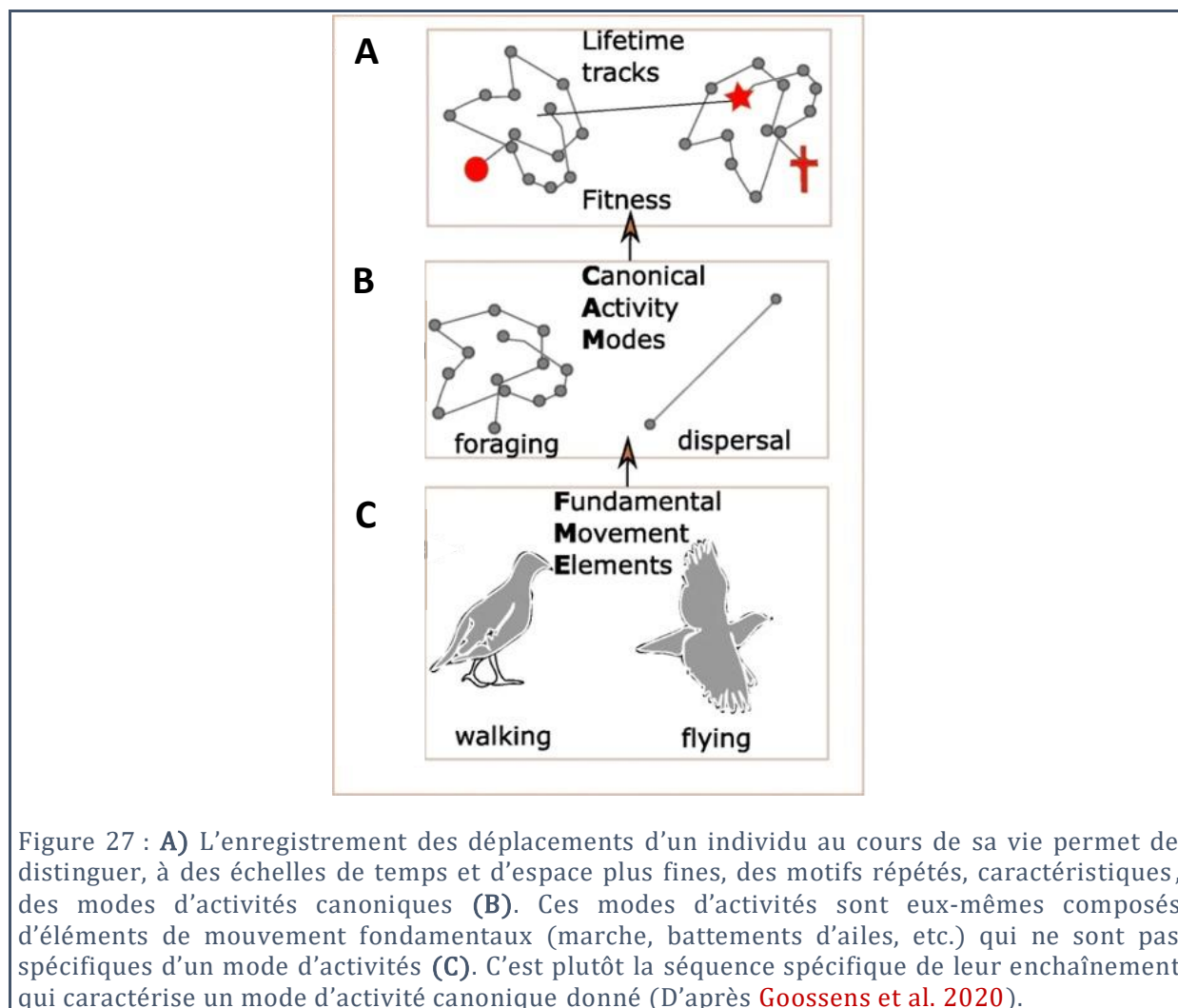
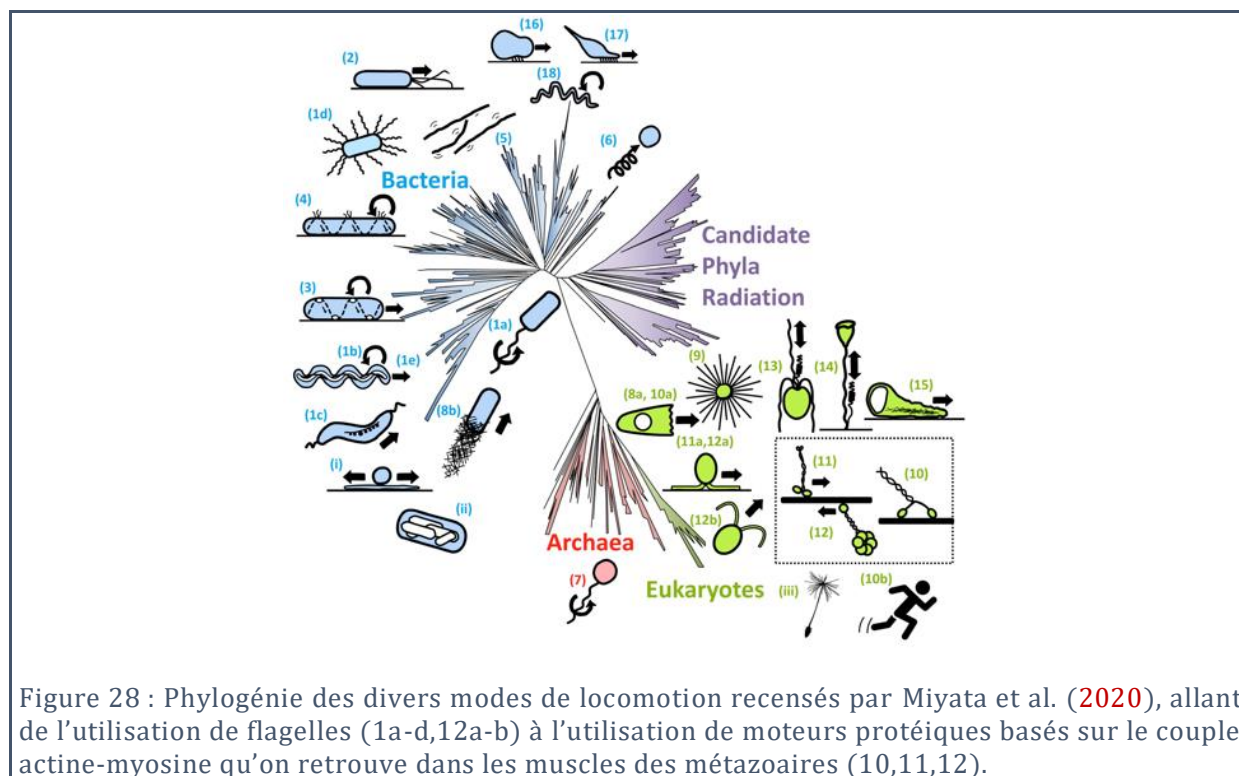


Figure 27 : **A)** L'enregistrement des déplacements d'un individu au cours de sa vie permet de distinguer, à des échelles de temps et d'espace plus fines, des motifs répétés, caractéristiques, des modes d'activités canoniques **(B)**. Ces modes d'activités sont eux-mêmes composés d'éléments de mouvement fondamentaux (marche, battements d'ailes, etc.) qui ne sont pas spécifiques d'un mode d'activités **(C)**. C'est plutôt la séquence spécifique de leur enchaînement qui caractérise un mode d'activité canonique donné (D'après [Goossens et al. 2020](#)).

Il est donc possible de décrire des mouvements très compliqués comme des suites d'éléments répétitifs de base, du moins en théorie (la segmentation de trajectoires en éléments fondamentaux demande en effet un échantillonnage à très haute résolution qui est aussi coûteux ; voir [Getz 2022](#)). La plupart des chercheurs en écologie du mouvement classent ces éléments de mouvement fondamentaux en plusieurs types ([Getz & Saltz 2008](#), [Goossens et al. 2020](#)). En effet, les modes de locomotion dans la nature sont extrêmement divers (Figure 28). Cependant, la plupart partagent une caractéristique : ils sont périodiques et le résultat d'oscillations de base qui répétées, permettent le mouvement ([Durham 1974](#)).



Si ces oscillations sont évidentes à repérer pour les modes de locomotions qui nous sont les plus familiers (nage, marche, vol ; [Bejan et al. 2023](#)), elles se retrouvent aussi dans la locomotion flagellée des bactéries ([Mathijssen et al. 2019](#)) ou celle amiboïde des cellules animales ([Campbell & Bagchi 2018](#), Figure 29).

Je pense donc qu'il est possible d'aller encore plus loin dans cette description générique du mouvement, en définissant un seul type de mouvement fondamental, caractérisé par plusieurs paramètres qui, lorsqu'ils prennent des valeurs différentes résultent en des éléments fondamentaux qualitativement différents. Il ne s'agit pas pour moi, à ce stade, de prétendre que la périodicité est à la base de tous les modes de locomotion, même si d'autres chercheurs ont avancé des arguments convaincants en ce sens ([Rapp 1987](#), [Wan 2023](#)). Il me semble simplement que ce phénomène d'oscillations est suffisamment répandu pour justifier de le prendre comme point de départ pour un modèle générique du déplacement.

Si l'on accepte l'hypothèse d'une oscillation comme élément de mouvement fondamental (Figure 29 D), qu'elle soit causée par un tour de flagelle, un battement d'aile ou une ondulation du corps, il reste à trouver la bonne métrique pour la mesurer. En effet, le déplacement au cours du temps peut être mesuré sous forme de position changeante, de vitesse ou d'accélération. Les lois de la mécanique classique nous expliquent que ces trois mesures sont interchangeables en théorie, l'une étant la dérivée ou l'intégrale de l'autre ([Gleiss et al. 2011](#)). Cependant, la deuxième loi de Newton (la somme des forces égale la masse fois l'accélération) montre que l'accélération joue un rôle plus fondamental que les autres métriques en mécanique. C'est pourquoi je fais le choix de concentrer mes efforts futurs sur l'accélération.

