

Des îles et des espèces

En suivant Wallace,

Dans l'introduction de son livre "Island Life" paru en 1881, le célèbre naturaliste Alfred Russel Wallace nous rapporte deux faits étonnants qui justifient pleinement l'examen attentif de la répartition géographique des espèces (Wallace, 1881). Premièrement, la biogéographie montre avec des exemples multiples que l'éloignement de deux régions du monde n'est pas suffisant pour conclure quand à l'éloignement de leur composition faunistique et floristique. Ainsi, comparer les groupes d'oiseaux de l'île japonaise d'Hokkaido avec ceux de l'Angleterre, pourtant séparés par des milliers de kilomètres, révèle une proximité des paysages ornithologiques bien supérieure à celle constatée entre les îles indonésiennes de Bali et de Lombok distantes de quelques dizaines de kilomètres seulement. Deuxièmement, en s'appuyant sur les différences des faunes brésiliennes et africaines sous des latitudes similaires, Wallace souligne la faiblesse du pouvoir prédictif des variables climatiques pour décrire les compositions fauniques. Par la mise en évidence de ces deux éléments, Wallace souligne le besoin de croiser les informations des distributions à la lumière d'une analyse taxonomique. Dans le cadre de la théorie de l'évolution¹, encore toute jeune en 1881, cette analyse taxonomique est en fait une analyse historique. Wallace affirme ainsi que la compréhension d'un problème spatial, celui des aires de répartition de groupes d'espèces proches, n'est possible que par une compréhension temporelle, celle de l'histoire des espèces, cette idée est clairement énoncée dans la même introduction :

« Many years study of this class of subjects has convinced me that there is no short and easy method of dealing with them; because they are, in their very nature, the visible outcome and residual product of the whole past history of the earth. »

Tout au long de son livre, Wallace démontre que la connaissance à l'échelle mondiale de la distribution des êtres vivants à travers le monde permet de relier les différentes îles aux grands ensembles régionaux biologiques (que nous appelons aujourd'hui écozones) et que ces groupes sont aussi reliés par des liens historiques dont la taxonomie révèle les traces. Ce travail de caractérisation d'ensemble géographique conduit Wallace, dans un article de 1860 (Wallace, 1860), à tracer la ligne séparant l'écozone indomalaise de l'écozone australienne (qui sépare notamment Bali et Lombok citées plus haut) qui porte encore aujourd'hui son nom. L'éclaircissement de la géographie par l'histoire est saisissant et les exemples de Wallace sont autant de poids donnés à la théorie de l'évolution. Le discours de Wallace porte sur des processus à des échelles spatiales et temporelles très grandes,² et bien que l'éclaircissement substantiel des répartitions géographiques des êtres vivants par l'évolution, cette explication se double d'un obstacle épistémologique important : si l'explication ultime de la présence d'une espèce en un point donné est le produit d'une série de contingences historiques, sur quoi bâtir une théorie de la biogéographie ? Ce n'est qu'au XX^e siècle que des réponses convaincantes émergeront avec la fructueuse rencontre du mathématicien et biologiste Robert Helmer MacArthur et du myrmécologue Edward Osborne

¹ Wallace a publié en 1858 un article *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type* qui témoigne très clairement que ses idées sur les variations temporelles des espèces étaient très proches de celle de Charles Robert Darwin à qui il avait d'ailleurs envoyé le manuscrit (Wallace, 1858).

² L'âge de la terre est très débattu à l'époque bien que de nombreux s'accordent que les 6000 ans bibliques sont insuffisants, Wallace avance, audacieusement, l'âge de 500 millions d'années.

Wilson.³

En suivant MacArthur et Wilson

La collaboration de ces deux jeunes biologistes a mené à la formulation d'une théorie de la biogéographie insulaire publiée en 1967 sur laquelle je reviendrai abondamment tout au long de mon introduction (MacArthur and Wilson, 1967) puisqu'elle est un des piliers de ma thèse. Leur démarche a été de collecter un grand nombre de données sur différents groupes d'espèces sur des îles dispersées un peu partout dans le monde et pour essayer de mettre une cohérence à travers ces faits avec un cadre théorique puissant. Comme indiqué au dernier chapitre de leur livre de 1967, ces auteurs souhaitent voir la biogéographie entrer dans une nouvelle phase :

« Biogeography has long remained in a natural history phase, accumulating information about the distribution of species and higher taxa and the taxonomic composition of biotas. Interpretative reasoning has been largely directed to the solution of special problems connected with the histories of individual taxa and biotas. Without doubt this descriptive activity will continue to be of fundamental importance to the science, one of the most physically adventurous of all scientific enterprises and, in the richness of the detail it unfolds, esthetically pleasing. But biogeography is also in a position to enter an equally interesting experimental and theoretical phase. »

