



Université du Québec à Montréal - Université Montpellier 2

**Influence des contraintes environnementales, des interactions et
de l'évolution sur la répartition géographique des espèces :
vers une théorie intégrative en biogéographie**

Proposition de recherche présentée comme exigence partielle du doctorat en Biologie extensionné à
l'UQAR par :

Kévin Cazelles

Directeur : **Dominique Gravel**

Co-Directeur : **Nicolas Mouquet**

Octobre 2013

Table des matières

Résumé	3
Introduction	4
1 Etat des connaissances	5
1.1 La Théorie de la Biogéographie des Iles de MacArthur et Wilson	5
1.2 Environnement abiotique et distribution des espèces	7
1.3 Réseaux d'interactions : interdépendance des espèces	8
1.4 Plasticité phénotypique et processus évolutifs	10
1.5 Traits fonctionnels	12
1.6 Inférence en biogéographie	13
2 Hypothèses et prédictions	15
2.1 Chapitre 1 : Apport des interactions et de l'environnement dans la TIB	15
2.2 Chapitre 2 : Approche évolutive de la théorie trophique de la biogéographie	16
2.3 Chapitre 3 : Inférence de la présence d'espèces en interaction	17
3 Méthodologie	18
3.1 Chapitre 1 : Apport des interactions et de l'environnement dans la TIB	18
3.1.1 Processus aléatoires dans le modèle de MacArthur et Wilson	18
3.1.2 Relier la TBI et les réseaux d'interactions	19
3.1.3 Relier la TBI et les gradients environnementaux	21
3.1.4 Probabilités à l'équilibre	22
3.2 Chapitre 2 : Approche évolutive de la théorie trophique de la biogéographie	22
3.2.1 Lotka-Volterra généralisé en processus de mort et de naissance avec immigration	23
3.2.2 Inférence du réseau par la masse corporelle	23
3.2.3 Lien avec l'environnement abiotique	25
3.2.4 Processus évolutifs	25
3.3 Chapitre 3 : Inférence de la présence d'espèces en interaction	26
3.3.1 Cadre de travail pour deux espèces qui n'interagissent pas	26

3.3.2	Situation d'interdépendance des espèces	27
	Budget	30
	Calendrier	30
	Bibliographie	31

Résumé

La Biogéographie a pour objectif de décrire et de comprendre la répartition de la biodiversité aux larges échelles spatiales. Les mécanismes principaux à l'origine de cette répartition sont multiples et reposent notamment sur les flux d'individus, les interactions entre les espèces, la variabilité environnementale et les processus évolutifs. En dépit d'un nombre de travaux élevé utilisant plusieurs de ces éléments, le corpus théorique en biogéographie demeure très peu développé. Une théorie intégrative de la biogéographie est aujourd'hui nécessaire pour réagir efficacement à la crise actuelle de la biodiversité. En vue d'une telle théorie, nous proposons deux approches théoriques, intégrant les principaux déterminants de la biodiversité. Dans la première approche, nous introduisons les interactions et un gradient environnemental dans le modèle classique de la Biogéographie des îles. Cette première approche est communauté centrée et fait appel aux chaînes de Markov. Dans un second modèle, nous utilisons une approche population-centrée en processus de mort et naissance. Dans celui-ci les interactions, les réponses à l'environnement et les phénomènes de spéciation sont articulés autour des traits fonctionnels. Enfin, dans un troisième chapitre nous proposons une réflexion sur l'information contenue dans les données de présences et d'absences relatives aux interactions entre espèces. Nous amorçons ainsi la démarche de transposition des modèles théoriques vers des outils opérationnels.

Introduction

Décrire l'organisation spatiale des êtres vivants et en comprendre les mécanismes sous-jacents, tels sont les objectifs ambitieux de la biogéographie [1]. Cette discipline a récemment percolée au sein de la société civile via le concept de biodiversité. Le regard des citoyens se pose attentivement sur le devenir de la biodiversité dans le contexte actuel des changements globaux. La biogéographie, par son essence, peut apporter des réponses à ce questionnement ambiant [2]. Cependant, pour y parvenir, des défis techniques et théoriques majeurs restent à surmonter [3].

L'effort théorique nécessaire en biogéographie porte sur l'intégration ordonnée de concepts clés issus de différents champs de l'écologie [4]. Ainsi, alors que les conditions climatiques et plus généralement la géographie physique sont classiquement évoquées pour expliquer la répartition des espèces [5], les interactions entre espèces sont quant à elles souvent occultées. De même, bien que les processus évolutifs soient souvent évoqués comme déterminants majeurs de la diversité des espèces [6], leurs effets à court terme sont souvent ignorés [7] dans les scénarios décrivant la biodiversité de demain [8]. La difficulté principale est alors de produire des modèles (théoriques en première instance) qui intègrent l'ensemble des processus et les relations qu'ils entretiennent [4] tout en gardant une relative simplicité. Une théorie intégrative en biogéographie pourrait être le meilleur point d'ancrage pour construire de nouvelles approches appliquées. Avec une telle théorie en main, nous pourrions aller vers l'enjeu majeur de ces dernières années en biogéographie : relâcher les hypothèses que les modèles classiques de répartition des espèces d'aujourd'hui utilisent (notamment en occultant les interactions) pour prédire la biodiversité de demain [9].

Dans le projet ici présenté, nous proposons de construire des modèles théoriques plus intégratifs en repartant d'un modèle théorique classique, celui de la théorie de la biogéographie des îles proposée par MacArthur et Wilson [1]. Dans un premier temps, nous y ajoutons les interactions entre espèces et une relation explicite avec l'environnement abiotique au travers d'une approche communauté centrée qui étend le modèle classique. Dans un second temps, nous combinons une approche population centrée et les processus évolutifs pour une biogéographie insulaire plus mécaniste. Enfin, au regard des enjeux que soulève le rôle des interactions entre espèces dans la construction de la biodiversité, nous réfléchissons sur l'inférence d'espèces interdépendantes.

1 Etat des connaissances

1.1 La Théorie de la Biogéographie des Iles de MacArthur et Wilson

Le travail remarquable de MacArthur et Wilson [1] est l'un des cadres les plus robustes de la biogéographie actuelle. Plus de 40 ans après la parution de leur livre, la Théorie de la Biogéographie des Iles (abrégée dans la suite TBI) est encore une entrée bien adaptée en biogéographie et le point de départ de nombreux travaux [10, 11, 6]. L'idée majeure de la TBI est simple et puissante : étant donné une île colonisable par un ensemble d'espèces depuis un continent voisin, la diversité locale résulte de la balance entre 1- la colonisation depuis le continent et 2- les extinctions locales. La TBI est une métaphore, le cas simple d'un territoire isolé (l'île) où les flux d'individus depuis le pool d'espèce régional (le continent) sont facilement représentables. Le modèle peut être étendu à de nombreux cas où un territoire isolé est colonisé par les organismes à proximité, par exemple après un incendie ou une fragmentation de l'habitat [12]. Plus généralement, on peut adapter un tel modèle à un territoire quelconque avec l'hypothèse que le pool régional d'espèces est indépendant des conditions locales (aucune rétroaction de la communauté locale sur le pool régional). Ainsi, ce modèle a déjà été utilisé avec succès par Gravel *et al.* 2011 pour l'élaboration de leur théorie trophique de la biogéographie des îles [10].

La force de ce modèle théorique réside dans son élégance : avec très peu de processus invoqués, la TBI donne un cadre cohérent, biologiquement fondé pour comprendre la répartition locale de la biodiversité à la lumière de la richesse spécifique régionale. Au travers d'une équation simple (1.1.1), la TBI mêle ainsi subtilement les processus régionaux et locaux. Ainsi, la diversité locale S , s'enrichit par colonisation, c , depuis un pool continental d'espèce P et s'appauvrit par extinctions locale e .

$$\frac{dS}{dt} = c(P - S) - eS \quad (1.1.1)$$

Un telle vision imbriquant deux échelles de processus est aujourd'hui bien partagée. Il est en effet reconnu que la composition d'une communauté à l'échelle locale (S) est influencée par des facteurs biotiques et abiotiques (dont les conséquences sont capturées par e), mais également par les processus régionaux tels que l'histoire évolutive des espèces (qui façonne P) et la dispersion des individus (c) [13, 14].

La TIB tient également sa notoriété des nombreuses prédictions supportées par les faits [1]. En reliant la géographie physique des îles aux processus de colonisation et d'extinction, les auteurs

démontrent la puissance de leur vision. Pour cela, ils admettent que le taux de colonisation des espèces dépend de la distance entre l'île et le continent. De plus, en considérant que la taille de l'île conditionne les ressources et donc l'extinction. Ils parviennent alors à prédire, pour un groupe d'espèces donné, une relation pertinente entre taille de l'île, distance de l'île et richesse spécifique [1]. Pour une île dont la superficie et la distance au continent sont connues, au cours du temps, le nombre d'espèces sur l'île accroît, de fait le nombre de nouvelles espèces potentielles diminuent (P étant constant), la colonisation diminue donc. De même, la richesse de l'île étant accrue, le risque d'extinction est plus élevé. Les forces d'extinction et de colonisation s'annulent alors pour un nombre d'espèce précis : la richesse spécifique à l'équilibre (figure 1). L'idée que la biodiversité atteint un équilibre à relier à la taille du territoire considéré a également été massivement utilisée en biologie de la conservation. En augmentant progressivement la taille de l'île, on obtient effectivement une relation entre aire et diversité [1, 15]. Cette relation a été appliquée pour estimer la richesse spécifique de divers territoires [16], déterminer ainsi des aires de protection [17, 18] et estimer des taux d'extinction [19].

De part son pouvoir explicatif et son élégance, le modèle de MacArthur et Wilson est un point de départ approprié pour construire des modèles plus intégratifs en intégrant explicitement des processus écologiques et évolutifs. Cette idée n'est pas nouvelle et les auteurs de la TIB ont étudié un certain nombre de processus écologiques. Notamment, ils ont intégré les phénomènes de spéciation [1] et réfléchi sur l'importance des interactions quant à la répartition des espèces [20]. Néanmoins, dans le modèle classique, l'ensemble de ces aspects sont absents, l'idée que les processus écologiques importent peu aux larges échelles domine. Nous allons, dans ce projet, à l'encontre de cette idée et proposons de construire des modèles intégratifs qui étendent la TIB.