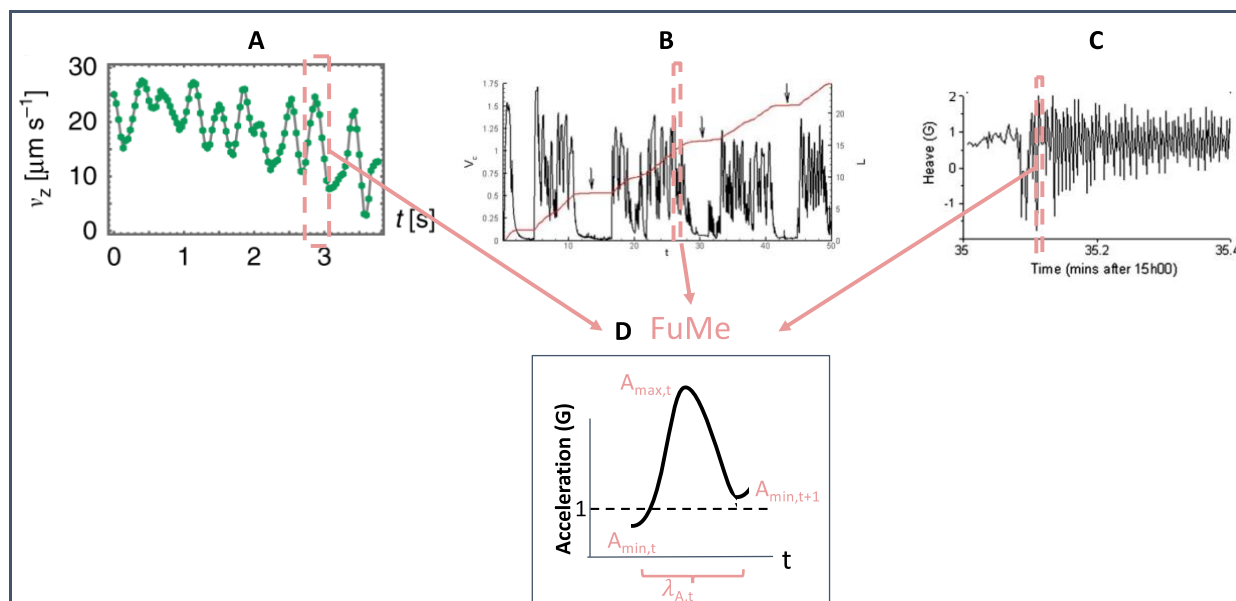
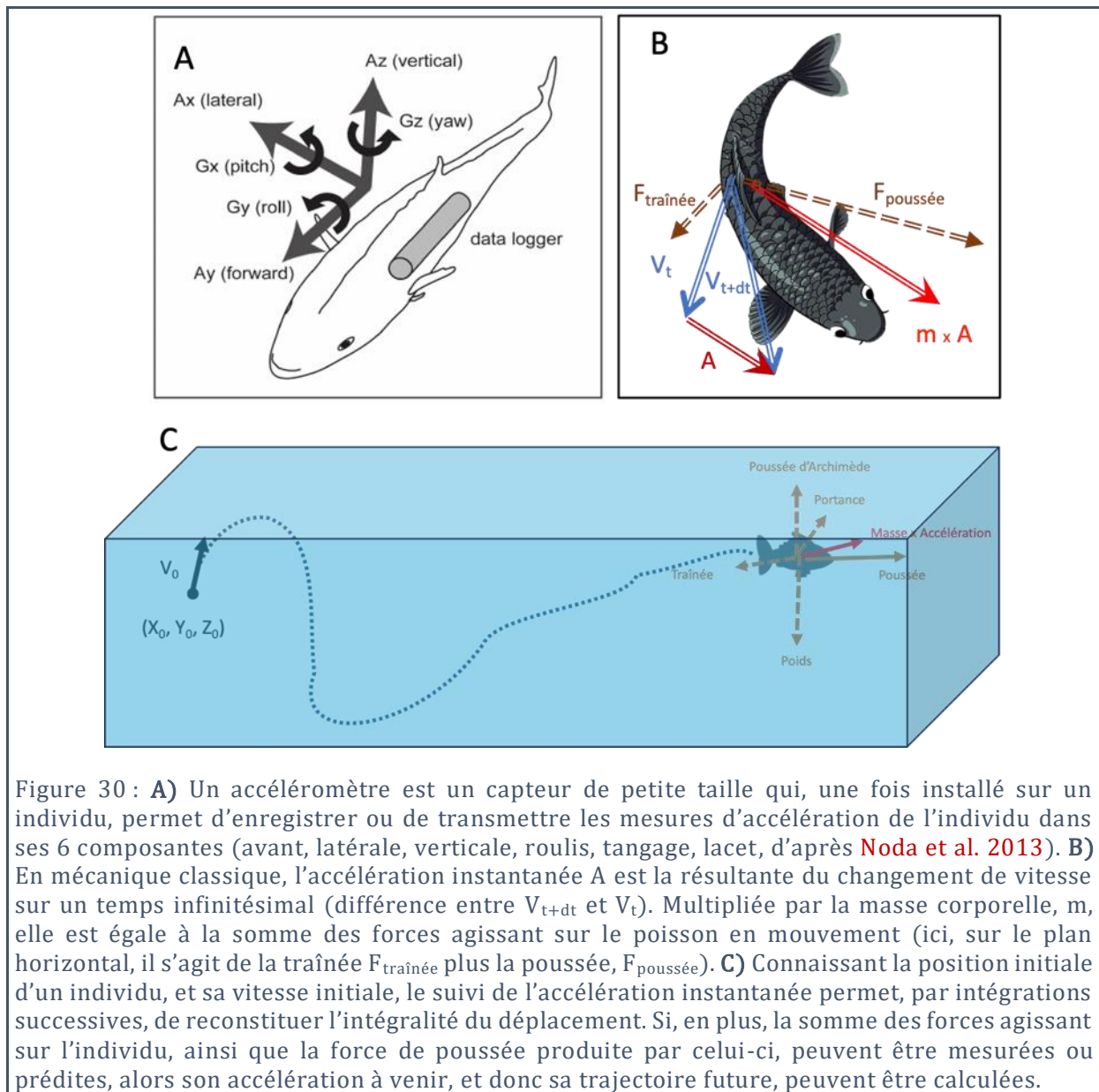


Figure 29 : exemples de trajectoires d'organismes aux modes de locomotion très différents, mais partageant un caractère périodique. **A)** Vitesse en fonction du temps d'une bactérie *E. coli* se déplaçant sur une surface immergée dans un liquide à l'aide d'un flagelle (Mathijssen et al. 2019). **B)** Modélisation du déplacement amiboïde d'une cellule du corps humain à travers une matrice poreuse, montrant la vitesse de son centroïde en fonction du temps et la distance cumulée parcourue (en rouge) (Campbell & Bagchi 2018). **C)** Accélération verticale en vol du cormoran impérial, *Phalacrocorax atriceps*, en fonction du temps (Halsey et al. 2011). **D)** Chaque séquence peut être découpée en oscillations, qui varieront quantitativement en termes de valeur minimale, maximale et de période, mais dont la forme restera qualitativement comparable et représentera l'élément fondamental du mouvement (FuMe).

Un inconvénient pratique d'une décomposition fine du mouvement des organismes en oscillations de base, est la nécessité de mesurer le déplacement des organismes à une fréquence très élevée, plus élevée que celle de la fréquence de leur élément de mouvement fondamental (Brownscombe et al. 2018). Or, pour des raisons logistiques et économiques, une bonne partie des méthodes utilisées pour enregistrer le mouvement des organismes dans leur milieu (télémétrie, balises ARGOS et GPS) n'offrent généralement pas la résolution nécessaire (Getz 2022, Watanabe & Papastamatiou 2023). Heureusement, les progrès technologiques constants dans ce domaine permettent une miniaturisation des capteurs et en particulier de leurs batteries, ce qui permet, pour un poids égal ou inférieur, une autonomie suffisante pour enregistrer et transmettre des données à haute fréquence (Fahlbusch & Harrington 2019, Nathan et al. 2022). Parmi ces capteurs, les accéléromètres triaxiaux me paraissent tout à fait indiqués dans le cadre de mes recherches futures, car ils permettent d'enregistrer l'accélération d'un organisme dans les trois dimensions spatiales, avec des résolutions largement suffisantes pour mes objectifs (Shepard et al. 2008, Brown et al. 2013, Figure 30 A). Pour les organismes les plus petits, les progrès en vidéomicroscopie permettent déjà de reconstruire des trajectoires en trois dimensions avec une très bonne résolution (Krishnamurthy et al. 2020, Bachimanchi et al. 2022).

L'enregistrement de l'accélération à échelle temporelle fine permet a posteriori, avec recalibrage régulier de la position, de retracer la trajectoire suivie par les organismes avec une grande fidélité (Bidder et al. 2015). Par contre, il ne permet pas à lui seul de comprendre les facteurs qui ont influé sur et déterminé cette trajectoire. En effet, une accélération instantanée donnée, si l'on applique la 2^{ème} loi de Newton, est la résultante des forces physiques qui s'appliquent sur l'organisme additionnée de la force de poussée produite

par l'organisme lui-même (Figure 30 B), elle-même la résultante des trois composantes du mouvement : état interne, capacité de navigation et capacité de mouvement.



Ainsi donc, pour comprendre le rôle du mouvement dans la détermination des interactions écologiques en réponse aux facteurs abiotiques de l'environnement, il faut aller au-delà de la simple caractérisation de ce mouvement au cours de l'interaction, et comprendre comment celui-ci interagit avec les facteurs abiotiques, l'état interne de l'organisme, et ses capacités de mouvement, pour déterminer la trajectoire de l'individu et ainsi prévoir la résultante de l'interaction écologique dans laquelle il est engagé.

3.3. Vers une méthode pour modéliser l'effet de l'environnement sur les interactions écologiques

Étant donné la complexité du mouvement des organismes en réponse aux facteurs physiques de l'environnement, modéliser ce processus exige donc de suivre une méthodologie très structurée, qui permette à la fois d'inclure tous les facteurs importants, et d'exprimer leurs interactions.

Pour cela, je planifie de mettre en place une approche modulaire (Figure 31) :

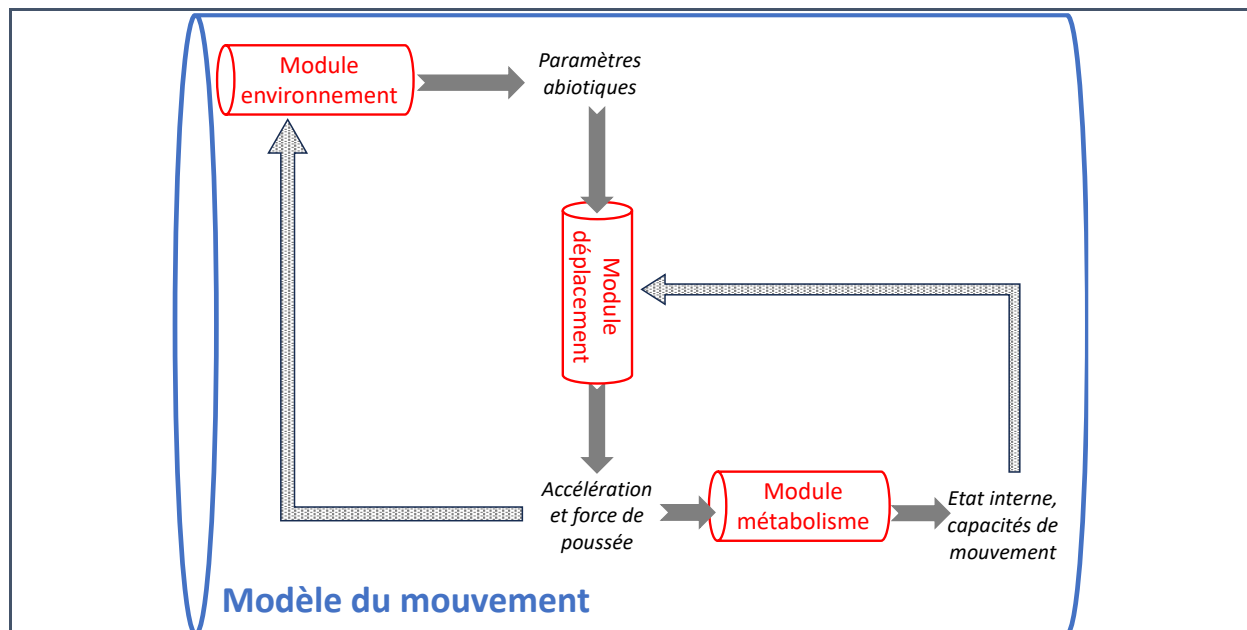


Figure 31 : La description de l'environnement en termes de facteurs abiotiques et de signaux sensoriels capables d'affecter le mouvement de l'organisme cible (**module environnement**) permettra d'alimenter le **module déplacement** qui lui, prédira la poussée produite par l'organisme en réponse aux conditions abiotiques du milieu, et en vue de satisfaire à son état interne. La poussée, traduite en termes de coûts métaboliques nécessaires à la produire, permettra d'inférer les répercussions des contraintes abiotiques et du déplacement sur la répartition en énergie de l'organisme (**module métabolisme**). En sens inverse, l'état interne de l'organisme, actualisé suite aux coûts énergétiques et aux stress passés déterminera un nouvel objectif pour le déplacement. De même, les capacités de navigation et de locomotion dépendent du niveau énergétique et du stress de l'organisme (exemple, fatigabilité). Ce qui fait que les paramètres qualitatifs du **module déplacement** au pas de temps suivant pourront être modifiés et amener une réponse différente, même si les conditions abiotiques restent les mêmes. Mais il se peut aussi que le déplacement accompli amène l'individu dans une zone spatiale où les conditions abiotiques seront différentes (**module environnement**) et donc, leur effet sur le déplacement et le métabolisme de l'individu différeront également.