MacArthur et Wilson affirment que l'étude de la distribution des espèces doit sortir du royaume des contingences pour devenir un objet de science au sens d'être manipulé aussi bien expérimentalement que par l'abstraction mathématique. La validation expérimentale de la théorie a été menée par Wilson et son étudiant au doctorat de l'époque, devenu depuis le grand écologue Daniel Simberloff, avec une expérience de défaunation de six petits îlots de mangrove dans la Baie de Floride (Simberloff and Wilson, 1969). Le travail d'abstraction mathématique a été conduit par MacArthur dans le livre de 1967 et prolongé dans les annexes de son livre de 1972 (MacArthur, 1972). Leurs efforts conjugués ont donné le jour à une vision puissante de la biogéographie dans laquelle la richesse spécifique d'une île donnée est le résultat de deux processus opposés : un processus de colonisation qui augmente le nombre d'espèces sur l'île et un processus d'extinction qui le diminue. En reliant ces processus aux propriétés physiques de l'île (aire et isolation) et en interprétant la richesse spécifique des îles en terme d'équilibre entre ces deux processus, les auteurs parviennent à expliquer de manière convaincante les relations observées entre richesse spécifique, taille de l'île et isolement (je reviens amplement sur cette théorie dans le troisième temps de cette introduction).

Le paradigme donné par les auteurs est un legs qui a eu un impact considérable sur le développement théorique en écologie (Warren et al., 2015). Au cœur de la réussite du modèle, il y a la volonté de mettre l'espèce au cœur de la biogéographie de ne pas simplement parler de grands ensembles régionaux et d'en discuter l'histoire mais aussi de comprendre les mécanismes biologiques plus fins qui sont le moteur essentiel de la variation dans la distribution des espèces. Tout l'intérêt de leur *biogéographie de l'espèce* (terme donné à l'avant-dernière phrase de leur livre de 1967)

³ Cet actuel professeur émérite à l'université d'Harvard est reconnu pour ses apports en biologie et en sociologie, il est l'auteur de 32 livres mais c'est pour son immense connaissance des fourmis que j'ai choisi l'adjectif de myrmécologue.

est dans l'affirmation qu'il faut regarder les contraintes conjointe de l'évolution (qui met un certain nombre de groupes taxonomiques en présence) et du contexte écologique qui régit les conditions d'extinction. Cette intrication de l'écologie et de l'évolution est bien inscrite dans la pensée de MacArthur et Wilson même si la puissance de leur vision réside dans le fait de les occulter en partie.

Près de 50 ans après la parution de leur livre, une des clés en biologie semble être la compréhension des rétroactions de l'écologie et de l'évolution dans les variations spatiales et temporelles de la biodiversité. On peut reprendre les trois aphorismes cités par Schoener (2011a) :

« Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. » (Dobzhansky, 1964)

« This was supplanted half a century later by (2): Nothing in evolutionary biology makes sense except in the light of ecology. » (Grant and Grant, 2008)

« Nothing in evolution or ecology makes sense except in the light of the other. » (Pelletier, 2009)

Au sein de la communauté, l'idée qu'il est difficile d'isoler les deux disciplines et cela indépendamment de l'échelle considérée semble gagner du terrain. Un parallèle avec les sciences humaines me semble possible : l'écologie serait à la biologie ce que la géographie est aux sciences humaines et aussi que l'évolution serait à la biologie ce que l'histoire est aux sciences humaines. Nous pouvons bien sûr étudier l'une sans l'autre, mais le dialogue entre les deux disciplines est indispensable sinon elles avancent en faisant des hypothèses fortes sur l'autre et qui finiront éventuellement par nuire à la compréhension. Ainsi supposé que les ressorts de la variation sont purement des mécanismes écologiques alors que dans certains systèmes la variation allélique peut affecter rapidement et fortement la démographie est problématique (Pelletier et al., 2007). Néanmoins chaque discipline a des connaissances à apporter pour nourrir ce dialogue et la Biogéographie est le champ qui tente de comprendre l'information enfermée dans les distributions d'espèces.

Quelles informations renferment les distributions d'espèces?