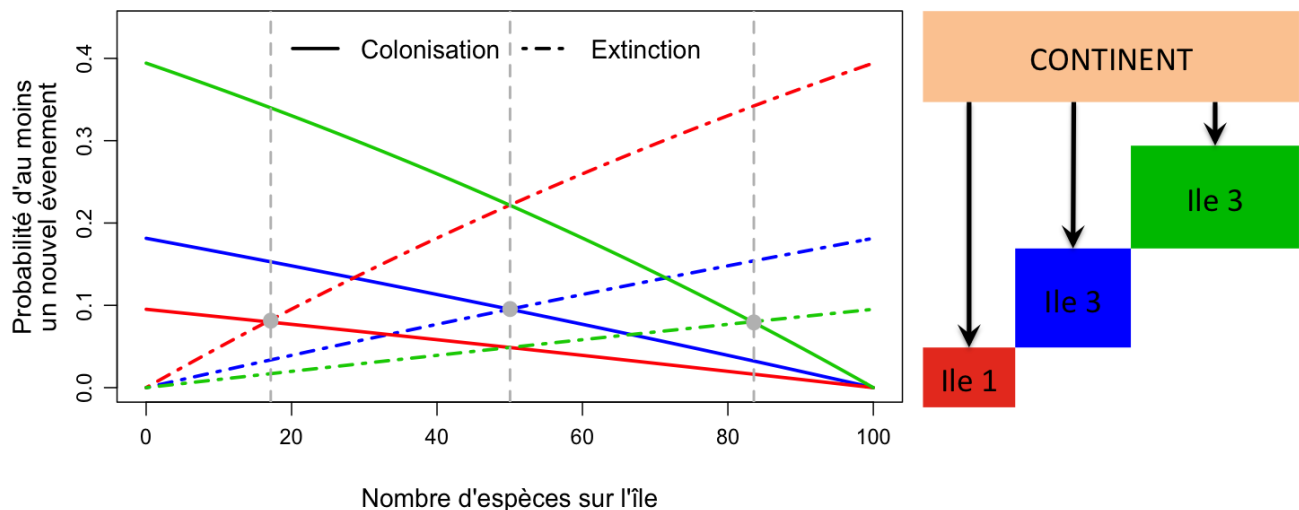


FIGURE 1 — **Théorie de la biogéographie des îles.** L'évolution des taux de colonisation et d'extinction est présentée pour trois îles aux caractéristiques différentes. Les tailles relatives des îles et les distances qui les séparent du continent sont schématisées à droite du graphique, les couleurs associent les îles à leurs courbes respectives. Le pool d'espèce régional (P) est constitué de 100 espèces, les taux de colonisation et d'extinction sont exprimés en terme de probabilité d'évènement. Les points où colonisation et extinction s'équilibrent sont marqué par les symboles en gris.

1.2 Environnement abiotique et distribution des espèces

Les atouts actuels de la biogéographie sont 1- une quantité importante d'information relative aux présences d'espèces et au climat et 2- des modèles corrélatifs puissants qui décrivent précisément le lien entre l'espèce et son environnement abiotique. Le terme abiotique peut prêter à confusion dans la mesure où les espèces elles-mêmes peuvent modifier des variables dites abiotiques. Par exemple, les végétaux peuvent avoir un grand impact sur les variables abiotiques locales comme la température et l'humidité du sol [21]. Certains auteurs font une distinction précise en utilisant les termes de *sce-nopoetiques* pour les variables environnementales sur lesquels les espèces ne peuvent influencer et de *dynamiquement liées* pour les autres [22]. Nous occulterons volontairement ces-dernières, l'environnement abiotique dont il est ici question n'est donc pas dynamiquement lié aux espèces.

Le premier pas pour expliquer la répartition des espèces est alors la recherche des variables environnementales les plus discriminantes pour comprendre la présence des espèces en un lieu donné [5]. Au coeur de cette démarche existe un enracinement biologique profond. En effet, pour pouvoir s'installer sur un territoire donné, une espèce présente un certain nombre d'exigences physiologiques. De

manière générale, l'espèce doit pouvoir répondre à l'ensemble de ses dépenses énergétiques pour survivre et éventuellement se reproduire [23]. La dernière condition n'est pas indispensable : la présence d'une espèce peut résulter d'une permanente colonisation [14]. Cet espace des variables environnementales dans lequel une survie d'une population est possible, nous l'appellerons niche écologique. Ce terme est l'objet de vif débat [24] que nous éviterons en rappelant la définition employée. Nous parlerons ici de niche fondamentale pour désigner l'ensemble des variables *scenopoétiques* et niche réalisée lorsque la composante biotique intervient, même indirectement.

De nombreux travaux démontrent que les variables environnementales ont un grand pouvoir pour expliquer la présence des espèces [25]. A partir de cette connaissance, il suffit de projeter l'espace environnemental sur l'espace géographique. Pour prédire la répartition de la biodiversité de demain, on couple des modèles d'évolution de l'environnement abiotique avec cette projection. Cette démarche rencontre actuellement un grand succès, les changements globaux induisant un effort de recherche important dans le domaine [26, 27]. Il est crucial que les modèles théoriques tel que le modèle de la TIB s'approprient le concept de niche fondamentale sous une forme simple mais cohérente. C'est en tout premier lieu par l'utilisation des variables environnementales abiotiques que les modèles théoriques en biogéographie peuvent démontrer leur pertinence et attester de leur proximité avec les modèles plus corrélatifs et plus appliqués.

L'emploi des variables abiotiques seules pour comprendre la répartition des espèces demeurent problématique. Alors qu'il semble raisonnable de considérer des facteurs tels que la présence d'eau, de lumière et la température pour expliquer la distribution des végétaux, lorsqu'il s'agit d'espèces de niveaux trophiques plus élevés, les seules données de l'environnement abiotique ne suffisent pas [10, 28]. Nous considérons, pour alimenter la réflexion, un exemple simple : un prédateur spécialiste et sa proie. De par l'étroite relation que les deux espèces entretiennent, il est peu efficace de regarder les seuls facteurs abiotiques pour comprendre la répartition future du prédateur. Il est alors plus pertinent d'examiner la répartition future de la proie et de s'interroger sur les possibilités de dispersion du prédateur.

1.3 Réseaux d'interactions : interdépendance des espèces

Il est difficile de concevoir les espèces comme indépendantes, elles partagent des espaces communs et des sources d'énergie, elles échangent de la matière, elles sont en permanentes interac-

tions. Ces relations intra et inter spécifiques sont au coeur de l'écologie. En dynamique des populations, sont arrivés très vite des modèles classiques attestant les relations proies-prédateurs témoignant de l'importance de traiter la démographie de différentes espèces simultanément. L'écologie des réseaux pose des questions fondamentales comme celle de la stabilité des écosystèmes au regard de la structure des réseaux [29]. Au delà des relations trophiques, les interactions peuvent se manifester sous de nombreuses formes [30]. Le mutualisme, le commensalisme et la compétition sont des relations qui affectent la démographie des espèces sans que l'une d'entre elles se nourrisse d'une autre. La représentation en réseau des interactions est un outil puissant pour synthétiser la complexité des écosystèmes [31, 32]. Ils sont représentés par la matrice de communauté qui résume l'effet démographique des espèces par pair. Cette matrice renferme des informations précieuses telles que la connectance (mesure du nombre de liens constatés rapporté au nombre de liens possibles), la topologie des interactions entre espèces [31] et les effets indirects [33, 34].

Les interactions intra et inter spécifiques constituent un facteur rapidement pressenti comme responsable de la distribution spatiale des espèces [35]. L'interdépendance des espèces conditionne, en effet, l'aspect favorable de l'environnement au sens large (biotique et abiotique). Ainsi Godsoe *et al.* 2012, mettent en équations le caractère favorable de l'environnement pour une espèce donnée en terme de probabilité de présence d'une autre espèce et de la nature de leur interaction [28]. De même, Holt et Barfield 2009 montrent l'impact de la prédation sur la répartition d'espèces en compétition [36] insistant ainsi sur le rôle majeur des interactions. Davis *et al.* 1998 ont montrés que, pour trois drosophiles en compétition, l'effet d'un parasitoïde n'est pas le même le long d'un gradient selon que les espèces sont seules ou ensemble [37]. Récemment, des efforts ont été réalisés pour mettre en évidence l'importance de l'interdépendance des espèces dans les données aux larges échelles spatiales [38]. On trouve actuellement dans la littérature une grande motivation pour les intégrer dans les modèles de distribution d'espèces [39, 9]. Des efforts théoriques sont encore nécessaires pour arriver à de telles approches. Néanmoins, rapprocher différents champs de l'écologie peut s'avérer d'une utilité majeure. Jabot et Bascompte [40] 2012, ont d'ailleurs montré l'importance des interactions pour comprendre la distribution des espèces en rapprochant écologie des réseaux et un modèle de metacommunauté. De même Gravel *et al.* 2011 [10] introduise l'interdépendance proie-prédateur dans le modèle classique de MacArthur et Wilson menant aux prémices d'une théorie trophique de la biogéographie des îles.

L'ajout des interactions dans un modèle incluant l'environnement abiotique interroge la relation que les deux processus entretiennent. Si les espèces n'ont pas les mêmes performances dans différents milieux du fait de leur physiologie, pour les mêmes espèces considérées, les réseaux n'ont pas de raison d'être identiques d'un milieu à un autre. C'est sur ce fait que Poisot *et al.* 2012 ont proposé une mesure de dissimilarité des réseaux [41]. Defossez *et al.* montrent que les interactions négatives entre l'hôte commun (*Fagus Sylvatica*) et les micro-organismes du sol diminuent avec l'altitude [42]. Ainsi, les contraintes biotiques sont à relier à l'environnement [43, 44] et un modèle intégratif doit donner un cadre cohérent à ces rétroactions entre processus. Enfin, l'importance des interactions est à mettre en relation avec l'échelle considérée [22]. Pour deux espèces en interaction, plus l'échelle d'étude est large, moins les effets des interactions locales sont susceptibles d'être capturés, le pouvoir explicatif de la présence d'une espèce sur l'autre peut être alors discutable [45]. Comprendre quels sont les processus à prendre en compte aux différentes échelles spatio-temporelles et comprendre comment le changement d'échelle affecte nos prédictions est aussi un véritable challenge en biogéographie [46].