- 1) **Module environnement** : afin de modéliser l'environnement de façon à sélectionner et quantifier les facteurs abiotiques agissant sur le mouvement de l'organisme considéré, selon la question posée. Il s'agira de facteur affectant la locomotion directement (viscosité, flottabilité, friction...), la perception de l'environnement et la navigation (luminosité, visibilité, paysage sonore...) et l'état interne directement (température, oxygène, durée du jour...).
- 2) **Module déplacement** : Ce module prend comme entrée les facteurs abiotiques quantifiés par le module environnement, et comme paramètres les composants du mouvement (état interne et capacités de navigation et de locomotion), afin de déterminer l'accélération de l'organisme et la force de poussée développée par celui-ci pour atteindre cette accélération.
- 3) **Module métabolisme** : Ce module prendra comme entrée la force de poussée calculée par le module précédent, afin d'estimer dans une première étape la dépense énergétique associée, ainsi que, potentiellement, le stress métabolique associé. Dans une deuxième étape, il s'agira de réactualiser l'état interne de l'organisme suite à cette dépense, ainsi que de modéliser son impact sur les capacités de l'organisme (par exemple, sur son état de fatigue, sa perception...). Selon le type d'interaction écologique considéré, il s'agira de bien définir l'état interne et/ou la fonction physiologique à surveiller car elle permettra de quantifier le résultat de l'interaction. Par exemple, si le modèle s'intéresse à la reproduction, il faudra probablement quantifier la motivation à chercher un partenaire et le niveau d'énergie réservé à la reproduction.

L'application successive de ces modules à un individu donné, à un instant donné résulte en une boucle de rétroaction. En effet, une fois le module déplacement appliqué, la nouvelle position de l'individu l'amène dans un environnement local qui peut être légèrement (ou largement) différent et donc, à réappliquer le module environnement au pas de temps suivant. Quant au module métabolisme, son application réactualisera l'état physiologique de l'individu, affectant sa capacité à se déplacer au pas de temps suivant.

De façon concrète, et avec l'objectif de contribuer à mon nouveau cadre institutionnel (équipe « Fonctionnement et Restauration des Écosystèmes Estuariens et des populations de Migrateurs Amphihalins », unité de recherche « Écosystèmes Aquatiques et Changements Globaux », département « Écosystèmes aquatiques, ressources en eau et risques » de l'INRAE), je prévois de développer cette approche modulaire dans le cadre écologique du franchissement par les poissons de rivière des ouvrages hydrauliques construits par l'Homme.

3.4. Le projet COHÉSION (Conséquences des Ouvrages Hydrauliques à l'Échelle de vie des poissons)

Il existerait actuellement, rien qu'en France, plus de 75000 ouvrages hydrauliques divers sur les cours d'eau — barrages, digues, canaux — des plus petits aux plus grands, selon les données recensées sur le [site web CARMEN](#). Il y a peu de doutes sur le fait que ces ouvrages hydrauliques ont des impacts majeurs sur les poissons des cours d'eau (Alcott et al. 2021, Frankiewicz 2021, Bao et al. 2023). Il s'agira pour moi de mettre en place un projet de recherche afin de mieux comprendre les mécanismes physiques à l'origine de ces impacts, et d'en modéliser l'effet sur la dynamique des populations de poisson. Pour cela, il faudra adapter la méthode que j'ai présenté dans ses grandes lignes ci-dessus.

Pour le **module environnement**, des décennies d'études sur l'hydraulique des rivières ont démontré que la plupart des facteurs permettant de décrire les propriétés physiques des cours d'eau sont liés et peuvent être dérivés les uns des autres (Singh 2003, et Figure 32). D'ailleurs, un premier modèle par Goodwin et al. (2014) démontre qu'une description de l'environnement physique sous forme de propriétés hydrauliques de base (vitesse du courant et mesures de turbulence), permet déjà de prédire de façon correcte le déplacement des poissons à l'approche d'ouvrages hydrauliques, mais à condition d'incorporer des modules déplacement et métabolisme adéquats.

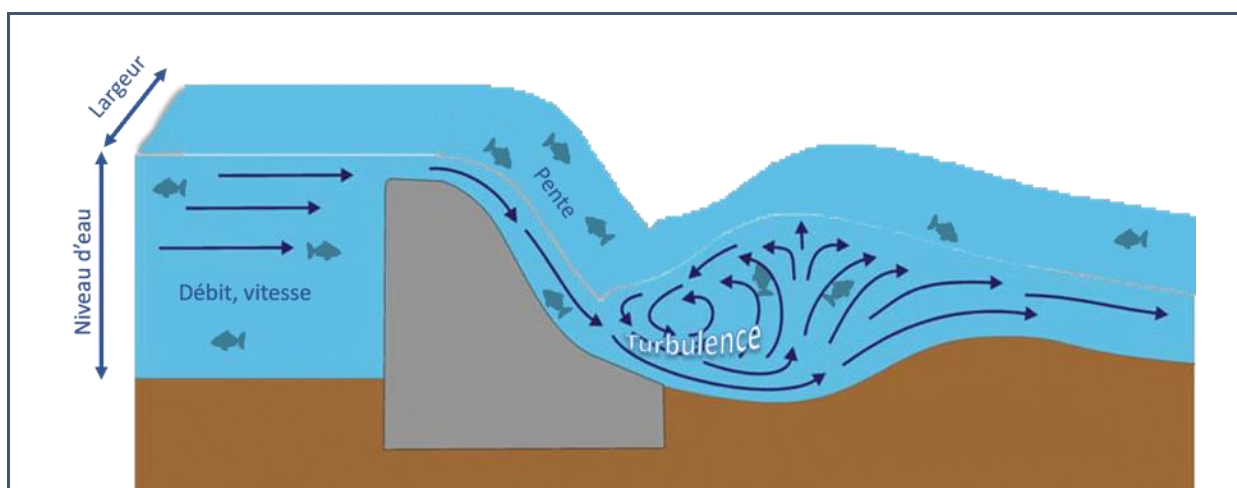


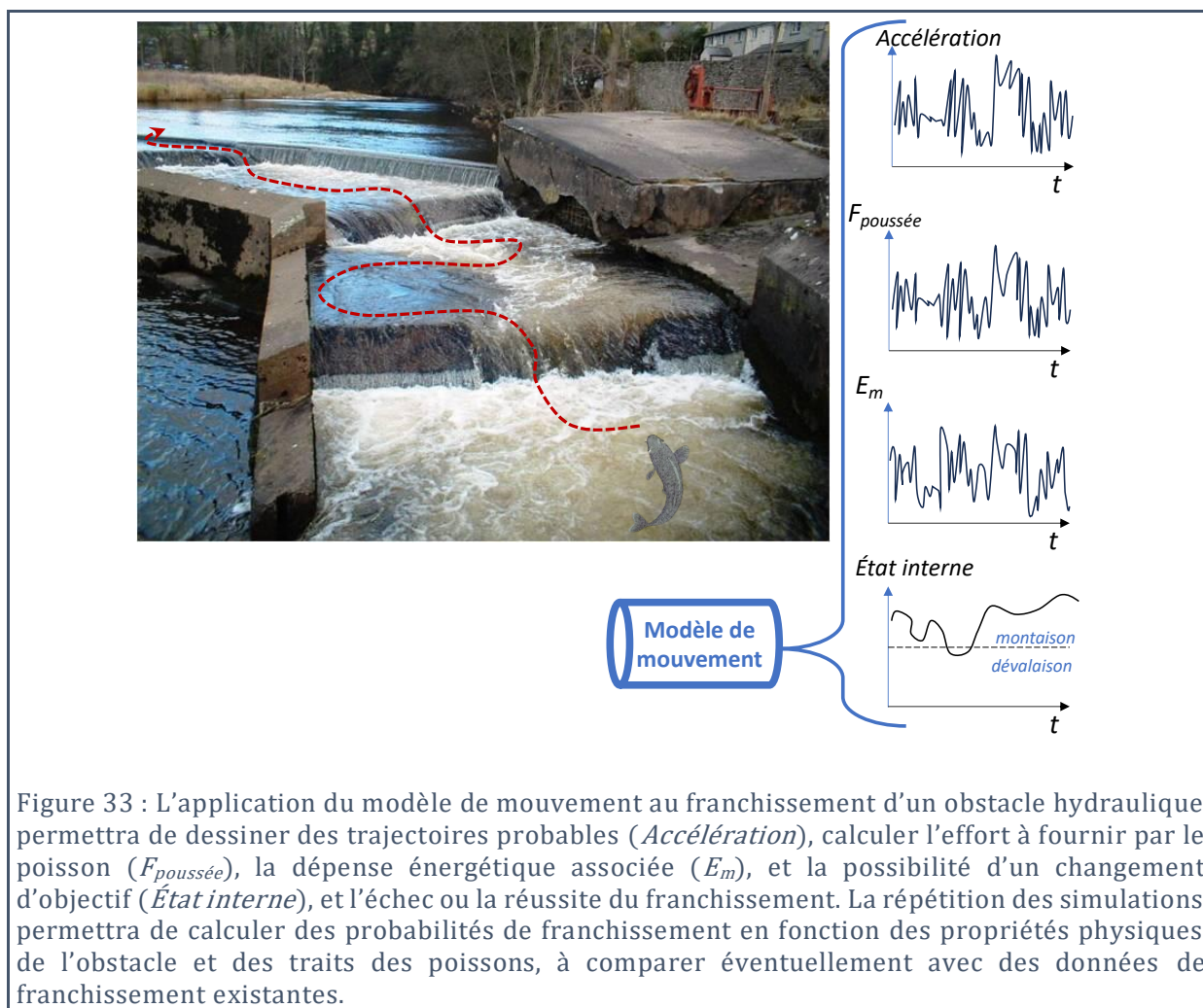
Figure 32 : Quelques paramètres hydrauliques d'une rivière (débit, vitesse d'écoulement, niveau d'eau, etc.) suffisent souvent à caractériser le fonctionnement physique d'une rivière, d'autant plus qu'ils peuvent, dans les configurations assez simples, être dérivés les uns des autres mathématiquement.

Pour ce qui est du **module déplacement**, il faudra d'une part exprimer les facteurs physiques décrits dans le module environnement (turbulence, force du courant...) sous forme de forces mécaniques agissant sur le poisson (traînée, portance, flottaison). D'autre part, il faudra déterminer l'accélération visée par l'organisme, lui permettant à la fois de dépasser ces forces physiques, et de répondre à son état interne. En présence d'un obstacle hydraulique, un nombre restreint d'états internes peuvent être définis : montaison (naviguer contre le courant principal), dévalaison (suivre le courant principal), entraînement (recherche des zones de courants rapides : permet d'éviter les obstacles et zones de turbulence) (Goodwin et al. 2014). La force de poussée nécessaire pour permettre à l'individu d'atteindre l'accélération visée pourra ensuite être calculée en utilisant les lois de la mécanique classique.