Cette question est non seulement une invitation à découvrir les raisons de la présence de tel ou tel organisme en un lieu donné du globe, mais elle suggère aussi que certaines informations ne sont pas obtenues par l'analyse de répartition géographique des espèces. Les grands auteurs mentionnés dans les paragraphes précédents y ont apporté des éléments de réponse essentiels : Wallace a montré que la distribution reflétait en partie les liens de parenté entre les espèces, quant à MacArthur et Wilson, ils ont suggéré que ces distributions étaient le résultat de processus écologiques dynamiques. Examiner les aires de répartition, relever les variations spatiales et temporelles, mais aussi détailler la géométrie exacte au regard de variables abiotiques ou à la lumière de la géométrie d'autres espèces est une clé pour apprécier les mécanismes sous-jacents.

Dans son ouvrage de 1972, MacArthur se livre à un examen approfondi du sujet en examinant des aires de répartition au regard des variables climatiques mais aussi les variations temporelles ou encore les relations qu'il existe entre les distributions d'espèce en compétition. Il propose un cadre mathématique pour comprendre l'impact de la prédation et

de la compétition sur lequel repose un principe de ségrégation spatiale d'espèce en compétition : deux compétiteurs ne peuvent pas co-occure (être trouver au même endroit) sauf éventuellement sur zone très restreinte de leur distribution (MacArthur, 1972). Toujours dans ce même ouvrage, MacArthur évoque la distribution en damier (*checkerboard*) que peuvent générer des espèces en compétition. Ce type de distribution sera approfondie et quantifiée par Jared Diamond (Diamond, 1975) dont les travaux déclencheront un débat important sur la détermination de modèle nul de co-occurrence (Connor and Simberloff, 1979).

L'analyse des distributions d'espèce est riche quand l'analyse a de multiple approche. Bien entendu dans un premier temps, l'examen sur de multiple aires de répartition est un premier pas pour y déceler des phénomènes répétés nécessaires à l'élaboration des théories (MacArthur, 1972). C'est aussi dans l'examen des variations spatiales et temporelles que les informations abondent car si ces variations sont par exemple reflétées dans les changements climatiques, cela justifie l'espoir de comprendre l'évolution des distributions d'espèces dans un contexte de changement climatique. De plus, l'examen d'une distribution est aussi à faire par comparaison avec d'autres espèces notamment les espèces en interaction pour voir si la biologie laisse ces empreintes dans la géométrie de ces aires de répartition. C'est ainsi que dans ma thèse, je propose de regarder l'intersection des aires d'un ensemble de proies pour comprendre ce que la co-occurrence peut nous apprendre.

Enjeux de la connaissance de la répartition géographique des espèces

Les enjeux fondamentaux ont été évoqués plus haut : les observations et la compréhension des causes profondes de la géométrie et la dynamique des aires de répartition des espèces ont déjà amené à des découvertes majeures en écologie et en évolution. La phase d'expérience et de Théorie décrite par MacArthur et Wilson se poursuit et l'espoir se tourne vers la possibilité d'obtenir des prédictions fiables sur les aires de répartition futures d'une espèce donnée. Ce problème est d'autant plus pesant dans la littérature en biogéographie dans le contexte actuel des changements globaux. En biogéographie, les changements climatiques ont canalisés l'attention et les chercheurs constatent l'ampleur à laquelle la biodiversité mondiale est affectée par ces derniers (Koh, 2004, Bellard et al. (2012)). Le volonté d'anticiper où seront les espèces demain a également engendré un effort de développement d'outils statistiques essentiellement centrés sur la corrélation entre les variables abiotiques et occurrence des espèces (Elith et al., 2006).

En choisissant de parler de telle ou telle espèce, nous glissons rapidement à des enjeux sociaux et économiques évidents. Ainsi, pour un pays comme la France, comprendre les impacts des changements climatiques sur la production du vin est un enjeu central, prédiction de contractions des aires de production favorables dans les grandes régions viticoles (Hannah et al., 2013), on peut aisément deviner où seront les grands vignobles de demain à de multiples conséquences économiques sur les cours des vins, les millésimes, le prix de ces terres agricoles. Pour aborder un exemple québécois, posons la question suivante : où seront les érabières de demain ? La réponse à cette question réside dans la détermination de la répartition future des aires favorables à la croissance de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) mais aussi de leur possibilité de migrer efficacement pour s'y installer. Bien que les prédictions des modèles d'évolution de

la composition des forêts borel au nord du Québec fassent des prédictions sur la Baie d'ungava il semble que le taux de migration empêche d'atteindre ces terres éloignées à moins d'envisager des migrations assistée. Je finirais par un troisième exemple celui souvent mis en évidence de la perte des pollinisateurs et notamment des abeilles. Pas moins de quatre grandes classes de facteurs d'origine anthropique les mettent en danger : , les changements climatiques, le changement de l'utilisation des terres⁴, l'apparition de nouveaux pathogènes (dont l'accarien parasite *Varroa destructa* vecteur de nombreux virus) (Vanbergen, 2013). Le défi actuel est donc de prédire la distribution future en intégrant ces multiples aspects et donc la distribution d'espèce en interaction qui ne peuvent donc être traitées séparément.