1.4 Plasticité phénotypique et processus évolutifs

La vie telle que nous la connaissons pérennise l'information accumulée au cours du temps via à un support moléculaire, l'ADN. Cette molécule peut 1- renfermer une plasticité phénotypique offrant aux espèces des possibilités pour faire face aux stress environnementaux et 2- subir des altérations, des mutations, dont le relative avantage apporté peut assurer une survie accrue. Les espèces sont donc elles-mêmes porteuses potentielles de réponses face aux changements actuels [7, 8]. La plasticité phénotypique permet une réaction rapide des espèces à des changements environnementaux soudains. Tingley *et al.* 2009 ont ainsi montré que sur 53 espèces d'oiseaux étudiés dans la Sierra Nevada, 48 ont colonisé de nouveaux sites où les conditions de température et de précipitations leur étaient plus favorables [47]. Les mutations sont quant à elles des événements relativement rares qui interviennent potentiellement à chaque génération, leur fréquence est donc dépendante, en premier lieu du temps de génération mais aussi de la tolérance des systèmes de réplication du matériel génétique. Pour des espèces aux temps de génération court, les processus micro-évolutifs peuvent donc être déterminants. Ainsi, Balanyá *et al.* 2009 ont montré des changements notables dans le génotype de *Drosophila subobscura* en 24 années avec des génotypes de basses latitudes plus répandus en réponses au chan-

gements climatiques.

Il est capital de ne pas oublier les processus évolutifs dans un modèle de biogéographie afin d'envisager correctement la biodiversité de demain [48, 8]. La nature des processus à prendre en compte est dépendante de l'échelle de temps considérée. Ainsi, si l'on souhaite retracer l'histoire évolutive d'une région, les aspects adaptatifs relevant de la micro-évolution sont moins pertinents que les processus évolutifs de longue portée modifiant profondément les espèces. Il faut, à ce propos, rappeler que l'évolution peut conduire à un enrichissement du pool d'espèce d'une région donnée [6, 1]. Les mutations accumulées dans une population isolée géographiquement peuvent conduire à une incompatibilité reproductive avec les populations du pool dont elle est issue. Il y a alors spéciation, la biodiversité est augmentée. A court terme, les processus longs de spéciation peuvent être occultés mais prendre en compte les phénomènes d'adaptation et les processus d'évolution des espèces au temps de générations court est important. Il est aussi important de distinguer les réponses phénotypiques des réponses évolutives, les premières pouvant être plus rapide mais à porter moindre que les secondes plus lentes [49].

Les processus évolutifs peuvent être favorisés par les changements environnementaux mais également par les interactions entre espèces [47]. Les étroites relations entre espèces peuvent favoriser ou contraindre les réponses évolutifs, qui elles-mêmes peuvent altérées ces interactions, il existe de fait des rétroactions permanentes entre évolution et écologie [50]. Yoshida *et al.* 2003 montrent que la réponse des algues vertes unicellulaires *Chlorella vulgaris* aux rotifères *Brachionus calyciflorus* conduit à un changement dans la fréquence et la phase des cycles de la dynamiques proie prédateur [51]. L'ensemble des trois éléments jusqu'ici évoqués (environnement abiotique, interaction, évolution) peuvent également être étroitement associé. Grant et Grant 2006 rapportent le cas de la compétition entre trois espèces de pinsons (dits de Darwin) sur l'île de Daphne (Galapagos) qui engendre une modification de la taille de leurs becs. Cette évolution liée à la compétition est elle même reliée à l'environnement abiotique car, par l'abondance ou l'absence de précipitations, il détermine la disponibilité des ressources et donc l'intensité de la compétition [52]. A travers cet exemple, nous comprenons l'importance d'inclure l'ensemble des différents processus pour construire un modèle intégratif en biogéographie. Un tel modèle serait capable, par exemple, de renseigner les risques d'exclusion compétitive dans l'exemple décrit par Grant et Grant.

1.5 Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des propriétés mesurables sur les organismes en relation avec leurs performances et leur rôle dans l'écosystème [53]. Les traits étudiés peuvent être de différentes natures, 1-morphologiques : taille de différentes parties du corps, position des yeux, taille des oeufs chez les organismes ovipares, taille des graines pour les végétaux, 2- physiologiques : taux métaboliques de bases, stœchiométrie (rapport de la concentration entre divers éléments qui compose l'organismes) [53, 54, 55]. Un ensemble approprié de ces propriétés peut être un outil puissant pour décrire un ensemble d'espèce dans un même espace. Leur proximité dans l'espace des traits est alors un indice précieux d'une proximité fonctionnelle. Ainsi, à l'aide de 13 traits ecomorphologiques, Albouy *et al.* 2011 parviennent à prédire les guildes trophiques de 35 espèces de poissons de la Méditerranée [54]. Edwards *et al.* 2013 montrent que l'effet saisonnier sur une communauté de phytoplancton dans la Manche peut être capturé à l'aide de traits décrivant : le taux maximal de croissance, la compétitivité pour la lumière et l'azote [56]. La distribution des traits fonctionnels au sein de la biodiversité est aussi une entrée de choix pour réfléchir quand à la fragilité potentielle des fonctions remplies par les écosystèmes [57].

L'approche de la biodiversité par les traits fonctionnels est plus quantitative que l'approche taxonomique et permet de déduire un grand nombre de propriétés en se passant de la connaissance de leur identité. Ainsi McGill, dans son article d'opinion de 2006, propose une approche nouvelle de l'écologie des communautés qui transforme les questions centrées autour des espèces par des questions qui interrogent la répartition et la variabilité des traits [53]. L'emploi des traits fonctionnels est en fait un appel à une écologie plus mécaniste, qui se penche sur la physiologie des organismes, en prend les faits les plus importants (relativement au problème traité) pour les placer dans un espace de traits commun. Cette approche est aussi en lien avec la controversée théorie métabolique en écologie [58, 59]. Dans cette théorie un certain nombre de grandeurs (comme le taux métabolique) sont reliées à la biomasse corporelles de l'adulte, fournissant ainsi en un seul trait de nombreuses relations pour des groupes d'organismes très différents. Par ces nouvelles approches, l'espérance de s'extraire de la seule identité des espèces est accrue, l'idée d'avoir des règles générales se concrétise.

Dans une théorie intégrative de la biogéographie, les traits fonctionnels peuvent être un pivot très intéressant pour rassembler les différents concepts que nous avons développés dans les paragraphes précédents. Les traits peuvent tout d'abord être mis en relation avec le milieu abiotique. Le taux

métabolique ou encore la sensibilité à la sécheresse sont des indices performant pour décrire la survie dans un milieu donné [5, 25] que l'on peut capturer sous forme de traits. Kearney *et al.* 2010 propose une approche prometteuse dans laquelle, l'environnement physique, la disponibilité des ressources et la dynamique énergétique sont reliées par les traits fonctionnelles le tout aboutissant à un modèle de distribution très mécanistes. La structure d'un réseaux peut également être dérivée à partir de l'espace des traits. Dans leur méthode proposée cette année, Gravel *et al.* infèrent les paramètres du modèle de niche de Williams et Martinez [60] à partir des relations de masse du corps entre proie et prédateurs [61]. Ils sont alors en mesure de dériver un réseau global pour un ensemble d'espèce donné. Enfin, en tant qu'expression phénotypique, les traits fonctionnels sont soumis aux processus évolutifs. Sur les temps longs, l'expression de l'évolution résulte en la modification progressive des traits qui se répercute sur l'ensemble des propriétés qui en découle. Ainsi la considération d'une modification des traits est une approche simple et réaliste pour introduire les processus évolutifs et leurs conséquences [62, 63].

1.6 Inférence en biogéographie

Rappelons les objectifs de la biogéographie : décrire et comprendre le lien entre le vivant et l'espace sur la Terre. Le coeur de l'inférence en biogéographie est donc de trouver les variables les plus pertinentes pour la répartition des espèces. Pour cela, les données spatialisées de présence ou d'abondance des organismes étudiés sont mises en relation avec des variables prédictives également spatialisées [64, 22, 65]. Idéalement, les échelles spatiales coïncident, sinon des transformations des données sont nécessaires. Si la variabilité capturée est satisfaisante, la combinaison retenue de variables explicatives éclairent alors les motifs de la présence des espèces en un lieu donné. Nous retiendrons le nom de modèle de distribution des espèces (MDE) pour référer à cette démarche de modélisation générale. Il y a cependant de nombreux aspects à discuter relatifs aux variables explicatives employées. Les MDE ont fourni des exemples attestant de leur pouvoir à décrire la niche fondamentale pour expliquer les présences des espèces [5]. Si l'on considère des espèces mobiles, il est problématique de négliger leur mouvement, la dispersion et ses limites doivent alors être incorporés dans les modèles de distribution [66]. De même, les espèces interagissant entre elles, elles influencent leurs distributions. Utiliser une espèce en tant que variable explicative pour la présence d'une autre peut s'avérer pertinent [45, 67] mais soulève la question suivante : que faire lorsque nous essayons

de prédire simultanément la présence de deux espèces dont les observations résultent elles-même de leurs échanges ?

Dans le contexte actuel des changements globaux, il y a une concentration des efforts pour mieux cerner l'ensemble des réponses possibles des espèces face aux changements globaux [68]. En guise de réponse, les MDE deviennent plus intégrateurs et de nouvelles approches émergent [39]. Ainsi, Guisan et Rahbek 2011 proposent une démarche alliant les prédictions faites par les MDE sur un ensemble d'espèces et celles données par une approche de modélisation macroécologiques s'appuyant sur des règles de coexistence dans une unité géographique donnée [9]. Le travail de Gotelli *et al.* est également un exemple de démarche intégrative où un nombre important de processus peuvent être inclus via un système de combinaison de scénarios et tester par simulations stochastiques [66]. Enfin, en construisant des réseaux basés sur la cooccurrence des espèces, Araújo *et al.* revisitent le problème de l'interdépendance des espèces [69] : ils s'interrogent sur la résistance des réseaux de cooccurrence obtenus face aux futurs changement climatiques, ils mettent ainsi en évidence des risques accrus de perte des espèces les moins connectés (celles qui cooccurrent moins). Ces travaux témoignent de la volonté d'une biogéographie intégrative.