Enfin, le **module métabolisme** aura pour objectif de traduire la poussée fournie en dépense énergétique et en stress physiologique, pour pouvoir réactualiser l'état interne de l'organisme, ainsi que ces capacités de navigation et de locomotion, et préparer ainsi le déplacement à l'instant suivant. L'estimation du coût énergétique du mouvement pourra se baser sur l'estimation du travail accompli par la force de poussée, divisé par une mesure d'efficacité de la conversion de l'énergie biochimique en énergie cinétique (Smith et al. 2005, Liao 2022). Pour ce qui est de prédire l'impact de cette dépense énergétique sur la physiologie et l'état interne de l'organisme, la voie à suivre est moins évidente. Dans mes travaux passés, je me suis basé sur le modèle métabolique de l'écologie (Brown et al. 2004) pour modéliser le métabolisme (Portalier et al. 2016, 2019, 2022). J'envisage maintenant de passer au modèle *DEB* (*Dynamic Energy Budget*, Kooijman 2010 et voir ci-dessus). Parmi les avantages, non négligeables, de ce modèle, son estimation explicite de l'allocation à la reproduction, et la possibilité d'inclure un compartiment mesurant l'effet du stress sur le métabolisme et le vieillissement, seront particulièrement utiles à la caractérisation de l'état interne des organismes modélisés. Il reste malgré tout qu'une adaptation de ce modèle à mes objectifs sera nécessaire, car le *DEB* ne prend pas en compte les dépenses énergétiques liées au mouvement. La plupart des organismes connaissent des instants brefs de mouvements intenses et énergétiques, par exemple lors de la capture d'une proie, la poursuite d'un partenaire de reproduction ou la migration. Ces dépenses circonscrites dans le temps mais substantielles s'accordent mal avec les hypothèses de base du modèle *DEB*. (En effet, celui-ci fait l'hypothèse que l'organisme mobilise ses réserves d'énergie de façon continue et seulement proportionnelles à leur niveau dans l'organisme. Des modifications conceptuelles du modèle sont à prévoir pour y introduire un certain degré de flexibilité en réponse aux demandes énergétiques ponctuelles liées au mouvement (Nisbet et al. 2012).

L'articulation de ces 3 modules créera un modèle du mouvement des poissons qui, appliqué à un obstacle donné (réel ou conceptualisé) permettra de prédire les trajectoires les plus probables et donc, les probabilités d'échec et de succès du franchissement, ainsi que leurs conséquences sur le métabolisme des poissons (Figure 33).

Je m'attelle déjà à la réalisation de ce projet, qui pourra se faire par segments, grâce à cette division en modules, qui pourront chacun faire l'objet de projets soumis à des appels d'offre (notamment sous forme de proposition de sujet de thèse).



3.5.Objectifs à plus long terme

L'approche écomécanique que je développe se bâtit sur l'énergie : les proies sont avant tout des réserves d'énergie, les performances des prédateurs dépendent de leur état interne, qui lui-même est une fonction de leur métabolisme énergétique. Je planifie d'introduire le stress, en particulier par l'intermédiaire du modèle DEB, comme autre dimension du métabolisme qui à la fois répond aux facteurs de l'environnement et détermine la performance des organismes.

Dans mon cas particulier, je ne pourrai feindre d'ignorer le rôle de la matière dans le métabolisme des organismes. Un des mérites principaux de la stœchiométrie écologique est d'avoir ramené l'attention sur le rôle des éléments chimiques comme facteurs reliant métabolisme, interactions écologiques et fonctionnement des écosystèmes. Une réflexion assez rapide permettra de prendre conscience que les composants de la matière sont tout aussi susceptibles que l'énergie d'affecter l'état interne des organismes et leur capacité à se mouvoir et à naviguer, bien que peu d'études s'intéressent au lien direct entre nutrition, état interne, capacité de mouvement et déplacement. Par contre, quelques travaux mettent en lumière l'importance de la nutrition et de la stœchiométrie comme facteurs influençant le mouvement à différentes échelles : migration en bande des criquets (Bazazi et al. 2011, Cease et al. 2017) et broutage du biofilm par un gastropode (Iannino et al. 2023) (Figure 34).

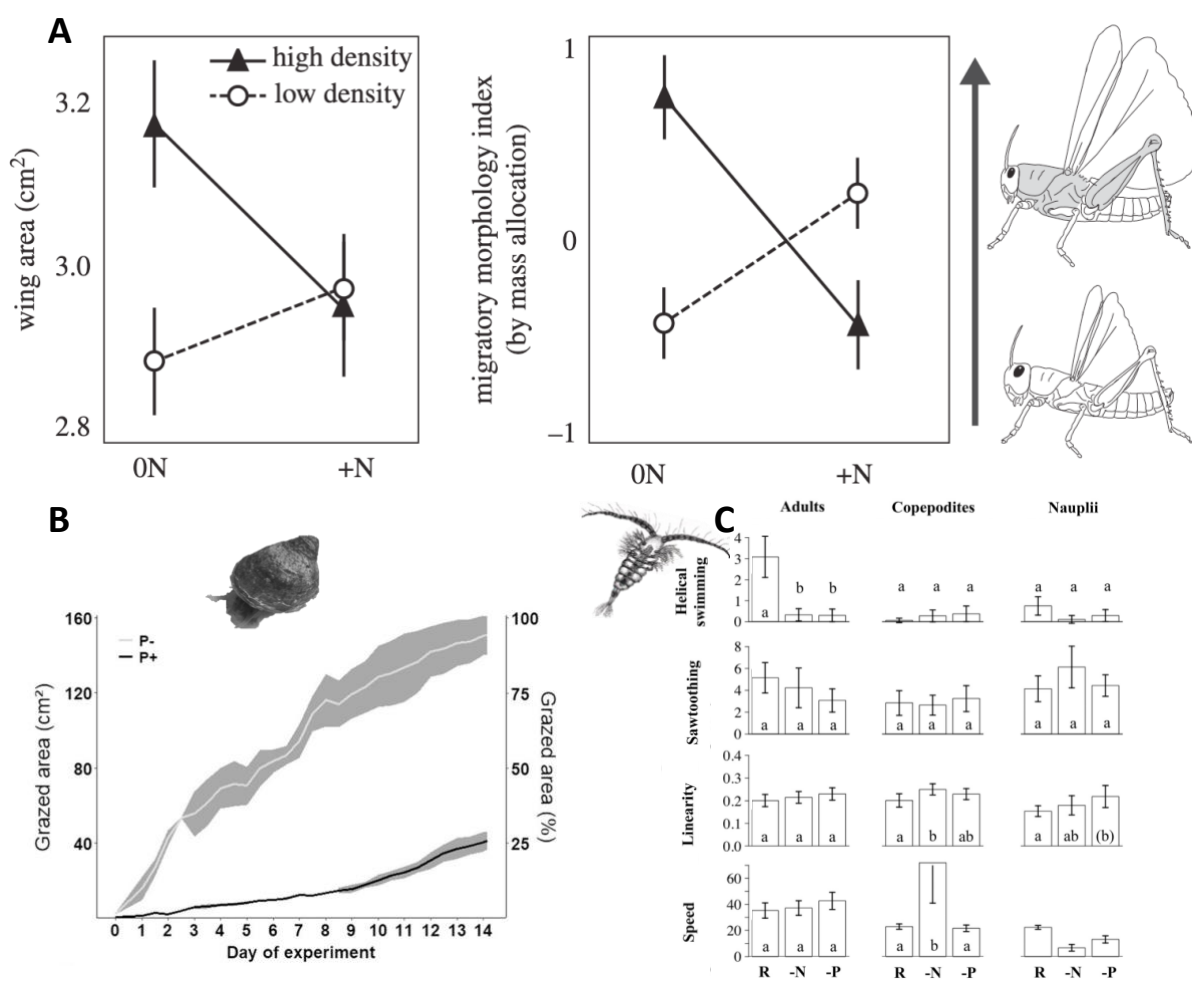


Figure 34 : Exemples d'effets de la composition stœchiométrique de la ressource sur le mouvement du consommateur. **A)** L'enrichissement en protéines (+N) conduit le criquet *Ædalus asiaticus* à basculer entre les morphotypes migrants (ailes, thorax et tibias élargis) et non-migrants, en interaction avec la densité de la population (d'après Cease et al. 2017). **B)** L'enrichissement du biofilm en phosphore (+P) conduit le gastéropode *Ancylus fluviatilis* à réduire ses déplacements à la recherche de ressources (d'après Iannino et al. 2023). **C)** Enfin, Herstoff et al. (2019) démontre que le copépode *Acartia tonsa*, confronté à des microalgues déficientes en azote (-N) ou en phosphore (-P) modifie les paramètres de son mouvement, en comparaison de microalgues témoins (R), bien que sa sensibilité dépende du stade de croissance.

Les résultats rapportés par Herstoff et al. (2019) (Figure 34 C) me semblent particulièrement pertinents pour rapprocher écomécanique et stœchiométrie, car ils montrent que des carences de microalgues en azote ou en phosphore affectent directement les éléments fondamentaux du mouvement du copépode *Acartia tonsa*, les adultes diminuant par exemple les mouvements de forme hélicoïdale, et les larves copépodites augmentant leur vitesse, lorsque leur ressource contient moins d'azote.

Il reste cependant encore quelques obstacles pour arriver à définir tous les termes d'un modèle qui lierait stœchiométrie d'une ressource et de son consommateur, et conséquences sur leurs déplacements et la dynamique de leurs populations. En effet, l'intégration de la stœchiométrie dans le modèle DEB n'est pas encore complète, même si elle est en bonne voie (Kuijper et al. 2004a, b, Sousa et al. 2008), l'écologie du mouvement elle, ignore presque totalement l'effet des éléments sur l'état interne, la capacité de locomotion et la capacité de navigation des organismes.

4. Conclusions

Il n'est pas exagéré de dire que la biosphère vit et vivra des bouleversements intenses dans son fonctionnement et dans son intégrité. Ces changements sont principalement d'origine anthropiques et touchent d'abord les caractéristiques physiques (à travers le changement climatique et l'altération de l'utilisation des sols et des écosystèmes) et chimiques (à travers différentes formes de pollution) des écosystèmes. Les approches empiriques et statistiques en écologie se montrent très utiles pour la compréhension des fonctionnements passés et présents des systèmes écologiques, mais la biosphère dans son ensemble s'approche dangereusement de points de bascule, au-delà desquels elle rentrera dans un régime de fonctionnement encore inobservé à l'échelle des connaissances humaines accumulées. Les approches empiriques se montreront probablement limitées dans leur capacité à prévoir son fonctionnement futur, même avec les formes les plus abouties d'apprentissage machine.

Il me semble que seules des approches mécanistes, aussi écrasant soit le défi de recherche qu'elles représentent, permettront d'extrapoler nos connaissances scientifiques à la compréhension et à la prévision des processus écologiques qui prévaudront à l'échelle de la biosphère dans un futur proche.

Pour l'étude des interactions écologiques impliquant l'intervention d'organismes bien distincts, je pense qu'un travail de recherche basé sur les spécificités métaboliques et locomotrices des individus permettra d'avancer efficacement en direction de cet objectif. Il s'agira en premier abord, d'effectuer un travail de synthèse et d'intégration de nombreux outils de recherche déjà existants : écophysiologie et biophysique, écomécanique et écologie du mouvement, modèles métaboliques, modèles de dynamique des populations, etc.

Il existe il est vrai une grande distance à combler entre les intérêts des disciplines s'intéressant à la physique et la chimie de l'environnement d'une part, et les questions posées par les écologistes au niveau de la dynamique des populations et des communautés d'autre part. Des zones d'ignorance existent quant aux effets écologiques de nombreux facteurs abiotiques, notamment sur le métabolisme et le comportement des individus.

Cela n'empêche pas de commencer à faire l'effort de poser un cadre conceptuel et méthodologique qui permettra d'incorporer les avancées scientifiques dans tous les domaines d'importance, afin d'offrir des prédictions avec une pertinence croissante. Ce cadre me semble à notre portée, même s'il reste évidemment un travail important à fournir avant de pouvoir présenter un modèle écomécanique de l'effet des facteurs de l'environnement sur les interactions écologiques, qui prenne en compte à la fois les dimensions énergétique et matérielles du métabolisme des individus.