Actuellement, les outils de prédictions des aires de répartition future reposent essentiellement sur les scénarios de changements climatiques (RCP). La démarche est cohérente, la connaissance basée sur la corrélation de variable climatique dont les climatologues sont en mesure de fournir des gammes d'estimation relativement fiables qui sont une base de réflexion importante sur les zones favorables à la croissance des différentes espèces. Mais les problématiques d'invasion d'espèces nous rappellent que nous sommes souvent en mesure de comprendre le potentiel invasif seulement a posteriori. Ces problèmes de qualité de distribution sont le reflet de lacune théorique qui amène les chercheurs à se positionner en faveur d'un renouvellement théorique avec l'objectif de la création d'une biogéographie intégrative capable de prédictions fiables (Lomolino, 2000, Beck et al. (2012), Thuiller et al. (2013)). Bien sûr ces appels soulèvent des défis techniques et théoriques importants dont on ne peut qu'espérer qu'il soit relevé au plus vite en dépit de l'urgence.

Travail théorique et modélisation

Avant d'énumérer, avec des exemples concrets, l'ensemble des forces qui régissent la répartition géographique d'une espèce, je précise dans cette partie l'importance du travail de théorie et de modélisation qui tient une place importante dans ma thèse.

Rassembler et intégrer des faits

Le travail de théorie est avant tout la mise en cohésion d'un certain nombre de faits. Dans leur théorie de la Biogéographie des îles, les auteurs parviennent à montrer que les relations en terme de richesse spécifique s'expliquent bien, dans les données qu'ils possèdent, par la connaissance combinée de l'isolement des îles et de leur taille. Il y a également deux principes qui encadrent la construction d'une théorie scientifique : elle demeure valide lorsqu'elle n'est pas prouvée fautive et qu'une alternative ne la supprime pas, elle doit être parcimonieuse, ne pas invoquer de multiples processus sans raison, c'est ce que l'on appelle parfois le Rasoir d'Ockham. C'est qu'une boutade, dont je ne suis pas capable de rapporter son auteur, indique que les physiciens expliquent 95% de l'univers avec 5 règles alors que les économistes expliquent 5% des phénomènes qu'ils étudient avec 95 règles.⁵ Le problème n'est pas tant de dénigrer une

⁴ Changements accompagnés, entre autres, de l'utilisation parfois massive de pesticide de la famille des néonicotinoïdes affaiblissant les colonies.

⁵ On peut trouver une variante énonçant que les économistes ont prédit 12 des trois dernières crises économiques. Je pense qu'au point de vue de la qualité des prédictions en biogéographie, nous nous apparentons plus aux économistes qu'aux physiciens.

discipline mais de constater la puissance prédictive d'une théorie problèmes que posent actuellement la prédictions en économie. C'est peut-être le reflet d'une maturité pour la physique il n'en demeure pas moins que des défis majeur et de grands questionnement la traverse. La théorie est une construction mentale qui permet de donner un cadre de penser et ce dernier peut être explorer à travers des modèles.

Des modèles pour explorer la théorie

Le terme de modèle signifie simplement que l'objet en question a des propriétés bien connu. Ainsi un organisme modèle est un organisme sur lequel souvent facile à élever et manipuler sur lequel beaucoup de connaissance ont été établis et qui sert d'unité empirique à travers un ou plusieurs laboratoires. Quand on travaille sur des modèles statistiques, on connaît exactement le type de corrélation que l'on entreprend. De même pour un travail de modélisation mathématique, la description du modèle est contenue dans une série d'équations. Un modèle est souvent perçu comme une simplification de la réalité, en effet, comment prétendre que les mécanismes biologiques décelés chez *Arabidopsis Thaliana*⁶ sont les mêmes pour l'ensemble des plantes à fleurs? Pour combien de système proie-prédateur le modèle de Lotka-Volterra est-il pertinent?