Malgré leurs performances, les modèles de distribution actuels utilisés pour construire les scénarios de biodiversité de demain souffrent vraisemblablement d'un manque de théorie sous-jacent [3, 70]. La nécessité d'une approche théorique pour aller vers des approches plus appliquées est fondamentale, en témoignent, par exemple, l'histoire de la théorie de la biogéographie [1] et de la théorie métabolique [58]. Dans notre cas, partir d'une construction progressive rassemblant les différents processus décrits ci-dessus nourrit, dans un premier temps, la réflexion sur l'ensemble des retroactions que peuvent exercer les différents processus les uns sur les autres[4]. Dans un second temps, le questionnement sur les échelles des phénomènes peut amener à isoler les processus que les futurs MDE ne doivent pas occulter au regard des échelles spatio-temporelles qu'ils considèrent. Troisièmement, les modèles théoriques fournissent des hypothèses à confronter aux faits, ce qui permet de conforter ou d'infirmer la théorie. Enfin, si l'agencement des processus entre eux est bien expliqué, de la théorie peut émerger de nouvelles méthodes pour traiter les données.

2 Hypothèses et prédictions

Le projet général de la thèse ici proposée est de repartir du modèle classique de la TIB et de relâcher différentes hypothèses au travers de deux approches de modélisation. Dans le chapitre 1, nous construisons un modèle communauté centrée dérivé du modèle classique afin d'inclure les interactions que nous doublons d'une relation explicite avec l'environnement. Dans le second chapitre, nous dépassons le modèle précédent avec une approche population centrée plus mécaniste. Nous utilisons pour cela les traits fonctionnels pour inférer les interactions dans le réseaux et ajouter les processus évolutifs. Enfin, dans un dernier temps, nous nourrissons une réflexion sur l'inférence de la présence des espèces lorsqu'elles sont en interaction.

2.1 Chapitre 1 : Apport des interactions et de l'environnement dans la TIB

Au regard de l'intérêt porté sur l'incorporation des interactions entre espèces dans les modèles en biogéographie, nous prolongeons dans le chapitre 1 le travail de Gravel *et al.* 2011 [10] en ajoutant des réseaux quelconques sous forme de matrice des communautés et une relation explicite entre les espèces et l'environnement abiotique.

Hypothèse 1.1 : La structure et la nature du réseau d'interactions modifient la diversité locale attendue sous la TIB.

Prédiction 1.1 : En reliant les processus de la TIB et la matrice des communautés, nous pouvons perturber les processus de colonisation et d'extinction en fonction du nombre d'interactions, de leur nature et de leur intensité. En conséquence les valeurs de diversité prédites par la TIB sont directement dépendante du réseau.

Hypothèse 1.2 : L'ajout des interactions dans un modèle de biogéographie qui inclue explicitement les effets de l'environnement abiotique permet d'envisager des survies plus importantes ou des extinctions massives que les variables abiotiques seules ne permettent pas.

Prédiction 1.2 : Les communautés présentant de fortes interactions positives montrent une tolérance plus importante face aux changements des variables abiotiques. Symétriquement, les communautés avec de fortes interactions négatives sont très sensibles aux changements environnemen-

taux. De plus, les effets sont contrastés le long des gradients environnementaux, la position de la niche fondamentale est alors une donnée importante pour envisager les effets des interactions.

2.2 Chapitre 2 : Approche évolutive de la théorie trophique de la biogéographie

Nous considérons ici une approche plus mécaniste de la TIB. L'approche est population centrée, la dynamique sur l'île repose sur une approche Lotka-Volterra formulée en processus de mort et de naissance [71]. A la suite des travaux de différents auteurs [61, 62, 63], nous inférerons le réseaux à partir de la biomasse corporelle. Ce trait évolue au cours du temps, de même que des traits reproducteurs qui sont utilisés pour exprimer les phénomènes de spéciation.

Hypothèse 2.1 : Une approche population centrée en dynamique île-continent permet de retrouver les résultats d'une approche communauté-centrée avec une information supplémentaire sur les abondances relatives des espèces.

Prédiction 2.1 : Les processus de mort et de naissance présentent l'avantage de conduire à des extinctions déterminées par la dynamique de population et donc par les interactions. Ainsi, avec des taux de colonisation explicites, les approches sont identiques, de plus, les processus de mort et de naissance nous fournissent une population discrète et par conséquent les abondances.

Hypothèse 2.2 : Inférer les réseaux à partir de la masse corporelle et la spéciation à partir de traits reproducteurs permet de créer des réseaux d'interactions cohérents et des phylogénies réalistes.

Prédiction 2.2 : Dans leur travail, Loeuille et Loreau ont montré la cohérence des réseaux prédits en les caractérisant et les confrontant à des réseaux réels [63]. Nous pensons que l'utilisation d'une dynamique Lotka-Volterra en île-continent présente les mêmes vertus. De plus, en utilisant des phénomènes de spéciation locale qui rétroagissent sur l'ensemble des autres composantes, on peut espérer un éclaircissement intéressant sur la relation entre phylogénie et les traits fonctionnels dans les réseaux d'interactions [72].

Hypothèse 2.3 : Un modèle intégrateur permet d'avoir un regard complet sur l'ensemble des processus construisant la biodiversité et d'envisager des scénarios très réalistes quant au devenir de la biodiversité dans le contexte des changements globaux.

Prédiction 2.3 : Le but du modèle intégrateur décrit est d'embrasser un ensemble de proces-

sus opérant à des échelles de temps différents pour comprendre leurs actions combinées. Ainsi, en aboutissant à un modèle intégratif et mécaniste, nous pourrions mieux cerner les différents rôles des processus et surtout envisager les processus majeurs à ne pas oublier dans les projections de la biodiversité future.

2.3 Chapitre 3 : Inférence de la présence d'espèces en interaction

Les MDE tentent actuellement d'inclure les relations entre espèces [45, 69, 73, 39]. Rechercher les probabilités de présence conjointe des espèces demande de repartir d'un cadre de travail solide pour inférer les effets détectables d'une espèce (ou d'un ensemble d'espèce) sur la présence d'une autre dans les données d'absence et de présence.

Hypothèse 3.1 : Les données de présence et d'absence sont suffisantes pour mettre en évidence un signal des interactions entre espèces aux larges échelles spatiales.

Prédiction 3.1 : A la suite du travail de Gotelli 2010 [38], nous pensons que les données de présence et d'absence renferment un signal de dépendance des espèces qu'il est possible de capturer en comparant les valeurs de niches évaluées lorsque les espèces sont ensemble et lorsque les espèces seules.

Hypothèse 3.2 : Les modèles incluant le signal des interactions de manière efficiente sont plus performants pour prédire la biodiversité de demain.

Prédiction 3.2 : Comme le rappellent Gravel *et al.* 2011 [10], un prédateur ne peut survivre localement si l'ensemble de ses proies sont absentes. Ainsi, en inférant la présence des espèces indépendamment les unes des autres, les prédictions sur la répartition future des espèces sont potentiellement faussées. A partir d'un indice efficace du signal des interactions dans les données de présence et d'absence nous pouvons espérer améliorer ces dernières prédictions.

3 Méthodologie

3.1 Chapitre 1 : Apport des interactions et de l'environnement dans la TIB

L'objectif du premier chapitre est de trouver un chemin pour introduire dans le modèle classique de la TIB une relation explicite, sous forme de réseaux, entre les espèces. Nous souhaitons également introduire une relation explicite entre les espèces et l'environnement. Pour cela, nous repartons du modèle que nous revisitons en terme de processus stochastiques et que nous prolongeons en introduisant des chaînes de Markov dont la matrice de transition exprime les probabilités de passer d'une communauté à une autre.

3.1.1 Processus aléatoires dans le modèle de MacArthur et Wilson

Nous montrons ici comment obtenir l'équation différentielle classique de la TBI (3.1.12) à partir de processus aléatoires. Pour cela, nous posons X_i la variable aléatoire de présence sur l'île de l'espèce i , $X_i = 1$ si l'espèce est présente et $X_i = 0$ sinon. A partir de cette variable aléatoire, nous construisons le processus aléatoire $\mathbf{X}_{i,t>0}$, c'est-à-dire le vecteur infini regroupant l'ensemble des valeurs de X_i pour tout $t > 0$. Le terme de colonisation, c_i représente le nombre d'évènements de colonisation attendu de l'espèce i par unité de temps ; de même e_i est le nombre d'extinction attendu pour i et par unité de temps. Ainsi, entre deux instants séparés par une faible durée dt , la probabilité d'une colonisation est de $c_i dt$; une extinction survient avec un risque de $e_i dt$.

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, dt > 0$$

$$P(X_{i,t+dt} = 1 | X_{i,t} = 0) = c_i dt + o(dt) \quad (3.1.1)$$

$$P(X_{i,t+dt} = 0 | X_{i,t} = 1) = e_i dt + o(dt) \quad (3.1.2)$$

$$\lim_{s \rightarrow 0} \frac{o(dt)}{dt} = 0 \quad (3.1.3)$$

Sachant que l'espèce i est absente de l'île à l'instant t , elle sera présente à l'instant $t + dt$ si elle la colonise une fois (avec une probabilité de $c_i dt$), ce qui suppose plusieurs évènements d'extinction intermédiaires. A ce dernier ensemble de possibilités, nous attribuons une probabilité de $o(dt)$, lorsque le temps devient très petit, cette probabilité tend vers 0 (3.1.3). De même, si l'espèce i était sur l'île, elle peut s'éteindre avec la probabilité $e_i dt$ ou s'éteindre plusieurs fois avec des événements de colonisation intermédiaires $o(dt)$. A partir des équations précédentes, on établit les probabilités de

passer entre les deux états de présence (0 ou 1) de l'espèce i .

$$\forall t \in \mathbb{R}^+, dt > 0$$

$$P(X_{i,t+dt} - X_{i,t} = 1 | X_{i,t}) = c_i dt (1 - X_{i,t}) + o(dt) \quad (3.1.4)$$

$$P(X_{i,t+dt} - X_{i,t} = -1 | X_{i,t}) = e_i dt X_{i,t} + o(dt) \quad (3.1.5)$$

$$P(X_{i,t+dt} - X_{i,t} = 0 | X_{i,t}) = 1 - c_i dt (1 - X_{i,t}) - e_i dt X_{i,t} + o(dt) \quad (3.1.6)$$

La connaissance de la probabilité de présence de l'espèce i à l'instant $t + dt$ ne requiert que la connaissance de l'instant précédent t . Ainsi, la loi conditionnelle est la même entre t et $t + dt$ qu'entre 0 et dt , autrement dit : $\mathcal{L}(X_{i,t+dt} | X_{i,t}) = \mathcal{L}(X_{i,dt} | X_{i,0})$, le processus est dit sans mémoire. Grâce aux équations précédentes nous pouvons établir la relation (3.1.7).