5. Références

- Abrahms, B., E. O. Aikens, J. B. Armstrong, W. W. Deacy, M. J. Kauffman, and J. A. Merkle. 2021. Emerging Perspectives on Resource Tracking and Animal Movement Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 36:308–320.
- Abrams, P. A. 2022. Food web functional responses. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10:984384.
- Abrams, P. A., and H. Matsuda. 2004. Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. *Population Ecology* 46:13–25.
- Aizpurua, O., and A. Alberdi. 2018. Ecology and evolutionary biology of fishing bats. *Mammal Review* 48:284–297.
- Aizpurua, O., A. Alberdi, J. Aihartza, and I. Garin. 2015. Insight on how fishing bats discern prey and adjust their mechanic and sensorial features during the attack sequence. *Scientific Reports* 5:12392.
- Alcott, D., E. Goerig, C. Rillahan, P. He, and T. Castro-Santos. 2021. Tide gates form physical and ecological obstacles to river herring (*Alosa* spp.) spawning migrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78:869–880.
- Allan, B. J. M., P. Domenici, M. I. McCormick, S.-A. Watson, and P. L. Munday. 2013. Elevated CO₂ Affects Predator-Prey Interactions through Altered Performance. *PLoS ONE* 8:e58520.
- Allesina, S., J. Grilli, G. Barabás, S. Tang, J. Aljadeff, and A. Maritan. 2015. Predicting the stability of large structured food webs. *Nature Communications* 6:7842.
- Altenbach, J. S. 1989. Prey Capture by the Fishing Bats *Noctilio leporinus* and *Myotis vivesi*. *Journal of Mammalogy* 70:421–424.
- Anderson, G. J., and D. M. Frazer. 2017. Current understanding of iron homeostasis. *The American Journal of Clinical Nutrition* 106:1559S–1566S.
- Bachimanchi, H., B. Midtvedt, D. Midtvedt, E. Selander, and G. Volpe. 2022. Microplankton life histories revealed by holographic microscopy and deep learning. *eLife* 11:e79760.
- Bandara, K., Ø. Varpe, L. Wijewardene, V. Tverberg, and K. Eiane. 2021. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biological Reviews* 96:1547–1589.
- Bao, J., W. M. Twardek, C. Zhang, W. Li, X. Mi, D. Zhang, J. Wu, H. Jiang, S. J. Cooke, and M. Duan. 2023. Mitigating the cumulative effects of hydropower and climate change on riverine fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 33:915–930.
- Barabás, G., M. J. Michalska-Smith, and S. Allesina. 2017. Self-regulation and the stability of large ecological networks. *Nature Ecology & Evolution* 1:1870–1875.
- Barnes, C., D. M. Bethea, R. D. Brodeur, J. Spitz, V. Ridoux, C. Pusineri, B. C. Chase, M. E. Hunsicker, F. Juanes, A. Kellermann, J. Lancaster, F. Ménard, F.-X. Bard, P. Munk, J. K. Pinnegar, F. S. Scharf, R. A. Rountree, K. I. Stergiou, C. Sassa, A. Sabates, and S. Jennings. 2008. PREDATOR AND PREY BODY SIZES IN MARINE FOOD WEBS: *Ecological Archives* E089-051. *Ecology* 89:881–881.
- Barrios-O'Neill, D., J. T. A. Dick, M. C. Emmerson, A. Ricciardi, and H. J. MacIsaac. 2015. Predator-free space, functional responses and biological invasions. *Functional Ecology* 29:377–384.

- Bazazi, S., P. Romanczuk, S. Thomas, L. Schimansky-Geier, J. J. Hale, G. A. Miller, G. A. Sword, S. J. Simpson, and I. D. Couzin. 2011. Nutritional state and collective motion: from individuals to mass migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:356–363.
- Bejan, A., U. Gunes, and H. Almahmoud. 2023. Locomotion rhythm makes power and speed. *Scientific Reports* 13:14018.
- Berlow, E. L., A.-M. Neutel, J. E. Cohen, P. C. de Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, J. W. Fox, V. A. A. Jansen, J. Iwan Jones, G. D. Kokkoris, D. O. Logofet, A. J. McKane, J. M. Montoya, and O. Petchey. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73:585–598.
- Bidder, O. R., J. S. Walker, M. W. Jones, M. D. Holton, P. Urge, D. M. Scantlebury, N. J. Marks, E. A. Magowan, I. E. Maguire, and R. P. Wilson. 2015. Step by step: reconstruction of terrestrial animal movement paths by dead-reckoning. *Movement Ecology* 3:23.
- Biewener, A. A. 2016. Locomotion as an emergent property of muscle contractile dynamics. *Journal of Experimental Biology* 219:285–294.
- Blackford, B. L. 1978. Wind-Driven Inertial Currents in the Magdalen Shallows, Gulf of St. Lawrence. *Journal of Physical Oceanography* 8:653–664.
- Blochel, A. 2017, January 13. Population demography's potential effect on stoichiometry. Master' degree Thesis, Umeå University, Ecology & environmental Science Department.
- Boersma, M., and J. J. Elser. 2006. Too much of a good thing: on stoichiometrically balanced diets and maximal growth. *Ecology* 87:1325–1330.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26:183–192.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* 161:1–28.
- Branco, P., M. Egas, S. R. Hall, and J. Huisman. 2020. Why Do Phytoplankton Evolve Large Size in Response to Grazing? *The American Naturalist* 195:E20–E37.
- Bratbak, G., and T. F. Thingstad. 1985. Phytoplankton-bacteria interactions - an apparent paradox - analysis of a model system with both competition and commensalism. *Marine Ecology Progress Series* 25:23–30.
- Brose, U., P. Archambault, A. D. Barnes, L.-F. Bersier, T. Boy, J. Canning-Clode, E. Conti, M. Dias, C. Digel, A. Dissanayake, A. A. V. Flores, K. Fussmann, B. Gauzens, C. Gray, J. Häussler, M. R. Hirt, U. Jacob, M. Jochum, S. Kéfi, O. McLaughlin, M. M. MacPherson, E. Latz, K. Layer-Dobra, P. Legagneux, Y. Li, C. Madeira, N. D. Martinez, V. Mendonça, C. Mulder, S. A. Navarrete, E. J. O'Gorman, D. Ott, J. Paula, D. Perkins, D. Piechnik, I. Pokrovsky, D. Raffaelli, B. C. Rall, B. Rosenbaum, R. Ryser, A. Silva, E. H. Sohlström, N. Sokolova, M. S. A. Thompson, R. M. Thompson, F. Vermandele, C. Vinagre, S. Wang, J. M. Wefer, R. J. Williams, E. Wieters, G. Woodward, and A. C. Iles. 2019. Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 3:919–927.
- Brose, U., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9:1228–1236.

- Brown, D. D., R. Kays, M. Wikelski, R. Wilson, and A. Klimley. 2013. Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Animal Biotelemetry* 1:20.
- Brown, J. H., J. R. Burger, C. Hou, and C. A. S. Hall. 2022. The Pace of Life: Metabolic Energy, Biological Time, and Life History. *Integrative and Comparative Biology* 62:1479–1491.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Brownscombe, J. W., R. J. Lennox, A. J. Danylchuk, and S. J. Cooke. 2018. Estimating fish swimming metrics and metabolic rates with accelerometers: the influence of sampling frequency. *Journal of Fish Biology* 93:207–214.
- Buchkowski, R. W., S. J. Leroux, and O. J. Schmitz. 2019. Microbial and animal nutrient limitation change the distribution of nitrogen within coupled green and brown food chains. *Ecology* 100:e02674.
- Bullejos, F. J., P. Carrillo, E. Gorokhova, J. M. Medina-Sánchez, and M. Villar-Argaiz. 2014. Nucleic Acid Content in Crustacean Zooplankton: Bridging Metabolic and Stoichiometric Predictions. *PLoS ONE* 9:e86493.
- Burns, T. P. 1989. Lindeman's Contradiction and the Trophic Structure of Ecosystems. *Ecology* 70:1355–1362.
- Campbell, E. J., and P. Bagchi. 2018. A computational model of amoeboid cell motility in the presence of obstacles. *Soft Matter* 14:5741–5763.
- Carbone, C., D. Codron, C. Scofield, M. Clauss, and J. Bielby. 2014. Geometric factors influencing the diet of vertebrate predators in marine and terrestrial environments. *Ecology Letters* 17:1553–1559.
- Carbone, C., G. M. Mace, S. C. Roberts, and D. W. Macdonald. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402:286–288.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Cease, A. J., J. F. Harrison, S. Hao, D. C. Niren, G. Zhang, L. Kang, and J. J. Elser. 2017. Nutritional imbalance suppresses migratory phenotypes of the Mongolian locust (*Oedaleus asiaticus*). *Royal Society Open Science* 4:161039.
- Chaturvedi, D., and O. P. Misra. 2019. Modeling impact of varying pH due to carbondioxide on the dynamics of prey–predator species system. *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 46:374–402.
- Cherif, M. 2012. Biological Stoichiometry: The Elements at the Heart of Biological Interactions. Page in A. Innocenti, editor. *Stoichiometry and Research - The Importance of Quantity in Biomedicine*. InTech.
- Cherif, M. 2016. Stoichiometry and Population Growth in Osmotrophs and Non-Osmotrophs. Pages 1–6 in John Wiley & Sons Ltd, editor. *eLS*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Cherif, M., U. Brose, M. R. Hirt, R. Ryser, V. Silve, G. Albert, R. Arnott, E. Berti, A. Cirtwill, A. Dyer, B. Gauzens, A. Gupta, H. Ho, S. M. J. Portalier, D. Wain, and K. Wootton. 2024. The environment to the rescue: can physics help predict predator–prey interactions? *Biological Reviews:brv*.13105.
- Cherif, M., C. Faithfull, J. Guo, C. L. Meunier, J. Sitters, W. Uszko, and F. Rivera Vasconcelos. 2017. An operational framework for the advancement of a molecule-to-biosphere stoichiometry theory. *Frontiers in Marine Science* 4:286.