Les limites des modèles doivent être reconnues mais il ne faut pas nier l'apport de ces derniers. Ainsi les modèles sont autant de chance pour explorer une ou plusieurs prédictions d'une théorie. Le choix du modèle est laissé au chercheur, comme le rappelle Kevin McCann dans la préface de son livre *Food Webs* (McCann, 2011):

« It just so happens that some people find it easier to think about things in terms of x's and y's, and other in terms rabbits of and lynx. »

En d'autres termes, certains ont plus de facilité pour penser en termes mathématiques et d'autres en termes expérimentaux. Je suis plutôt dans la première catégorie de personne, je pense que les mathématiques sont un cadre de penser très puissant comme l'indique le grand écologue Robert McCredie May (May, 2004):

the virtue of mathematics in such a context is that it forces clarity and precision upon the conjecture, thus enabling meaningful comparison between the consequences of basic assumptions and the empirical facts. Here mathematics is seen in its quintessence : no more, but no less, than a way to think clearly.”(p. 791, (May, 2004))

Dans ma thèse j'ai essayé d'utiliser les mathématiques pour développer des modèles qui sont surtout parti de réflexion collective autour du rôle que pouvaient jouer les interactions dans la distribution d'espèce. Cette réflexion m'a permis d'établir des prédictions dont certaines semblent être vérifiées.

⁶Il s'agit de la plante modèle par excellence le génome le premier à être séquencé chez les plantes (Arabidopsis Genome Initiative, 2000).

Nouvelles prédictions

La développement théorique des évidences c'est le triomphe de Higgs et de Einstein si les premiers developemnts sont corrcetes alors on devrait avoir pour corrolaire ça ca et ça. Ma démarche un peu différente mais aussi prédiction qui semnble marcher.

'The types of questions we pose and the types of observations we make bear witness to our preconceptions. There is no way to get rid of them. There is nothing wrong with this, but we should be aware of it. When we look around us we actually see mirrors of our ideas. We can try to change ourselves on the basis of what we see, but we cannot do without the projections we impose on reality. Observations and statements span the full range from facts via interpretation to abstract ideas. The more abstract the idea, the more important the mirror effect.' Kojjman

Tentatove de modéliser toutes les espèces à l'échelles de la terre entière alors qu'on est capable de génères dynamiques chaotiques à partir d'une seule espèces. Attention je ne veux pas dire que les premières tentatives sont vaines et je ne méprends pas sur la dynamqie chaotique, j'indique simplement que s'il y a des cas de population isolés où a dynaquier ne peut être connu à sans une précision initiale sur les coniditon initiales on peut se demander comment cela peut être extrapoler. Mais la enocre il y qeulques chsoses d'intéressant cconneitre abondance compotioon excate peuvent être connu à une èchelle de temps courte = métérolge alors peut-être qu'au échelle plus large des entité plus grande = climatologie de la biodiversité !

approhe modulaire => rupture de symétrie

J'explore quelques dualié propre à l'acte de modélisation que j'applique ultiment au champd e la biogéogroahie

surtout avec les triomphes récents de la découverte expéimentale Boson de Higgs et de la double détection des ondes grvitationelles Rassurons nous les physiciens ont encore bien des parties sommbres àexplorer : matière noire et energie noire et du boulot en masse pour ecologues / economistes peut-être que les foralimes que nous empreintons à ces disciplines ne sont pas les bons... Comme dit le phylodophe Sachs dans sa biodiversité c'est trop historiques qu'un concepte comme le fitness n,est peutêtre pas bien mis en equation dans une forme physique

Distributions d'espèces, les forces en présence

Biogéographie historique

La dominante du livre de Wallace est la dérivation et dès que le cadre concpetuel de l'écolution est sur bien tout semble faire grand sens. Le cadre majeur de l'interprétation est le résultats de porcessus profone et long les même indices que Wegener pour faire le théorie des plaques : la ressemblance d'espèce très éloignées. L'études des îles à aussi de déterminer quelles îles apparyienne écozone (littéralement la région indienne et australienne) (Wallace, 1860) c'est ainsi que la ligne décozones que sont l'indomalais et l'australasien. Il s'agit en fait de la toile de fond du cardre dans

lequel se passe l'histoire avant de comprendre quel et quel queles sont les grands mouvements qui ont été en présence depuis les milliers d'années qui ont vu la dérive des continents jusqu'à la compréhension de Wegener de la tectonique des plaques. Dans un article paru en 2011, Joachim Hortal et collègues ont démontrés que l'abondance d'un warm-adapted group for whom temperature is a well-known constrain

Biensur l'histoire se décline à différentes échelles temporelle et pour comprendre les distributions on peut admettre une certaine histoire commune sans pour autant dire que la compréhension fine va plus loin que la représentation de différents taxons, radiation et c'est finalement ce qui structure le pool d'espèces. Parlons de l'histoire à l'échelle depuis la dernière glaciation, elle laisse son empreinte et alors qu'il du dernier Maximum glaciaire qui a occurred il y a 21000 ans est profondément marqué dans la diversité des bousiers (Hortal et al., 2011) limite actuelle avec le 0°C montre. Ainsi il y avait un ensemble d'espèce de bousier concentré réfugié au sud et qui se sont dispersés vers le nord et l'examen phylogénétique montre un groupe particulier qui clairement identifié par des preuves phylogénétique.