$$\begin{aligned} P(X_{i,t+dt} = 1) &= P(X_{i,t+dt} - X_{i,t} = 1 | X_{i,t} = 0) P(X_{i,t} = 0) \\ &\quad + P(X_{i,t+dt} - X_{i,t} = 0 | X_{i,t} = 1) P(X_{i,t} = 1) \end{aligned} \quad (3.1.7)$$

L'espèce i sera présente sur l'île au temps $t + dt$ si à l'instant t elle était absente et qu'elle l'a colonisée ou, si elle était présente et qu'elle ne s'est pas éteinte ($1 - e_i dt$). En remarquant que $P(X_{i,t} = 0) = 1 - P(X_{i,t} = 1)$ et en reprenant les équations précédentes, on montre la relation (3.1.8).

$$P(X_{i,t+dt} = 1) = c_i dt (1 - P(X_{i,t} = 1)) + (1 - e_i dt) P(X_{i,t} = 1) + o(dt) \quad (3.1.8)$$

En posant $p_{i,t} = P(X_{i,t} = 1)$, et utilisons le passage à la limite (dt tend vers 0), nous retrouvons l'équation de MacArthur et Wilson.

$$p_{i,t+dt} - p_{i,t} = c_i dt (1 - p_{i,t}) - e_i dt p_{i,t} + o(dt) \quad (3.1.9)$$

$$\frac{p_{i,t+dt} - p_{i,t}}{dt} = c_i (1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} + \frac{o(dt)}{dt} \quad (3.1.10)$$

$$\lim_{\substack{dt \rightarrow 0 \\ dt > 0}} \frac{p_{i,t+dt} - p_{i,t}}{dt} = c_i (1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} \quad (3.1.11)$$

$$\frac{dp_{i,t}}{dt} = c_i (1 - p_{i,t}) - e_i p_{i,t} \quad (3.1.12)$$

3.1.2 Relier la TBI et les réseaux d'interactions

Nous nous intéressons maintenant au cas où n espèces forment un réseau dont les liens sont contenus dans la matrice \mathbf{A} . Ces éléments $\alpha_{i,j}$ quantifient l'action de j sur i . Si l'espèce j accroît

le risque d'extinction de l'espèce i , la valeur est négative ; à l'inverse elle est positive lorsqu'elle le déprécie. Alors que dans la TBI les espèces sont indépendantes, nous souhaitons ici que leurs relations influencent leur présence en accord avec la matrice \mathbf{A} . A chaque instant, la composition de l'île déterminera une valeur d'extinction pour les espèces présentes. Nous ne pouvons plus considérer les espèces isolément, nous les rassemblons donc au sein d'un seul processus aléatoire $\mathbf{Y}_{t>0}$ qui regroupent les $\mathbf{X}_{i,t>0}$, c'est-à-dire $\mathbf{Y}_{t>0} = \{\mathbf{X}_{1,t>0}, \mathbf{X}_{2,t>0}, \dots, \mathbf{X}_{n,t>0}\}$. Nous considérons alors que les interactions sur l'île à l'instant t sont celles de la matrice \mathbf{A} moins les interactions exercées par les espèces absentes, les colonnes des espèces absentes sont donc nulles. Cette matrice est définie pour tout $t > 0$, $\mathbf{A}_t = \mathbf{A} * \mathbf{diag}(\mathbf{Y}_t)$ ou $\mathbf{diag}(Y_t)$ est la matrice $n * n$ dont la diagonale est Y_t . Nous considérons de plus que les espèces ont des qualités ou des difficultés plus ou moins prononcées pour coloniser un territoire isolé. Cette information est renfermée dans la diagonale de la matrice \mathbf{A} .

$$\forall i \in \mathbb{N}_n, y = (Y_t \mathbf{A}_t)_i = \sum_{j=0}^n \alpha_{i,j} X_j \quad (3.1.13)$$

Pour relier cette règle à la TBI, nous devons utiliser une fonction f qui relie la somme précédente aux processus de colonisation et d'extinction. Afin de clarifier le modèle, nous décidons que les interactions agissent seulement sur les taux d'extinction. La fonction f prend une valeur y *a priori* dans \mathbb{R} et retourne un taux d'extinction (une probabilité d'extinction par unité de temps). Nous pouvons restreindre le champ des fonctions possibles en supposant les propriétés ci-dessous :

$$\begin{aligned} f &\in C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}) \quad , \quad \frac{\partial f}{\partial y} < 0 \\ \forall dt > 0, \forall y \in \mathbb{R} \quad , \quad 0 \leq f(y)dt \leq 1 \\ f(0) &= e_i \end{aligned}$$

La première condition précise que la fonction f est continue et décroissante. La seconde indique que la probabilité d'extinction pendant dt ne peut excéder 1 ou être négative. La dernière condition facilite le point d'ancrage à la TBI que nous retrouvons lorsque les interactions sont nulles. Forts de ces éléments, nous souhaitons générer une dépendance vis à vis du réseau pour chacune de nos espèces. Néanmoins, nous ne pouvons plus considérer les espèces séparément, nous examinons alors la loi conditionnelle de \mathbf{Y}_t . Pour obtenir facilement les probabilités de transition entre les différents états, nous faisons une hypothèse supplémentaire : durant dt les événements de colonisation ou d'extinction sont indépendants et ont les probabilités définies à l'instant t . Les valeurs de \mathbf{Y}_t appartiennent

à $\{0, 1\}^n$ qui a un cardinal de 2^n . Nous notons les valeurs possibles de \mathbf{Y}_t par \mathbf{S}_k (k appartenant à $\mathbb{N}_{2^n}^*$). Nous devons alors diviser les différentes espèces en quatre catégories G_1, G_2, G_3 et G_4 . Le premier groupe représente les espèces qui étaient présentes à l'instant t et le sont encore à l'instant $t + dt$. Dans le second, les espèces présentent à t s'éteignent durant dt . Le groupe G_3 renferme les espèces qui ont colonisé l'île sur la courte période et G_4 celles qui n'étaient pas sur l'île et ne l'ont pas colonisée.

$$\forall t > 0, \forall (k, j) \in \mathbb{N}_{2^n}^* \quad ,$$

$$P(\mathbf{Y}_{t+dt} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_t = \mathbf{S}_l) = \prod_{i \in G_1} (1 - f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t) dt) \prod_{i \in G_2} f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t) dt \prod_{i \in G_3} c_i dt \prod_{i \in G_4} (1 - c_i dt) \quad (3.1.14)$$

Nous avons donc à nouveau un processus dont la loi conditionnelle $\mathcal{L}(\mathbf{Y}_{t+dt} | \mathbf{Y}_t)$ est la même pour tout $t > 0$. En considérons l'ensemble des états possibles, nous avons en fait décrit une chaîne de Markov dont la matrice de transition est définie entre deux instant séparée de dt .

$$\mathbf{M}_{dt} \in \mathbb{M}_{2^n}[[0, 1]], \forall (k, l) \in \mathbb{N}_{2^n}^*, m_{l,k}^{dt} = P(\mathbf{Y}_{t+dt} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_t = \mathbf{S}_l) \quad (3.1.15)$$

3.1.3 Relier la TBI et les gradients environnementaux

Prenons un ensemble quelconque de p variables environnementales $\mathbf{W} = (\mathbf{W}_1, \mathbf{W}_2, \dots, \mathbf{W}_p)$. Ces variables déterminent alors l'efficacité de la colonisation, pour une raison de clarté encore, l'extinction ne dépend pas de \mathbf{W} . Nous définissons alors une fonction g qui relie le gradient environnemental et la probabilité de colonisation. Nous présentons ci-dessous les caractéristiques retenues pour une telle fonction :

$$g \in C^1(\mathbb{R}, [0, 1])$$

$$\forall dt > 0, \forall w \in \mathbb{R} \quad , \quad 0 \leq g(w) dt \leq 1$$

$$\lim_{w \rightarrow +\infty} g(w) dt = 0 \quad \text{et} \quad \lim_{w \rightarrow -\infty} g(w) dt = 0$$

$$\exists a/g(a) = \max_{x \in \mathbb{R}} (g(w)) = c_i$$

Nous considérons donc que 1- g est continue, 2- $g(w)dt$ est une probabilité, 3- la probabilité de colonisation est nulle pour des valeurs extrêmes du gradient et que 4- les résultats de la TIB sont obtenus pour des espèces à leur optimum environnemental. Nous définissons alors une nouvelle chaîne de

Markov, les valeurs de \mathbf{Y}_t sont données pour une valeur donnée w du gradient environnemental.

$$\forall t > 0, \forall (k, j) \in \mathbb{N}_{2^n}^{*2}$$

$$P(\mathbf{Y}_{t+dt, w} = \mathbf{S}_k | \mathbf{Y}_{t, w} = \mathbf{S}_l) = \prod_{i \in G_1} (1 - f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t) dt) \prod_{i \in G_2} f(\mathbf{S}_l \mathbf{A}_t) dt \prod_{i \in G_3} g(w) dt \prod_{i \in G_4} (1 - g(w) dt) \quad (3.1.16)$$

3.1.4 Probabilités à l'équilibre

Notons \mathbf{Q}_t , le vecteur ligne de probabilités associées à chaque état à l'instant t . La multiplication $\mathbf{Q}_0 \mathbf{M}_{dt}$ nous donne alors \mathbf{Q}_{t+dt} . La matrice \mathbf{M}_{dt} est celle d'une chaîne de Markov régulière, c'est-à-dire qu'il existe une valeur de n telle que \mathbf{M}_{dt}^n n'ait pas de zéro (ici \mathbf{M}_{dt} n'a pas de zéro par construction). De fait, il existe un équilibre \mathbf{Q}_{eq} tel que $\mathbf{Q}_{eq} \mathbf{M}_{dt} = \mathbf{Q}_{eq}$ [74]. Cette valeur peut être obtenue par des multiplications matricielles successives, ce qui peut exiger de lourds calculs pour de larges matrices. La solution est cependant simplifiée par le fait que ce vecteur de probabilité correspond également à un vecteur propre de \mathbf{M}_{dt} . Il s'agit du vecteur propre à gauche associé à la valeur propre 1 et normé \mathbf{V}_1 , égalité donnée à l'équation (3.1.17).

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Q}_0 \mathbf{M}_{dt}^n = \mathbf{Q}_{eq} = \mathbf{V}_1 \quad (3.1.17)$$

Le vecteur \mathbf{V}_1 est très informatif, il nous donne à l'équilibre les probabilités associées à l'ensemble des 2^n états possibles de la communauté sur l'île. C'est ce vecteur que nous exploiterons pour comprendre les relations que peuvent entretenir interactions et environnement dans un contexte de biogéographie des îles.