- Cherif, M., M. Granados, S. Duffy, P. Robert, B. Péquin, V. Mohit, C. W. McKindsey, P. Archambault, B. Myrand, C. Lovejoy, R. Tremblay, S. Plourde, and G. F. Fussmann. 2016. Potential for Local Fertilization: A Benthocosm Test of Long-Term and Short-Term Effects of Mussel Excretion on the Plankton. *PLOS ONE* 11:e0156411.
- Cherif, M., and M. Loreau. 2007. Stoichiometric Constraints on Resource Use, Competitive Interactions, and Elemental Cycling in Microbial Decomposers. *The American naturalist* 169:709–24.
- Cherif, M., and M. Loreau. 2009. When microbes and consumers determine the limiting nutrient of autotrophs: a theoretical analysis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:487–497.
- Cherif, M., and M. Loreau. 2010. Towards a more biologically realistic use of Droop’s equations to model growth under multiple nutrient limitation. *Oikos* 119:897–907.
- Cherif, M., and M. Loreau. 2013. Plant–herbivore–decomposer stoichiometric mismatches and nutrient cycling in ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 280.
- Clarke, A. 2017. *Principles of Thermal Ecology: Temperature, Energy, and Life*. Oxford University Press.
- Clasen, J. L., and J. J. Elser. 2007. The effect of host *Chlorella* NC64A carbon : phosphorus ratio on the production of *Paramecium bursaria Chlorella Virus-1*. *Freshwater Biology* 52:112–122.
- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols, editors. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press.
- Cohen, J. E., S. L. Pimm, P. Yodzis, and J. Saldana. 1993. Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs. *The Journal of Animal Ecology* 62:67.
- Conzelmann, M., S.-L. Offenburger, A. Asadulina, T. Keller, T. A. Münch, and G. Jékely. 2011. Neuropeptides regulate swimming depth of *Platynereis* larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.
- Cortese, D., and K. Y. Wan. 2021. Control of Helical Navigation by Three-Dimensional Flagellar Beating. *Physical Review Letters* 126:088003.
- Côté, I. M., E. S. Darling, and C. J. Brown. 2016. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20152592.
- Cousins, S. 1987. The decline of the trophic level concept. *Trends in Ecology & Evolution* 2:312–316.
- Creed, I. F., A.-K. Bergström, C. G. Trick, N. B. Grimm, D. O. Hessen, J. Karlsson, K. A. Kidd, E. Kritzberg, D. M. McKnight, E. C. Freeman, O. E. Senar, A. Andersson, J. Ask, M. Berggren, M. Cherif, R. Giesler, E. R. Hotchkiss, P. Kortelainen, M. M. Palta, T. Vrede, and G. A. Weyhenmeyer. 2018. Global change-driven effects on dissolved organic matter composition: Implications for food webs of northern lakes. *Global Change Biology* 24:3692–3714.
- Cribb, J. 2021. *Earth Detox: How and Why we Must Clean Up Our Planet*. First edition. Cambridge University Press.
- Cummins, E. P., M. J. Strowitzki, and C. T. Taylor. 2020. Mechanisms and Consequences of Oxygen and Carbon Dioxide Sensing in Mammals. *Physiological Reviews* 100:463–488.
- Daravath, V., and S. Chander. 2022. Impact of elevated CO₂ on feeding potential of wolf spider against brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). *The Indian Journal of Agricultural Sciences* 92.

- Darchambeau, F. 2005. Filtration and digestion responses of an elementally homeostatic consumer to changes in food quality: a predictive model. *Oikos* 111:322–336.
- Darchambeau, F., P. J. Faerøvig, and D. O. Hessen. 2003. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia* 136:336–346.
- Daufresne, T., and M. Loreau. 2001a. Plant–herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation? *Ecology Letters* 4:196–206.
- Daufresne, T., and M. Loreau. 2001b. Ecological Stoichiometry, Primary Producer-Decomposer Interactions, and Ecosystem Persistence. *Ecology* 82:3069.
- de Marco, Vincent G., Drenner, Ray W., and Ferguson, Gary W. 1985. Maximum Prey Size of an Insectivorous Lizard, *Sceloporus undulatus garmani*. *Copeia*:1080–1083.
- Denny, M. W. 2016. Ecological mechanics: principles of life’s physical interactions. Princeton University Press, Princeton, New Jersey ; Oxford, UK.
- Desjardins-Proulx, P., I. Laigle, T. Poisot, and D. Gravel. 2017. Ecological interactions and the Netflix problem. *PeerJ* 5:e3644.
- Dionet, T. 2023. *Intégration de la stœchiométrie dans la modélisation de la dynamique de population de gammarus fossarum et conséquences sur la disponibilité des ressources élémentaires*. Thèse de Master 2, Université de Lorraine, Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux.
- Doi, H., M. Cherif, T. Iwabuchi, I. Katano, J. C. Stegen, and M. Striebel. 2010. Integrating elements and energy through the metabolic dependencies of gross growth efficiency and the threshold elemental ratio. *Oikos* 119:752–765.
- Domenici, P., and F. Seebacher. 2020. The impacts of climate change on the biomechanics of animals. *Conservation Physiology* 8:coz102.
- Dougherty, E. R., D. P. Seidel, C. J. Carlson, O. Spiegel, and W. M. Getz. 2018. Going through the motions: incorporating movement analyses into disease research. *Ecology Letters* 21:588–604.
- Durham, A. C. H. 1974. A unified theory of the control of actin and myosin in nonmuscle movements. *Cell* 2:123–135.
- Eklöf, A., U. Jacob, J. Kopp, J. Bosch, R. Castro-Urgal, N. P. Chacoff, B. Dalsgaard, C. de Sassi, M. Galetti, P. R. Guimarães, S. B. Lomáscolo, A. M. Martín González, M. A. Pizo, R. Rader, A. Rodrigo, J. M. Tylianakis, D. P. Vázquez, and S. Allesina. 2013. The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16:577–583.
- Elser, J. J., D. R. Dobberfuhl, N. A. MacKay, and J. H. Schampel. 1996. Organism Size, Life History, and N:P Stoichiometry. *BioScience* 46:674–684.
- Elser, J. J., M. M. Elser, N. A. MacKay, and S. R. Carpenter. 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth1. *Limnology and Oceanography* 33:1–14.
- Elser, J. J., and D. O. Hessen. 2005. Biosimplicity via stoichiometry: the evolution of food-web structure and processes. Pages 7–18 in A. Belgrano, U. M. Scharler, J. Dunne, and R. E. Ulanowicz, editors. *Aquatic Food Webs*. First edition. Oxford University PressOxford.

- Elser, J. J., I. Loladze, A. L. Peace, and Y. Kuang. 2012. Lotka re-loaded: Modeling trophic interactions under stoichiometric constraints. *Ecological Modelling* 245:3–11.
- Elser, J. J., R. W. Sterner, E. Gorokhova, W. F. Fagan, T. A. Markow, J. B. Cotner, J. F. Harrison, S. E. Hobbie, G. M. Odell, and L. W. Weider. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* 3:540–550.
- Englund, G., G. Öhlund, C. L. Hein, and S. Diehl. 2011. Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters* 14:914–921.
- Fahlbusch, J. A., and K. J. Harrington. 2019. A low-cost, open-source inertial movement GPS logger for eco-physiology applications. *Journal of Experimental Biology*:jeb.211136.
- Feng, Z., R. Liu, and D. L. DeAngelis. 2008. Plant–herbivore interactions mediated by plant toxicity. *Theoretical Population Biology* 73:449–459.
- Fenton, M. B. 1990. The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology* 68:411–422.
- Forchhammer, K., and K. A. Selim. 2020. Carbon/nitrogen homeostasis control in cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews* 44:33–53.
- Frankiewicz, P., A. Radecki-Pawlik, A. Wałęga, M. Łapińska, and A. Wojtal-Frankiewicz. 2021. Small hydraulic structures, big environmental problems: is it possible to mitigate the negative impacts of culverts on stream biota? *Environmental Reviews* 29:510–528.
- Freitas, V., J. F. M. F. Cardoso, K. Lika, M. A. Peck, J. Campos, S. A. L. M. Kooijman, and H. W. Van Der Veer. 2010. Temperature tolerance and energetics: a dynamic energy budget-based comparison of North Atlantic marine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3553–3565.
- Frost, P. C., D. Ebert, J. H. Larson, M. A. Marcus, N. D. Wagner, and A. Zalewski. 2010. Transgenerational effects of poor elemental food quality on *Daphnia magna*. *Oecologia* 162:865–872.
- Fuiman, L. A., and D. M. Higgs. 1997. Ontogeny, growth and the recruitment process. Pages 225–249 *in* R. C. Chambers and E. A. Trippel, editors. *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Gallagher, R. V., D. S. Falster, B. S. Maitner, R. Salguero-Gómez, V. Vandvik, W. D. Pearse, F. D. Schneider, J. Kattge, J. H. Poelen, J. S. Madin, M. J. Ankenbrand, C. Penone, X. Feng, V. M. Adams, J. Alroy, S. C. Andrew, M. A. Balk, L. M. Bland, B. L. Boyle, C. H. Bravo-Avila, I. Brennan, A. J. R. Carthey, R. Catullo, B. R. Cavazos, D. A. Conde, S. L. Chown, B. Fadrique, H. Gibb, A. H. Halbritter, J. Hammock, J. A. Hogan, H. Holewa, M. Hope, C. M. Iversen, M. Jochum, M. Kearney, A. Keller, P. Mabey, P. Manning, L. McCormack, S. T. Michaletz, D. S. Park, T. M. Perez, S. Pineda-Munoz, C. A. Ray, M. Rossetto, H. Sauquet, B. Sparrow, M. J. Spasojevic, R. J. Telford, J. A. Tobias, C. Violle, R. Walls, K. C. B. Weiss, M. Westoby, I. J. Wright, and B. J. Enquist. 2020. Open Science principles for accelerating trait-based science across the Tree of Life. *Nature Ecology & Evolution* 4:294–303.
- Gellner, G., K. McCann, and A. Hastings. 2023. Stable diverse food webs become more common when interactions are more biologically constrained. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120:e2212061120.

- Getz, W. M. 2022. A hierarchical path-segmentation movement ecology framework. *Ecological Processes* 11:56.
- Getz, W. M., and D. Saltz. 2008. A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19066–19071.
- Ginzburg, L. R., and J. Damuth. 2022. The Issue Isn't Which Model of Consumer Interference Is Right, but Which One Is Least Wrong. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10:860542.
- Gleiss, A. C., R. P. Wilson, and E. L. C. Shepard. 2011. Making overall dynamic body acceleration work: on the theory of acceleration as a proxy for energy expenditure. *Methods in Ecology and Evolution* 2:23–33.
- Godwin, C. M., E. A. Whitaker, and J. B. Cotner. 2017. Growth rate and resource imbalance interactively control biomass stoichiometry and elemental quotas of aquatic bacteria. *Ecology* 98:820–829.
- Goodwin, R. A., M. Politano, J. W. Garvin, J. M. Nestler, D. Hay, J. J. Anderson, L. J. Weber, E. Dimperio, D. L. Smith, and M. Timko. 2014. Fish navigation of large dams emerges from their modulation of flow field experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:5277–5282.
- Goossens, S., N. Wybouw, T. Van Leeuwen, and D. Bonte. 2020. The physiology of movement. *Movement Ecology* 8:5.
- Gravel, D., T. Poisot, C. Albouy, L. Velez, and D. Mouillot. 2013. Inferring food web structure from predator–prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution* 4:1083–1090.
- Gribben, P. E., and J. T. Wright. 2014. Habitat-former effects on prey behaviour increase predation and non-predation mortality. *Journal of Animal Ecology* 83:388–396.
- Grover, J. P. 2000. Resource competition and community structure in aquatic microorganisms: experimental studies of algae and bacteria along a gradient of organic carbon to inorganic phosphorus supply. *Journal of Plankton Research* 22:1591–1610.
- Grover, J. P. 2003. The Impact of Variable Stoichiometry on Predator-Prey Interactions: A Multinutrient Approach. *The American Naturalist* 162:29–43.
- Gupte, P. R., C. Netz, and F. J. Weissing. 2023. The Joint Evolution of Animal Movement and Competition Strategies. *The American Naturalist* 202:E65–E82.
- Guo, J., S. Brugel, A. Andersson, and M. Cherif. 2022. Carbon-nitrogen association influences response of the microplankton food web to enrichment. *Aquatic Microbial Ecology* 88:187–199.
- Guo, J., and M. Cherif. 2023. More than stoichiometry: the molecular composition of inorganic and organic substrates controls ammonium regeneration by bacteria. *Aquatic Ecology* 57:543–555.
- Halsey, L. G., E. L. C. Shepard, and R. P. Wilson. 2011. Assessing the development and application of the accelerometry technique for estimating energy expenditure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 158:305–314.
- Hauzy, C., T. Tully, T. Spataro, G. Paul, and R. Arditi. 2010. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. *Oecologia* 163:625–636.