Capacités de dispersion et structure du paysage et échanges de gènes

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 [?, ?]. 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 [?]. 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 aux changements climatiques.

Il est capital de ne pas oublier les processus évolutifs dans un modèle de biogéographie afin d'envisager correctement la biodiversité de demain [?, ?]. 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 [?, ?]. 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 [?].

Il ne s'agit pas simplement du reflet des capacités individuelles de mouvement mais bien d'une propriété à l'échelle de l'espèces

De manière générale, l'espèce doit pouvoir répondre à l'ensemble de ses dépenses énergétiques pour survivre et éventuellement se reproduire [?]. La dernière condition n'est pas indispensable : la présence d'une espèce peut résulter d'une permanente colonisation [?]. 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 [?] que nous éviterons en rappelant la définition employé. Nous parlerons ici de niche fondamentale pour désigner l'ensemble des variables *scenopoetiques* et niche réalisée lorsque la composante biotique intervient, même indirectement.

- L'engouement pour les îles est aussi une facilité dans le comprendre les contraintes et relié clairement les îles aux continent
- Metapopulation ont montré que différents problème pour abriter (Leibold et al., 2004)
- Par essence stochastique
- diversité => crompte crompte 1946 diversité d'habitat and coexistence (article repris dans MacArthur). => faarine and tube + broken caripopse de blé
- expérience de défoliation expérience reprise
- exemple des bonobs

Toujours dans ce sont finalement des

Structure fine

Environnement abiotique et distribution des espèces

Dans le chapitre 6 de son livre de 1972 *Geographical Ecology* MacArthur (1972) présente l'importance des contraintes climatiques à travers l'exemple de l'aire de répartition du cactus Saguaro (*Cereus giganteus* dans le livre mais aujourd'hui *Carnegiea gigantea*, http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=506151). Ce résident du désert de Sonora est sensible au gel et ne peut résister à une exposition de quelques dizaines d'heures au gel. Cette contrainte physiologique explique bien les limites nord et est de sa répartition. Pour la limite sud (la limite à l'ouest étant l'océan pacifique), il semble que l'abondance des pluies hivernales ne lui soit pas favorable. Ces résultats semblent confirmer les travaux récents qui prédisent un changement et ajoutent que la l'augmentation du feu pourrait avoir des conséquences négatives sur cette expansion (Springer et al., 2015). Cette démarche de recherche active des limites climatiques recoupée aux limites physiologiques est la détermination de la niche fondamentale. Cette approche a été poussée à son paroxysme dans l'article de Kearney et Porter sur le petit gecko australien nocturne

Heteronotia binoei (Kearney and Porter, 2004). Ils ont montrés qu'en combinant des mesures physiologiques (dont le taux métaboliques au repos, le température cumulées nécessaire au bon développement des oeufs et des mesures de températures caractéristiques) avec des données climatiques, les probabilités d'observations et les observations corrélaient et que cela fondait la démarche prédictive de s'appuyer sur les scénarios de changement climatiques pour aller essayer de comprendre les répartitions futures.

Cette approche s'apparente à la recherche de facteurs limitants qui sont le reflet de contraintes physiologiques. On peut encore citer l'exemple fourni par Engelbrecht et al. (2007) qui ont montrés qu'au niveau du Panama la distribution local et régionale de 48 espèces d'arbres était bien expliquée par la sensibilité à la sécheresse, donc à une variation dans la disponibilité d'une ressource. Ces corrélations convaincantes fondent les modèles de distributions d'espèces (SDM en référence au terme anglais utilisé souvent dans le reste de la thèse) qui cherchent à faire correspondre les variables climatiques aux données de co-occurrence (Elith et al., 2006, Elith and Leathwick (2009)). Le succès récent de ces approches à l'abondance des données climatiques comme celles proposées librement par WorldClim (données disponibles en ligne <http://worldclim.org>, Hijmans et al. (2005)) et la relative facilité d'obtenir des données de co-occurrence qui tentent à être également disponibles en ligne comme le portail de données sur la biodiversité à l'échelle mondiale GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <http://www.gbif.org>) malgré des biais liés à des efforts différents dans les différentes régions du globe (Beck et al., 2014). Le succès repose sur le besoin prédictif dans un contexte de changement climatique qui conduisent à un effort de recherche important dans le domaine [?, ?].