3.2 Chapitre 2 : Approche évolutive de la théorie trophique de la biogéographie

Dans ce second chapitre, nous souhaitons développer une version plus mécaniste du modèle de la TIB s'intéressant aux seules interactions trophiques. Nous commençons par introduire une dynamique de population explicite à l'aide d'une formulation stochastique du modèle de Lotka-Volterra à laquelle nous ajoutons des phénomènes de colonisation. Nous ajoutons ensuite trois traits fonctionnels, pour inférer la structure du réseau. Puis nous ajoutons un lien explicite entre environnement et la dynamique grâce à deux nouveaux traits fonctionnels. Enfin, l'espace engendré par ces cinq traits est utilisé pour construire le processus de spéciation.

3.2.1 Lotka-Volterra généralisé en processus de mort et de naissance avec immigration

Le modèle de Lotka-Volterra est un modèle fondamental en dynamique des populations. Soit n espèces, posons N_i , $i \in \mathbb{N}_n$ la population associée à l'espèce i . Le taux de croissance de base de l'espèce i est donné par β_i . Posons également la matrice de communauté \mathbf{A} et ses coefficients, $\alpha_{i,j}$ décrivant l'impact démographique directe qu'exerce l'espèce j sur l'espèce i . Une version simple et générale du modèle peut être écrite sous la forme suivante :

$$\frac{dN_i}{dt} = \left(\beta_i + \sum_{j=1}^n \alpha_{i,j} N_j \right) N_i \quad (3.2.1)$$

Nous pouvons écrire une version stochastique du modèle précédent [71]. Pour cela, nous devons simplement distinguer les termes qui augmentent les probabilités de naissance et ceux qui favorisent la perte d'un individu. Ainsi, nous distinguons les coefficients β_i et $\alpha_{i,j}$ selon leur signe. Nous considérons ensuite que la dynamique est celle d'une population sur une île, qui peut être colonisée par des espèces du continent (pool régional, P). Le taux de colonisation d'une espèce i est noté c_i .

$$P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = 1 | N_{i,t}) = \left(\left((\beta_i > 0) \beta_i + \sum_{j/\alpha_{j,i} > 0} \alpha_{i,j} N_j \right) N_i + c_i \right) dt + o(dt) \quad (3.2.2)$$

$$P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = -1 | N_{i,t}) = \left((\beta_i < 0) \beta_i + \sum_{j/\alpha_{j,i} < 0} \alpha_{i,j} N_j \right) N_i dt + o(dt) \quad (3.2.3)$$

$$P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = 0 | N_{i,t}) = 1 - P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = 1 | N_{i,t}) - P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = -1 | N_{i,t}) + o(dt) \quad (3.2.4)$$

$$P(|N_{i,t+dt} - N_{i,t}| > 1 | N_{i,t}) = o(dt) \quad (3.2.5)$$

Il y a plusieurs avantages à cette formulation. Le premier est la cohérence avec le statut des espèces : les espèces qui ne possèdent pas un taux de naissance positif en l'absence d'interactions ne peuvent être les premières à coloniser l'île avec succès. De plus, nous pouvons nous passer de la considération explicite des phénomènes d'extinction : les extinctions sont le résultat de la dynamique des populations sur l'île. Un exemple de dynamique d'un tel modèle est donné à la figure 2.

3.2.2 Inférence du réseau par la masse corporelle

Nous décidons de construire le réseau à partir de la masse corporelle selon la méthode donnée par Guill et Drossel [62]. La matrice \mathbf{A} est alors construite à partir du modèle de niche [60]. La masse

corporelle est alors le premier trait à considérer pour l'ensemble des espèces \mathbf{T}_1 dont les valeurs pour les différentes espèces seront notées $\tau_{1,i}$. Deux traits sont ensuite utilisés pour déterminer les interactions. \mathbf{T}_2 permet de définir le centre du régime alimentaire des espèces et \mathbf{T}_3 en détermine sa largeur [62]. L'intervalle du régime alimentaire pour une espèce i considérée est donné par $\tau_{1,i}\tau_{2,i} \pm \tau_{1,i}\tau_{2,i}\tau_{3,i}$. Enfin, on postule que les producteurs primaires ne peuvent être prédateurs, seulement des proies. A ce stade, la matrice \mathbf{A} décrit seulement les interactions existantes.

Un problème majeur est de savoir comment les forces d'interaction sont distribuées. Ce point est d'autant plus important que ces forces régissent la dynamique des populations. A la suite de Yodzis et Innes 1992, nous pouvons considérer des relations allométriques entre les différents paramètres de notre modèle [75]. Ainsi \mathbf{T}_1 déterminera les taux de croissance par unité de biomasse des producteurs primaires sous la forme $\beta_i = a_1\tau_{1,i}^{-0.25}$. De même, pour les prédateurs le taux de mort peut être représenté par les besoins en respiration par unité de biomasse : $\beta_i = -a_2\tau_{1,i}^{-0.25}$ qui doivent être couverts par l'ingestion : $\sum_{j \neq i}^n \alpha_{i,j}\tau_{1,j}N_j = a_3\tau_{1,i}^{-0.25}$ pour parvenir à une croissance. On suppose alors que l'effort d'ingestion est partagé entre les différentes proies en fonction de leurs abondances relatives.

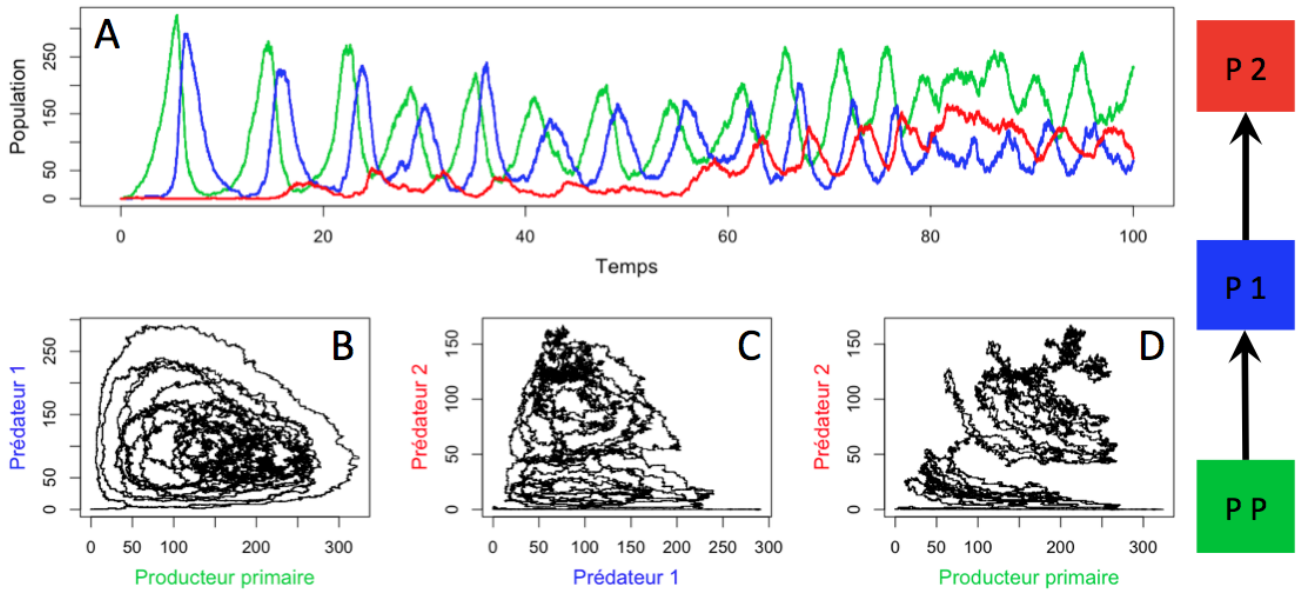


FIGURE 2 – **Modèle de Lotka-Volterra en processus de mort et de naissance avec immigration.** Le modèle est simulé pour le réseau décrit à la droite du tableau. Le démarrage de la dynamique cyclique ne peut se faire qu'à partir d'une colonisation du producteur primaire (A). Les espaces des phases sont représentés pour les trois couples d'espèces (B,C,D).

3.2.3 Lien avec l'environnement abiotique

La place de l'environnement est centrale car il définit un grand nombre de conditions contraignant la croissance des organismes notamment celles des producteurs primaires, il évolue dans le temps et donc change les conditions et peut ainsi modifier la pression de sélection. L'environnement abiotique est représenté par p variables environnementales $\mathbf{W} = (\mathbf{W}_1, \mathbf{W}_2, \dots, \mathbf{W}_p)$. Pour ajouter le lien entre l'environnement et les espèces dans notre modèle, nous utilisons deux nouveaux traits fonctionnels : \mathbf{T}_4 et \mathbf{T}_5 . \mathbf{T}_4 correspond à l'optimum environnemental, \mathbf{T}_5 mesure l'étendu du gradient dans laquelle l'espèce peut survivre. L'action de l'environnement sur la dynamique de population insulaire est alors obtenue en modifiant la valeur des coefficients a_1 et a_3 des taux décrits au paragraphe précédent qui dépendent alors de l'environnement et de l'espèce i considérés.

$$a_{k,i}(w) = a_{k,max} \exp \left(- \left(\frac{w - \tau_{4,i}}{\tau_{5,i}} \right)^2 \right) \quad (3.2.6)$$

(k représente indifféremment 1 ou 3)

3.2.4 Processus évolutifs

Pour ajouter les processus évolutifs dans notre modèle, nous permettons aux traits fonctionnels de changer progressivement de valeurs. Pour cela, à chaque nouvel événement de naissance, une mutation sur chacun des traits est possible. Cette possibilité est quantifiée par un taux de mutation μ . Pour ne pas multiplier les paramètres du modèle, ce taux est constant pour l'ensemble des espèces et des traits considérés. Lors d'une mutation, la valeur du trait est légèrement modifiée par une quantité ε (éventuellement aléatoire). La probabilité que le trait j de l'espèce i soit modifié entre t et $t + dt$ est alors :

$$P(\tau_{j,i,t+dt} - \tau_{j,i,t} = \varepsilon | \tau_{j,i,t}) = \mu P(N_{i,t+dt} - N_{i,t} = 1 | N_{i,t}) \quad (3.2.7)$$

Les cinq traits fonctionnels utilisés définissent un espace fonctionnel que l'on suppose euclidien. En suivant la règle précédente, les traits se meuvent dans cet espace. Pour chaque population, nous gardons la valeur originale des traits de la première population qui a colonisé l'île et nous notons $\tau_{j,i}^*$ ce trait ancestral. On établit alors la règle de spéciation suivante : si la distance euclidienne entre les traits de la population sur l'île et ceux de la population ancestrale sont éloignés d'une distance supérieur à δ , alors l'espèce sur l'île devient une espèce endémique. Ainsi, nous pouvons écrire qu'il

il y a un événement de spéciation à partir de l'espèce i à l'instant $t + dt$ si :

$$\sum_{j=1}^5 (\tau_{j,i,t+dt} - \tau_{j,i}^*)^2 > \delta^2 \quad \text{et} \quad \sum_{j=1}^5 (\tau_{j,i,t} - \tau_{j,i}^*)^2 < \delta^2$$

La nouvelle espèce i peut alors migrer (avec une probabilité c_i) vers le continent pour enrichir le pool d'espèce régional P , elle n'est alors plus endémique. Nous considérons seulement de la spéciation allopatrique, la spéciation in situ pourrait être envisagée en considérant du polymorphisme, mais cela nous amène à une approche individu centré que nous ne souhaitons aborder dans le cadre de la thèse.