- Hazen, E. L., A. S. Friedlaender, and J. A. Goldbogen. 2015. Blue whales (*Balaenoptera musculus*) optimize foraging efficiency by balancing oxygen use and energy gain as a function of prey density. *Science Advances* 1:e1500469.
- Hemmingsen, A. M. 1960. Energy Metabolism as Related to Body Size and Respiratory Surfaces, and Its Evolution.
- Herstoff, E. M., S. B. Baines, M. Boersma, and C. L. Meunier. 2019. Does prey elemental stoichiometry influence copepod movement over ontogeny? *Limnology and Oceanography* 64:2467–2477.
- Hessen, D. O., J. J. Elser, R. W. Sterner, and J. Urabe. 2013. Ecological stoichiometry: An elementary approach using basic principles. *Limnology and Oceanography* 58:2219–2236.
- Holling, C. S. 1958. Sensory stimuli involved in the location and selection of sawfly cocoons by small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 36:633–653.
- Holling, C. S. 1959a. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist* 91:293–320.
- Holling, C. S. 1959b. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist* 91:385–398.
- Holling, C. S. 1965. The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97:5–60.
- Holling, C. S., and S. Buckingham. 1976. A behavioral model of predator-prey functional responses. *Behavioral Science* 21:183–195.
- Hou, C., W. Zuo, M. E. Moses, W. H. Woodruff, J. H. Brown, and G. B. West. 2008. Energy Uptake and Allocation During Ontogeny. *Science* 322:736–739.
- Hou, C., K. M. Bolt, and A. Bergman. 2011. A general model for ontogenetic growth under food restriction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:2881–2890.
- Hui, D. 2012. Food Web: Concept and Applications 3:6.
- Iannino, A., P. Fink, A. T. L. Vossage, and M. Weitere. 2023. Resource-dependent foraging behaviour of grazers enhances effects of nutrient enrichment on algal biomass. *Oecologia* 201:479–488.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. F. Van Veen, P. H. Warren, and G. Woodward. 2009. Review: Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78:253–269.
- Jager, T., B. T. Martin, and E. I. Zimmer. 2013. DEBkiss or the quest for the simplest generic model of animal life history. *Journal of Theoretical Biology* 328:9–18.
- Jiang, H. 2023. The swim-and-sink behaviour of copepods: a revisit to mechanical power requirement and a new hypothesis on function. *Royal Society Open Science* 10:230347.
- Kadota, T., G. Gellner, and K. S. McCann. 2018. Potential oscillators and keystone modules in food webs. *Ecology Letters* 21:1330–1340.

- Kaspari, M. 2012. Stoichiometry. Pages 34–47 in R. M. Sibly, J. H. Brown, and A. Kodric-Brown, editors. *Metabolic Ecology*. First edition. Wiley.
- Klausmeier, C. A., E. Litchman, T. Daufresne, and S. A. Levin. 2004. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature* 429:171–174.
- Kleiber, M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews* 27:511–541.
- Knight, K. 2012. Biophysics, bioenergetics and mechanistic approaches to ecology. *Journal of Experimental Biology* 215:i–iii.
- Kondoh, M. 2008. Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:16631–16635.
- Kooijman, B. 2010. *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. Third edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kooijman, S. A. L. M. 1986. What the hen can tell about her eggs: egg development on the basis of energy budgets. *Journal of Mathematical Biology* 23:163–185.
- Kooijman, S. A. L. M., K. Lika, S. Augustine, N. Marn, and B. W. Kooi. 2020. The energetic basis of population growth in animal kingdom. *Ecological Modelling* 428:109055.
- Krishnamurthy, D., H. Li, F. Benoit Du Rey, P. Cambournac, A. G. Larson, E. Li, and M. Prakash. 2020. Scale-free vertical tracking microscopy. *Nature Methods* 17:1040–1051.
- Kuijper, L. D. J., T. R. Anderson, and S. A. L. M. Kooijman. 2004a. C and N gross growth efficiencies of copepod egg production studied using a Dynamic Energy Budget model. *Journal of Plankton Research* 26:213–226.
- Kuijper, L. D. J., B. W. Kooi, and T. R. Anderson. 2004b. Stoichiometry and food-chain dynamics. *Theoretical Population Biology*:17.
- Laigle, I., I. Aubin, C. Digel, U. Brose, I. Boulangeat, and D. Gravel. 2018. Species traits as drivers of food web structure. *Oikos* 127:316–326.
- Langer, S. M., M. Horstmann, L. C. Weiss, W. Junke, S. Herlitze, and R. Tollrian. 2021. On *Daphnia* 's path: a semi-automatic system to analyze three-dimensional movement patterns. *Ecosphere* 12:e03847.
- Lhermite, A. 2024. Rapport de Stage de Licence, Université de Lorraine, Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux.
- Liao, J. C. 2022. Fish swimming efficiency. *Current Biology* 32:R666–R671.
- von Liebig, J. 1840. *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. Vieweg.
- Liedvogel, M., B. B. Chapman, R. Muheim, and S. Åkesson. 2013. The behavioural ecology of animal movement: reflections upon potential synergies. *Animal Migration* 1:39–46.
- Liess, A., J. Olsson, M. Quevedo, P. Eklöv, T. Vrede, and H. Hillebrand. 2006. Food web complexity affects stoichiometric and trophic interactions. *Oikos* 114:117–125.
- Lukas, J., P. Romanczuk, H. Klenz, P. Klamser, L. Arias Rodriguez, J. Krause, and D. Bierbach. 2021. Acoustic and visual stimuli combined promote stronger responses to aerial predation in fish. *Behavioral Ecology* 32:1094–1102.

- Lincoln, R. J. 1971. Observations of the Effects of Changes in Hydrostatic Pressure and Illumination On the Behaviour of Some Planktonic Crustaceans. *Journal of Experimental Biology* 54:677–688.
- Lika, K., and S. A. L. M. Kooijman. 2011. The comparative topology of energy allocation in budget models. *Journal of Sea Research* 66:381–391.
- Lindeman, R. L. 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23:399–417.
- Loeuille, N., and M. Loreau. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:5761–5766.
- Maar, M., C. Saurel, A. Landes, P. Dolmer, and J. K. Petersen. 2015. Growth potential of blue mussels (*M. edulis*) exposed to different salinities evaluated by a Dynamic Energy Budget model. *Journal of Marine Systems* 148:48–55.
- Marjakangas, E., G. Muñoz, S. Turney, J. Albrecht, E. L. Neuschulz, M. Schleuning, and J. Lessard. 2022. Trait-based inference of ecological network assembly: A conceptual framework and methodological toolbox. *Ecological Monographs* 92:e1502.
- Mathijssen, A. J. T. M., N. Figueroa-Morales, G. Junot, É. Clément, A. Lindner, and A. Zöttl. 2019. Oscillatory surface rheotaxis of swimming *E. coli* bacteria. *Nature Communications* 10:3434.
- May, R.M. 1972. Will a Large Complex System be Stable? *Nature* 238:413–414.
- Meunier, C. L., A. M. Malzahn, and M. Boersma. 2014. A New Approach to Homeostatic Regulation: Towards a Unified View of Physiological and Ecological Concepts. *PLoS ONE* 9:e107737.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice, and F. P. Binkowski. 1992. Body Size and the Ontogeny of the Functional Response in Fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:805–812.
- Miyata, M., R. C. Robinson, T. Q. P. Uyeda, Y. Fukumori, S. Fukushima, S. Haruta, M. Homma, K. Inaba, M. Ito, C. Kaito, K. Kato, T. Kenri, Y. Kinoshita, S. Kojima, T. Minamino, H. Mori, S. Nakamura, D. Nakane, K. Nakayama, M. Nishiyama, S. Shibata, K. Shimabukuro, M. Tamakoshi, A. Taoka, Y. Tashiro, I. Tulum, H. Wada, and K. Wakabayashi. 2020. Tree of motility – A proposed history of motility systems in the tree of life. *Genes to Cells* 25:6–21.
- Mizumoto, N., M. S. Abe, and S. Dobata. 2017. Optimizing mating encounters by sexually dimorphic movements. *Journal of The Royal Society Interface* 14:20170086.
- Moya-Laraño, J. 2011. Genetic variation, predator–prey interactions and food web structure. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366:1425–1437.
- Mueller, T., and W. F. Fagan. 2008. Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117:654–664.
- Muller, E. B., R. M. Nisbet, and H. A. Berkley. 2010. Sublethal toxicant effects with dynamic energy budget theory: model formulation. *Ecotoxicology* 19:48–60.
- Müller-Navarra, D. C. 1995. Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 40:1209–1214.

- Murphy, K. J., G. T. Pecl, J. D. Everett, R. F. Heneghan, S. A. Richards, A. J. Richardson, J. M. Semmens, and J. L. Blanchard. 2023. Improving the biological realism of predator–prey size relationships in food web models alters ecosystem dynamics. *Biology Letters* 19:20230142.
- Naisbit, R. E., P. Kehrli, R. P. Rohr, and L.-F. Bersier. 2011. Phylogenetic signal in predator–prey body-size relationships. *Ecology* 92:2183–2189.
- Nakazawa, T. 2011. The ontogenetic stoichiometric bottleneck stabilizes herbivore–autotroph dynamics. *Ecological Research* 26:209–216.
- Nakazawa, T. 2015. Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology* 57:347–354.
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19052–19059.
- Nathan, R., C. T. Monk, R. Arlinghaus, T. Adam, J. Alós, M. Assaf, H. Baktoft, C. E. Beardsworth, M. G. Bertram, A. I. Bijleveld, T. Brodin, J. L. Brooks, A. Campos-Candela, S. J. Cooke, K. Ø. Gjelland, P. R. Gupte, R. Harel, G. Hellström, F. Jeltsch, S. S. Killen, T. Klefoth, R. Langrock, R. J. Lennox, E. Lourie, J. R. Madden, Y. Orchan, I. S. Pauwels, M. Říha, M. Roeleke, U. E. Schlägel, D. Shohami, J. Signer, S. Toledo, O. Vilck, S. Westrelin, M. A. Whiteside, and I. Jarić. 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375:eabg1780.
- Nestlerode, J. A., and R. J. Diaz. 1998. *Glycera americana*: implications for trophic dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 172:185–195.
- Nilsen, E. B., J. D. C. Linnell, J. Odden, and R. Andersen. 2009. Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: the Eurasian lynx. *Journal of Animal Ecology* 78:741–751.
- Nisbet, R. M., M. Jusup, T. Klanjscek, and L. Pecquerie. 2012. Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models. *Journal of Experimental Biology* 215:1246–1246.
- Noda, T., Y. Kawabata, N. Arai, H. Mitamura, and S. Watanabe. 2013. Monitoring Escape and Feeding Behaviours of Cruiser Fish by Inertial and Magnetic Sensors. *PLoS ONE* 8:e79392.
- Oaten, A., and W. W. Murdoch. 1975. Switching, Functional Response, and Stability in Predator-Prey Systems. *The American Naturalist* 109:299–318.
- Ortiz, E., R. Ramos-Jiliberto, and M. Arim. 2023. Prey selection along a predators' body size gradient evidences the role of different trait-based mechanisms in food web organization. *PLOS ONE* 18:e0292374.
- Patten, B. C. 1959. An Introduction to the Cybernetics of the Ecosystem: The Trophic-Dynamic Aspect. *Ecology* 40:221–231.
- Pawar, S., A. I. Dell, T. Lin, D. J. Wieczynski, and V. M. Savage. 2019. Interaction Dimensionality Scales Up to Generate Bimodal Consumer-Resource Size-Ratio Distributions in Ecological Communities. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:202.
- Pawar, S., A. I. Dell, and Van M. Savage. 2012. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature* 486:485–489.