La niche fondamentale est une contrainte de premier plan directement liée aux relations d'un ancrage important de la biogéographie. La théorie doit non seulement permettre de comprendre mais aussi les articulations avec les autres composantes de la biogéographie que je détaille ci-dessous. Importance théorique

Réseaux d'interactions : interdépendance des espèces

Dans le même chapitre 6 de *Geographical Ecology* MacArthur parle clairement de la contrainte biotique notamment du rôle que peut avoir la compétition pour comprendre la distribution des espèces. La prédation et la compétition ont été très vite envisagées. Il reprend l'exemple donné par Brown en 1971 de l'exclusion compétitive de deux espèces de tamias, *Eutamias dorsalis* et *E. umbrinus*, dans les forêts d'altitude (au-dessus des déserts) de pins et de junipers (*pinyon-juniper woodland*) du Sud-ouest des États-Unis. L'article de Brown montre bien comment une différence comportementale peut engendrer une séparation des distributions locales. Ainsi, l'agressivité de *Eutamias dorsalis* lui est favorable dans les forêts clercsemées où son compétiteur doit dépenser beaucoup d'énergie pour se réfugier dans un arbre de basse altitude alors que l'abondance des arbres le rend inefficace, le compétiteur plus facilement y échappe. Ainsi la ségrégation locale des deux espèces reflète bien une interaction biotique et donc l'information contenue dans la distribution est aussi de nature très précise : compétition pour ressources et comportement.

Au-delà de la compétition, l'écologie des réseaux actuelle nous montre à quel point il est difficile de concevoir les espèces comme indépendantes, elles sont reliées par des relations de très diverses natures. Les relations trophiques

sont les plus évidentes, mais il existe aussi une myriade d'interaction non trophiques qui affectent aussi ultimement la démographie des espèces (voir Kéfi et al. (2012) pour une réflexion autour et une classification de ces interactions) et il existe actuellement aucun argument solide justifiant la primauté d'un type d'interaction sur les autres. Récemment, les interactions trophiques et non-trophiques ont été exhaustivement analysées pour 104 espèces des écosystèmes intertidaux rocheux de la partie centrale de la côte chilienne révélant ainsi que les interactions non-trophiques y étaient globalement plus abondantes et concentrées sur les bas niveaux trophiques (Kéfi et al., 2015). La compréhension fine des lignes qui existent entre les êtres vivants est un ressort essentiel pour obtenir des théories puissantes sur la dynamique des populations à placer au cœur de la biogéographie comme le mentionnait MacArthur et Wilson au dernier paragraphe de leur Théorie de la Biogéographie insulaire par ces mots :

«In short, biogeography appears to us to have developed to the extent that it can be reformulated in terms of the first principles of population ecology and genetics. »

Le débat majeur autour de la relation entre la diversité et la stabilité des écosystèmes au regard de la structure des réseaux (May, 1973, Allesina and Tang (2012).) doivent être aussi regardés en terme de conséquence sur le changement de répartition des espèces. Le débat c'est construit autour d'arguments mathématiques qui ont considérablement enrichi l'écologie (McCann, 2000) La représentation en réseau de ces interactions est un outil puissant pour synthétiser la complexité des écosystèmes (Pascual and Dunne (2006)). Avec une seule matrice Ils sont représentés par la matrice de communauté qui résume l'effet démographique des espèces par paire. 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 [?] et les effets indirects (Wootton, 1994, Montoya et al. (2009)).

Il y a cependant deux problèmes majeurs - abondance des interactions - la distribution de ce signal disparaît si l'on considère une avec un grain plus grossier (voir section échelle). et abondance des interactions ne sont peut être pas distinctibles

Rétro action des processus évolutifs vers une synthèse Schoener (2011b)

Les processus évolutifs peuvent être favorisés par les changements environnementaux mais également par les interactions entre espèces [?]. Les étroites relations entre espèces peuvent favoriser ou contraindre les réponses évolutives, qui elles-mêmes peuvent altérer ces interactions, il existe de fait des rétroactions permanentes entre évolution et écologie [?]. 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 dynamique proie prédateur [?]. L'ensemble des trois éléments jusqu'ici évoqués (environnement abiotique, interaction, évolution) peuvent également être étroitement associés. 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 [?]. 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.

vers une synthèse Schoener (2011b) => interaction de ces processus.

Interactions des forces Synthèse des mécanismes et des enjeux autour d'un exemple récent

Exemple historique les Pinsons de Darwin (cdf mon devis.) Les processus évolutifs peuvent être favorisés par les changements environnementaux mais également par les interactions entre espèces [?]. Les étroites relations entre espèces peuvent favoriser ou contraindre les réponses évolutives, qui elles-mêmes peuvent altérer ces interactions, il existe de fait des rétroactions permanentes entre évolution et écologie [?]. 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 dynamique proie-prédateur [?]. L'ensemble des trois éléments jusqu'ici évoqués (environnement abiotique, interaction, évolution) peuvent également être étroitement associés. 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 [?]. 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.