3.3 Chapitre 3 : Inférence de la présence d'espèces en interaction

Dans ce dernier chapitre, nous proposons un cadre cohérent pour aborder la distribution des espèces en interaction. Pour cela, nous proposons de définir la niche fondamentale et la niche réalisée en terme de probabilité et d'explicitier le lien entre les deux niches. Nous cherchons ensuite à savoir comment les interactions peuvent s'exprimer dans les données de présence et d'absence.

3.3.1 Cadre de travail pour deux espèces qui n'interagissent pas

Nous partons de l'approche classique des MDE : la probabilité de présence des espèces est expliquée par des variables de l'environnement abiotique (comme la température et les précipitations). Nous notons \mathbf{W} l'environnement abiotique considéré. Cet environnement est, comme précédemment, formé par un ensemble de p variables environnementales $\mathbf{W} = (\mathbf{W}_1, \mathbf{W}_2, \dots, \mathbf{W}_3)$. Nous exprimons ici la niche fondamentale comme la probabilité conditionnelle de présence d'une espèce donnée dans un environnement w (une réalisation de \mathbf{W}). Dans un premier temps, nous considérons deux espèces indépendantes X_1 et X_2 .

$$f_{X_1}(w) = P(X_1 = 1|w) \tag{3.3.1}$$

$$f_{X_2}(w) = P(X_2 = 1|w) \tag{3.3.2}$$

Nous pouvons alors exprimer leur niche conjointe, cette niche représente la probabilité que les deux espèces cooccurrent dans un environnement w . De même, nous pouvons exprimer la niche de l'espèce 1 privée de l'espèce 2, c'est-à-dire la probabilité que A soit présente et B absente. Les espèces

étant indépendantes, nous avons :

$$f_{X_1 X_2}(w) = P(X_1 = 1 \cap X_2 = 1 | w) = f_{X_1}(w) f_{X_2}(w) \quad (3.3.3)$$

$$f_{X_1 \overline{X_2}}(w) = P(X_1 = 1 \cap X_2 = 0 | w) = f_{X_1}(w)(1 - f_{X_2}(w)) \quad (3.3.4)$$

Nous pouvons faire ici une hypothèse moins restrictive que la précédente qui nous aidera dans le paragraphe suivant. Nous pouvons considérer que les espèces interagissent, mais que le lien ne s'exerce pas. Nous noterons les liens qui existent entre espèces par la quantité ϵ suivi des indices qui leur correspondent. Ainsi, $\epsilon_{2,1}$ désigne l'effet que X_1 exerce sur la présence de X_2 . Ainsi, nous décrivons les niches conjointes fondamentales comme la probabilité que les deux espèces cooccurrent en postulant que l'interaction n'est pas réalisée.

$$f_{X_1 X_2}(w) = P(X_1 = 1 \cap X_2 = 1 | w \cap \overline{\epsilon_{1,2}}(w)) \quad (3.3.5)$$

$$f_{X_2 X_1}(w) = P(X_2 = 1 \cap X_1 = 1 | w \cap \overline{\epsilon_{2,1}}(w)) \quad (3.3.6)$$

Les deux probabilités conditionnelles ((3.3.5) et (3.3.6)) ci-dessus sont égales. Néanmoins, leur probabilité de cooccurrence peut résulter d'effet dissymétriques qu'exercent les espèces l'une sur l'autre. Ceci met en exergue 1- la nécessité de considérer les ϵ comme non symétriques et 2- considérer que l'effet n'est valable que pour une valeur donnée de l'environnement w . Les ϵ sont ainsi des fonctions de l'environnement w .

3.3.2 Situation d'interdépendance des espèces

Nous relâchons l'hypothèse selon laquelle le lien n'est pas réalisé. Sous cette condition, nous avons une mesure de la niche fondamentale modifiée en accord avec les ϵ . Nous avons donc une expression de la niche réalisée que nous notons r et nous avons également une expression des niches conjointes réalisées.

$$r_{X_1}(w) = P(X_1 = 1 | w \cap \epsilon_{1,2}(w)) \quad (3.3.7)$$

$$r_{X_2}(w) = P(X_2 = 1 | w \cap \epsilon_{2,1}(w)) \quad (3.3.8)$$

$$r_{X_1 X_2}(w) = P(X_1 = 1 \cap X_2 = 1 | w \cap \epsilon_{1,2}(w)) \quad (3.3.9)$$

$$r_{X_1 \overline{X_2}}(w) = P(X_1 = 1 \cap X_2 = 0 | w \cap \epsilon_{1,2}(w)) \quad (3.3.10)$$

Nous cherchons maintenant à quantifier l'impact d'une espèce sur l'autre. Dans un premier temps, nous pouvons écrire que les coefficients ϵ sont les différences de probabilité de présence induites par

l'interaction.

$$\varepsilon_{1,2}(w) = r_{X_1}(w) - f_{X_1}(w) \quad (3.3.11)$$

$$\varepsilon_{2,1}(w) = r_{X_2}(w) - f_{X_2}(w) \quad (3.3.12)$$

Les coefficients ε expriment alors directement par des valeurs comprises entre -1 et 1 l'impact d'une espèce sur l'autre. Seulement pour cela, nous devons connaître la niche fondamentale des espèces. Les données de présences et d'absences seules ne sont alors pas suffisantes. Pour approcher l'impact réelle d'une espèce sur une autre, nous allons changer notre perception des coefficients ε . Nous essayons alors, non pas de quantifier l'effet réel d'une espèce sur l'autre, mais l'effet que nous pouvons capturer dans les données qui sont l'expression de la niche réalisée. Pour cela nous comparons les différences de cooccurrences. Nous pouvons écrire la probabilité de présence de l'espèce 1 comme la somme suivante :

$$r_{X_1}(w) = r_{X_1 X_2}(w) + r_{X_1 \bar{X}_2}(w) \quad (3.3.13)$$

Il s'agit simplement de la réunion de la présence simultanée des espèces 1 et 2 : $X_1 \cap X_2$ et de la présence seule de 1 : $X_1 \cap \bar{X}_2$. En utilisant les probabilités conditionnelles, nous écrivons :

$$\begin{aligned} r_{X_1}(w) &= P(X_1 = 1 | X_2 = 1 \cap w \cap \varepsilon_{1,2}(w)) r_{X_2}(w) \\ &\quad + P(X_1 = 1 | X_2 = 0 \cap w \cap \varepsilon_{1,2}(w)) (1 - r_{X_2}(w)) \end{aligned} \quad (3.3.14)$$

Ici, nous posons les coefficients ε comme représentant la différence qu'il existe entre les probabilités conditionnelles de présence de la première espèce en présence ou en absence de la seconde espèce. Nous posons alors :

$$\varepsilon_{1,2}(w) = P(X_1 = 1 | X_2 = 1 \cap w \cap \varepsilon_{1,2}(w)) - P(X_1 = 1 | X_2 = 0 \cap w \cap \varepsilon_{1,2}(w)) \quad (3.3.15)$$

Par définition des probabilités conditionnelles, nous pouvons écrire :

$$\varepsilon_{1,2}(w) = \frac{r_{X_1 X_2}(w)}{r_{X_2}(w)} - \frac{r_{X_1 \bar{X}_2}(w)}{r_{\bar{X}_2}(w)} \quad (3.3.16)$$

En utilisant (3.3.14), (3.3.15) et (3.3.16) nous obtenons :

$$\varepsilon_{1,2}(w) = \frac{r_{X_1}(w)}{r_{X_2}(w)} - \frac{r_{X_1 \bar{X}_2}(w)}{r_{X_2}(w)(1 - r_{X_2}(w))} \quad (3.3.17)$$

Cet indice est une mesure de l'indépendance des espèces fondée sur la différence de deux probabilités conditionnelles (3.3.16) le long d'un gradient environnemental. Si les deux probabilités sont proches, le signal de l'interaction est nul. Si la présence de l'espèce 2 affecte négativement la présence de 1, la présence de 1 sachant 2 absente est supérieur à la valeur de la présence globale de 1, en conséquence le signal $\epsilon_{1,2}$ est négatif. Si deux espèces sont toujours ensemble, alors les valeurs des signaux sont respectivement : $\frac{r_{X_1}}{r_{X_2}}$. Nous pensons que les prédictions de la biodiversité de demain doivent tenir compte des ϵ dans l'évaluation des risques d'extinction. Ainsi, si une espèce est fortement exclue par une autre pour une certaine partie de sa niche réalisée et si cette partie de la niche sera plus représentée demain, son risque d'extinction est accru. Par ailleurs, le cadre développé précédemment peut être facilement étendu à plusieurs espèces. Par exemple, si nous comptons maintenant trois espèces, l'effet conjoint de 2 et 3 sur l'espèce 1 est donné par :

$$\epsilon_{1,(2,3)}(w) = \frac{r_{X_1}(w)}{r_{X_2X_3}(w)} - \frac{r_{X_1\overline{X_2X_3}}(w)}{r_{X_2X_3}(w)(1 - r_{X_2X_3}(w))} \quad (3.3.18)$$

Et nous pouvons également envisager l'effet de l'espèce 3 sur le couple d'espèces $\{1, 2\}$.

$$\epsilon_{(1,2),3}(w) = \frac{r_{X_1X_2}(w)}{r_{X_3}(w)} - \frac{r_{X_1X_2\overline{X_3}}(w)}{r_{X_3}(w)(1 - r_{X_3}(w))} \quad (3.3.19)$$

Malgré la simplicité de l'indice développé, différentes étapes sont à respecter avant de le rendre opérationnel. La première consiste à travailler sur le domaine d'application de l'indice. L'indice est dépendant des estimations des différentes niches et lorsque nous divisons le jeu de données en différentes parties (par exemple en prenant les données avec l'une des deux espèces uniquement), nous prenons le risque d'avoir trop peu de données pour que les estimations de niches soient de qualité. Ce problème pourrait notamment nous empêcher de travailler sur un grand nombre d'espèces. Dans la suite du travail, il sera nécessaire d'analyser des données assez larges pour attester de la pertinence des signaux détectés au regard de la biologie des espèces considérées.