- Peace, A., H. Wang, and Y. Kuang. 2014. Dynamics of a Producer–Grazer Model Incorporating the Effects of Excess Food Nutrient Content on Grazer’s Growth. *Bulletin of Mathematical Biology* 76:2175–2197.
- Petchey, O. L., A. P. Beckerman, J. O. Riede, and P. H. Warren. 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:4191–4196.
- Petersen, J., T. Nielsen, L. Van Duren, and M. Maar. 2008. Depletion of plankton in a raft culture of *Mytilus galloprovincialis* in Ría de Vigo, NW Spain. I. Phytoplankton. *Aquatic Biology* 4:113–125.
- Pilati, A., and M. J. Vanni. 2007. Ontogeny, diet shifts, and nutrient stoichiometry in fish. *Oikos* 116:1663–1674.
- Poisot, T., D. B. Stouffer, and D. Gravel. 2015. Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos* 124:243–251.
- Portalier, S. M. J., M. Cherif, L. Zhang, G. F. Fussmann, and M. Loreau. 2016. Size-related effects of physical factors on phytoplankton communities. *Ecological Modelling* 323:41–50.
- Portalier, S. M. J., G. F. Fussmann, M. Loreau, and M. Cherif. 2019. The mechanics of predator–prey interactions: First principles of physics predict predator–prey size ratios. *Functional Ecology* 33:323–334.
- Portalier, S. M. J., G. F. Fussmann, M. Loreau, and M. Cherif. 2022. Inferring Size-Based Functional Responses From the Physical Properties of the Medium. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:761984.
- Potts, J. R., and S. V. Petrovskii. 2017. Fortune favours the brave: Movement responses shape demographic dynamics in strongly competing populations. *Journal of Theoretical Biology* 420:190–199.
- Ramenofsky, M., J. M. Cornelius, and B. Helm. 2012. Physiological and behavioral responses of migrants to environmental cues. *Journal of Ornithology* 153:181–191.
- Rapp, P. E. 1987. Why are so many biological systems periodic? *Progress in Neurobiology* 29:261–273.
- Reiners, W. A. 1986. Complementary Models for Ecosystems. *The American Naturalist* 127:59–73.
- Rosenzweig, M. L. 1971. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science, New Series* 171:385–387.
- Rothschild, B. J., and T. R. Osborn. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* 10:465–474.
- Russo, D., and G. Jones. 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography* 26:197–209.
- Salinas R., V. B., L. G. Herrera M., J. J. Flores-Martínez, and D. S. Johnston. 2014. Winter and Summer Torpor in a Free-Ranging Subtropical Desert Bat: The Fishing *Myotis* (*Myotis vivesi*). *Acta Chiropterologica* 16:327–336.
- Sandberg, E. 1994. Experiments with the isopod *Saduria entomon*. *Marine Ecology Progress Series* 103:73–80.
- Santos-Moreno, A., E. Ruiz Velásquez, and A. Sánchez Martínez. 2010. Efecto de la intensidad de la luz lunar y de la velocidad del viento en la actividad de murciélagos filostómidos de Mena Nizanda, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:839–845.
- Schmitt, R. J., and S. J. Holbrook. 1984. Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia* 63:6–12.

- Schnitzler, H.-U., E. K. V. Kalko, I. Kaipf, and A. D. Grinnell. 1994. Fishing and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Noctilio leporinus*, in the field. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35:327–345.
- Segura, A. M., V. Franco-Trecu, P. Franco-Fraguas, and M. Arim. 2015. Gape and energy limitation determine a humped relationship between trophic position and body size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72:198–205.
- Sentis, A., J.-L. Hemptinne, and J. Brodeur. 2012. Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. *Oecologia* 169:1117–1125.
- Shaw, A. K., Naven Narayanan, and D. E. Stanton. 2021. Let's move out together: a framework for the intersections between movement and mutualism. *Ecology* 102:e03419.
- Shepard, E., R. Wilson, F. Quintana, A. Gómez Laich, N. Liebsch, D. Albareda, L. Halsey, A. Gleiss, D. Morgan, A. Myers, C. Newman, and D. McDonald. 2008. Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Species Research* 10:47–60.
- Siemers, B. M., and P. Stilz. 2001. The acoustic advantage of hunting above water. *The Journal of Experimental Biology* 204:3843–3854.
- Silva, J. J. R. F. da, and R. J. P. Williams. 2001. *The biological chemistry of the elements: the inorganic chemistry of life*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Singh, V. P. 2003. ON THE THEORIES OF HYDRAULIC GEOMETRY. *International Journal of Sediment Research* 18.
- Sitters, J., M. te Beest, M. Cherif, R. Giesler, and J. Olofsson. 2017. Interactive Effects Between Reindeer and Habitat Fertility Drive Soil Nutrient Availabilities in Arctic Tundra. *Ecosystems* 20:1266–1277.
- Sitters, J., M. Cherif, D. Egelkraut, R. Giesler, and J. Olofsson. 2019. Long-term heavy reindeer grazing promotes plant phosphorus limitation in arctic tundra. *Functional Ecology* 33:1233–1242.
- Smith, N. P., C. J. Barclay, and D. S. Loiselle. 2005. The efficiency of muscle contraction. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 88:1–58.
- Sousa, T., T. Domingos, and S. A. L. M. Kooijman. 2008. From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:2453–2464.
- South, J., M. McCard, D. Khosa, L. Mofu, T. C. Madzivanzira, J. T. A. Dick, and O. L. F. Weyl. 2019. The effect of prey identity and substrate type on the functional response of a globally invasive crayfish. *NeoBiota* 52:9–24.
- Sterner, R. W. 1990. The Ratio of Nitrogen to Phosphorus Resupplied by Herbivores: Zooplankton and the Algal Competitive Arena. *The American Naturalist* 136:209–229.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press, Princeton.
- Sterner, R. W., and D. O. Hessen. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:1–29.
- Suzuki-Ohno, Y., M. Kawata, and J. Urabe. 2012. Optimal feeding under stoichiometric constraints: a model of compensatory feeding with functional response. *Oikos* 121:569–578.

- Tallqvist, M., E. Sandberg-Kilpi, and E. Bonsdorff. 1999. Juvenile flounder, *Platichthys flesus* (L.), under hypoxia: effects on tolerance, ventilation rate and predation efficiency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242:75–93.
- Thiel, D., P. Bauknecht, G. Jékely, and A. Hejnol. 2019. A nemertean excitatory peptide/CCHamide regulates ciliary swimming in the larvae of *Lineus longissimus*. *Frontiers in Zoology* 16:28.
- Thierry, A., O. L. Petchey, A. P. Beckerman, P. H. Warren, and R. J. Williams. 2011. The consequences of size dependent foraging for food web topology. *Oikos* 120:493–502.
- Thill, J. 2024, June. Physical constraints of the environment on the structure and stability of aquatic trophic modules. Master' degree Thesis, Université de Rennes 1.
- Thomas, Y., J. Flye-Sainte-Marie, D. Chabot, A. Aguirre-Velarde, G. M. Marques, and L. Pecquerie. 2019. Effects of hypoxia on metabolic functions in marine organisms: Observed patterns and modelling assumptions within the context of Dynamic Energy Budget (DEB) theory. *Journal of Sea Research* 143:231–242.
- Townsend, C. R., and A. J. Risebrow. 1982. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish. *Oecologia* 53:293–295.
- Tucker, M. A., T. J. Ord, and T. L. Rogers. 2016. Revisiting the cost of carnivory in mammals. *Journal of Evolutionary Biology* 29:2181–2190.
- Uiterwaal, S. F., I. T. Lagerstrom, S. R. Lyon, and J. P. DeLong. 2018. Data paper: FoRAGE (Functional Responses from Around the Globe in all Ecosystems) database: a compilation of functional responses for consumers and parasitoids. preprint, Ecology.
- Van Leeuwen, I. M. M., J. Vera, and O. Wolkenhauer. 2010. Dynamic energy budget approaches for modelling organismal ageing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3443–3454.
- Vanak, A. T., D. Fortin, M. Thaker, M. Ogden, C. Owen, S. Greatwood, and R. Slotow. 2013. Moving to stay in place: behavioral mechanisms for coexistence of African large carnivores. *Ecology* 94:2619–2631.
- Verity, P., and V. Smetacek. 1996. Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 130:277–293.
- Voigt, C. C., K. Sörgel, and D. K. N. Dechmann. 2010. Refueling while flying: Foraging bats combust food rapidly and directly to power flight. *Ecology* 91:2908–2917.
- Vrede, T., D. R. Dobberfuhl, S. A. L. M. Kooijman, and J. J. Elser. 2004. Fundamental connections among organism c:n:p stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology* 85:1217–1229.
- Wadhwa, N., A. Andersen, and T. Kiørboe. 2014. Hydrodynamics and energetics of jumping copepod nauplii and copepodids. *Journal of Experimental Biology*:jeb.105676.
- Wan, K. Y. 2023. Active oscillations in microscale navigation. *Animal Cognition* 26:1837–1850.
- Wang, H., R. W. Sterner, and J. J. Elser. 2012. On the “strict homeostasis” assumption in ecological stoichiometry. *Ecological Modelling* 243:81–88.
- Warren, P. H., and J. H. Lawton. 1987. Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? *Oecologia* 74:231–235.

- Watanabe, Y. Y., and Y. P. Papastamatiou. 2023. Biologging and Biotelemetry: Tools for Understanding the Lives and Environments of Marine Animals. *Annual Review of Animal Biosciences* 11:247–267.
- Welch, H. E. 1968. Relationships between Assimilation Efficiencies and Growth Efficiencies for Aquatic Consumers. *Ecology* 49:755–759.
- Welch, K. C., A. Otálora-Ardila, L. G. Herrera M., and J. J. Flores-Martínez. 2015. The cost of digestion in the fish-eating myotis (*Myotis vivesi*). *Journal of Experimental Biology* 218:1180–1187.
- Wellmann, J., and K. Sturge. 2024. Biological motion: a history of life. Zone Books, New York.
- Welti, N., M. Striebel, A. J. Ulseth, W. F. Cross, S. DeVilbiss, P. M. Glibert, L. Guo, A. G. Hirst, J. Hood, J. S. Kominoski, K. L. MacNeill, A. S. Mehring, J. R. Welter, and H. Hillebrand. 2017. Bridging Food Webs, Ecosystem Metabolism, and Biogeochemistry Using Ecological Stoichiometry Theory. *Frontiers in Microbiology* 8:1298.
- West, G. B., and J. H. Brown. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology* 208:1575–1592.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 1997. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. *Science* 276:122–126.
- West, G. B., J. H. Brown, and B. J. Enquist. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature* 413:628–631.
- Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.
- Woodward, G., and A. G. Hildrew. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71:1063–1074.
- Woodward, G., and P. Warren. 2007. Body size and predatory interactions in freshwaters: scaling from individuals to communities. Pages 98–117 in A. G. Hildrew, D. G. Raffaelli, and R. Edmonds-Brown, editors. *Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems*. First edition. Cambridge University Press.
- Wootton, K. L., A. Curtsdotter, T. Roslin, R. Bommarco, and T. Jonsson. 2023. Towards a modular theory of trophic interactions. *Functional Ecology* 37:26–43.
- Xiong, G., and G. V. Lauder. 2014. Center of mass motion in swimming fish: effects of speed and locomotor mode during undulatory propulsion. *Zoology* 117:269–281.
- Yang, Q., M. S. Fowler, A. L. Jackson, and I. Donohue. 2019. The predictability of ecological stability in a noisy world. *Nature Ecology & Evolution* 3:251–259.
- Yates, G. 1986. How Microorganisms Move through Water: The hydrodynamics of ciliary and flagellar propulsion reveal how microorganisms overcome the extreme effect of the viscosity of water. *The American Scientist* 74:358–365.
- Yoon, S., Yoon, I., Williams, R., Martinez, N. and Dunne, J. 2014. 3D Visualization and Analysis of Ecological Networks on WWW, 7.
- Zhong, W., J. Lin, Q. Zou, Y. Wen, W. Yang, and G. Yang. 2022. Hydrodynamic effects of large-scale suspended mussel farms: Field observations and numerical simulations. *Frontiers in Marine Science* 9:973155.