Budget

Dépenses	Source de Financement	Montant
Quotidiennes	Bourse doctorale ministérielle	26,000\$/année
Ordinateur	Subvention CRSNG* découverte	2,000\$
Aller-Retour Montpellier/Rimouski		2,000\$/année
Frais de publication		2,000\$/article
Complément de bourse		4,000\$/année
Stage dans un laboratoire extérieur	Subvention CSBQ**	4000\$
Participation au congrès scientifique		4000\$/congrès

*Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada ** Centre de la Science de la Biodiversité

Calendrier

Année	Période	Activité	Lieu
2012	Novembre	Revue de Littérature, définition du projet	UM2*
	Décembre	Revue de Littérature, définition du projet	UQAR**
2013	Janvier-Mai	Enseignements	UM2
	Janvier-Juillet	Modèle 1 et début de rédaction du premier article	UM2
	Septembre	Présentation du proposé de recherche	UQAR
	Juillet-Décembre	Fin de rédaction de l'article 1, écriture du modèle 2	UQAR
2014	Janvier-Mai	Enseignements	UM2
	Juillet-Décembre	Rédaction article 2, travail sur l'inférence	UQAR
	Août	Examen de synthèse	UQAR
2015	Janvier-Mai	Enseignements	UM2
	Janvier-Juillet	Rédaction Article 3	UM2
	Juillet-Octobre	Rédaction de la thèse	UQAR
	Novembre	Soutenance de thèse	UM2

*Université Montpellier 2 ** Université du Québec à Rimouski

Références

- [1] MacArthur RH, Wilson EO (1967) *Theory of Island Biogeography*, Princeton Landmarks in Biology (Princeton University Press, Princeton) Vol. 1, p 203.
- [2] Whittaker RJ, et al. (2005) Conservation Biogeography : assessment and prospect. *Diversity and Distribution* 11 :3–23.
- [3] Beck J, et al. (2012) What's on the horizon for macroecology ? *Ecography* 35 :001–011.
- [4] Thuiller W, et al. (2013) A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters* 16 :94–105.
- [5] Kearney M, Porter WP (2004) Mapping the fundamental niche : physiology, climate and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85 :3119–3131.
- [6] Rosindell J, Phillimore AB (2011) A unified model of island biogeography sheds light on the zone of radiation. *Ecology letters* 14 :552–60.
- [7] Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 :637–669.
- [8] Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O (2010) Biodiversity and Climate Change : Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Te Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41 :321–350.
- [9] Guisan A, Rahbek C (2011) SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography* 38 :1433–1444.
- [10] Gravel D, Massol F, Canard E, Mouillot D, Mouquet N (2011) Trophic theory of island biogeography. *Ecology letters* 14 :1010–6.
- [11] Ryberg Wa, Chase JM (2007) Predator-dependent species-area relationships. *The American naturalist* 170 :636–42.
- [12] Cook WM, Lane KT, Foster BL, Holt RD (2002) Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5 :619–623.
- [13] Ricklefs RE (1987) Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science (New York, N.Y.)* 235 :167–71.

- [14] Leibold MA, et al. (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7 :601–613.
- [15] Lomolino M (2000) Ecology’s most general, yet protean pattern : the species area relationship. *Journal of Biogeography* 27 :17–26.
- [16] May R (1988) How Many Species Are There on Earth ? *Science* 241 :1441–1449.
- [17] Neigel J (2003) Species-area relationships and marine conservation. *Ecological Applications* 13 :138–145.
- [18] Desmet P, Cowling R (2004) Using the species-area relationship to set baseline targets for conservation. *Ecology And Society* 9 :1–39.
- [19] He F, Hubbell SP (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473 :368–71.
- [20] MacArthur RH (1984) *Geographical Ecology : Patterns in the Distribution of Species* (Princeton University Press), p 269.
- [21] Breshears DD, Nyhan JW, Heil CE, Wilcox BP (1998) Effects of Woody Plants on Microclimate in a Semiarid Woodland : Soil Temperature and Evaporation in Canopy and Intercanopy Patches. *International Journal of Plant Sciences* 159 :1010–1017.
- [22] Peterson AT, Soberon J, Pearson RG, Martinez-Meyer E (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions* (Princeton University Press) Vol. 2011, p 314.
- [23] Holt RD (2009) in *The Theory of Island Biogeography Revisited*, eds Losos JB, Ricklefs RE (Princeton University Press), pp 143–185.
- [24] Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches* (University of Chicago Press), p 212.
- [25] Engelbrecht BMJ, et al. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447 :80–2.
- [26] Thomas CD, et al. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427 :145–8.
- [27] Thuiller W, et al. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature* 470 :531–4.
- [28] Godsoe W, Harmon LJ (2012) How do species interactions affect species distribution models ? *Ecography* 35 :811–820.

- [29] Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483 :205–208.
- [30] Kéfi S, et al. (2012) More than a meal...integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters* 15 :291–300.
- [31] Solé RV, Bascompte J (2006) *Self-Organization in Complex Ecosystems*, Monographs in Population Biology (Princeton University Press), p 373.
- [32] Pascual M, Dunne JA (2006) *Ecological Networks : Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (Oxford University Press), p 386.
- [33] Bender EA, Case TJ, Gilpin ME (1984) Perturbation Experiments in Community Ecology : Theory and Practice. *Ecology* 65 :1–13.
- [34] Montoya JM, Woodward G, Emmerson MC, Solé RV (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90 :2426–33.
- [35] Levin SA (1974) Dispersion and population interactions. *The American Naturalist* 108 :207–228.
- [36] Holt RD, Barfield M (2009) Trophic interactions and range limits : the diverse roles of predation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 276 :1435–42.
- [37] Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391 :783–6.
- [38] Gotelli NJ, Graves GR, Rahbek C (2010) Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 :5030–5.
- [39] Kissling WD, et al. (2011) Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography* pp 1–16.
- [40] Jabot F, Bascompte J (2012) Bitrophic interactions shape biodiversity in space. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109 :4521–6.
- [41] Poisot T, et al. (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology letters* 15 :1353–61.
- [42] Defosse E, et al. (2011) Do interactions between plant and soil biota change with elevation ? A study on *Fagus sylvatica*. *Biology letters* 7 :699–701.

- [43] Brooker RW (2006) Plant-plant interactions and environmental change. *The New phytologist* 171 :271–84.
- [44] Canham CD, et al. (2006) Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America* 16 :540–54.
- [45] Araújo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16 :743–753.
- [46] Martínez I, González-Taboada F, Wiegand T, Camarero JJ, Gutiérrez E (2012) Dispersal limitation and spatial scale affect model based projections of *Pinus uncinata* response to climate change in the Pyrenees. *Global Change Biology* 18 :1714–1724.
- [47] Tingley MW, Monahan WB, Beissinger SR, Moritz C (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 Suppl :19637–43.
- [48] Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 :415–436.
- [49] Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills Ja, Merilä J (2008) Climate change and evolution : disentangling environmental and genetic responses. *Molecular ecology* 17 :167–78.
- [50] Post DM, Palkovacs EP (2009) Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology : interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 364 :1629–40.
- [51] Yoshida T, Jones LE, Ellner SP, Fussmann GF, Hairston NG (2003) Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424 :303–6.
- [52] Grant PR, Grant BR (2006) Evolution of character displacement in Darwin’s finches. *Science (New York, N.Y.)* 313 :224–6.
- [53] McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21 :178–85.
- [54] Albouy C, et al. (2011) Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits : statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series* 436 :17–28.

- [55] Litchman E, Klausmeier Ca (2008) Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39 :615–639.
- [56] Edwards KF, Litchman E, Klausmeier Ca (2013) Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. *Ecology letters* 16 :56–63.
- [57] Mouillot D, et al. (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS biology* 11 :e1001569.
- [58] Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85 :1771–1789.
- [59] Price Ca, et al. (2012) Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology letters* 15 :1465–74.
- [60] Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404 :180–3.
- [61] Gravel D, Albouy C, Velez L, Mouillot D (2013) Inferring food web structure from predator – prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution* in press.
- [62] Guill C, Drossel B (2008) Emergence of complexity in evolving niche-model food webs. *Journal of theoretical biology* 251 :108–20.
- [63] Loeuille N, Loreau M (2005) Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 :5761–6.
- [64] Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution : offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8 :993–1009.
- [65] Elith J, Leathwick JR (2009) Species Distribution Models : Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 :677–697.
- [66] Gotelli NJ, et al. (2009) Patterns and causes of species richness : a general simulation model for macroecology. *Ecology letters* 12 :873–86.
- [67] Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species : are bioclimate envelope models useful ? *Global Ecology and Biogeography* 12 :361–371.
- [68] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters* 15 :365–377.

- [69] Araújo MB, Rozenfeld A, Rahbek C, Marquet Pa (2011) Using species co-occurrence networks to assess the impacts of climate change. *Ecography* 34 :897–908.
- [70] Lomolino M (2000) A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9 :1–6.
- [71] Getz W (1976) Stochastic equivalents of the linear and Lotka-Volterra systems of equations—a general birth-and-death process formulation. *Mathematical Biosciences* 257 :235–257.
- [72] Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 :17012–7.
- [73] Peterson aT (2003) Predicting the geography of species’ invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly review of biology* 78 :419–33.
- [74] Kemeny JG, Snell JL (1960) *Finite markov chains* (Springer-Verlag, Princeton) Vol. 40, Springer edition, p 210.
- [75] Yodzis P, Innes S (1992) Body Size and Consumer-resource Dynamics. *American Naturalist* 139 :1151–1175.