Avant de nouer tous ces mécanismes dont on bien comprendre je vais nouer leur interaction autour d'un exemple Je vais illustrer mon propos avec 2 (3?) récurrents exemples (mais d'autres aussi) le cas du Frelon asiatique (anglais : Yellow-legged hornet, *Vespa velutina*). Importance pour l'impact dans les abeilles domestiques mais très peu sur la faune locale et les oiseaux migrateurs dans le nord

L'introduction aux chapitres de ma thèse sera articulée autour de la question fondamentale suivant de variation de co-variation / difficultés d'apprécier la proportions relative des différents mécanismes / mécanismes de coexistence coexistence vs co-occurrence variabilité quelle espérance de généralisation Crombie repris dans MacArthur => coexistence Problème de coexistence => non reproductibilité des ranges / stochasticité des ranges Frelon asiatiques => dégât sur la nouvelle faune locale augmentation ++ du nombre de liens... reconfigurations des réseaux locaux. => ou est le curseur dans l'histoire (évolution) ou la géographie (l'écologie) A quel point est-il pertinent d'évaluer le range d'une espèce sur juste une île. Un problème d'identification. classique expérience de perte de la biodiversité => et hope une histoire différenciée

Ce sont ce que sont appelées le modèle de distribution qui furent un temps appelé enveloppe climatique En guise de réponse, les SDM deviennent plus intégrateurs et de nouvelles approches émergent [?]. 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 [?].

Difficulté de lier l'ensemble des facteurs en présence.

La question derrière est quels seront les écosystèmes de demain et on a besoin d'un cadre théorique puissant pour y arriver.

Cadre théorique de la thèse

Les développements que j'ai entrepris durant ma thèse sont des tentatives pour ancrer les interactions entre les espèces au cœur de la théorie de MacArthur et Wilson. Je vais reprendre ici quelques grandes idées théoriques en biogéographie autour et des développements récents. Ma thèse s'inscrit dans la poursuite de ces questions sur la distribution des ranges et j'articulerai la suite de mon introduction autour de l'interrogation suivante : Quelles informations renferment les distributions d'espèces. Pour apporter le maximum d'éléments de réponse à cette question, je commencerai par apporter les mécanismes en présence au travers de différents exemples avant de passer plus de temps sur le cadre conceptuel en biogéographie pour aboutir sur l'importance des interactions sur la distribution d'espèces. Dans cette section je développe le

Le cœur de la théorie des îles, une vision puissante de la genèse des distributions d'espèces

pas tellement de mathématiques surtout des idées et surtout le point que je décris pour arriver à l'équation centrale et montre comment chaque élément est apporté par la théorie.

La théorie proposée par MacArthur et Wilson est à la fois simple mais particulièrement puissante. Considérons un large territoire, un continent et une île. Sur le continent, se trouve un ensemble d'espèces qui peuvent coloniser l'île en question. Une fois sur l'île, une espèce peut aussi s'éteindre. Plus le nombre d'espèces sur l'île est grand plus le nombre d'extinction est élevée. Les deux processus se contrebalançant menant à un équilibre dynamique qui contraint le nombre d'espèces. Ce sont les caractéristiques de l'île qui en dictent la richesse de l'île (voir figure).

Il y a une forme de hasard et de nécessité qui fait écho à l'œuvre de Monod. Alors que ce dernier évoque les mutations comme source de hasard ici l'événement de colonisation peut être interprété comme un événement purement stochastique dans le sens la prédiction qu'on peut en faire est sur la fréquence mais récurrente et donc sur lequel on a une information sur sa répétition. La nécessité est alors l'insertion écologique réussie ou non le maintien de la population locale dans les contraintes écologiques données. Les extinctions locales sont donc le résultat de la nécessité.

Le balancement des forces conduit à un équilibre, il y a donc quelques choses de prédictifs cette idée et forte et que cet équilibre est finalement indépendant de la nature des espèces. En fait c'est une idée forte. Il y a une forme d'équivalence écologique des espèces qui ne nient pas que les espèces sont différentes mais qui prend l'échelle à laquelle elle suffit

pour expliquer la distribution d'une entité qui colonise et s'insère dans des réseaux locaux. En fait le besoin de plus de caractéristique intervient pour une connaissance plus fine du système qui en contre partie empêche une généralisation.

« Yet, in the context of their model, species could be treated as “gray boxes” (sensu H. T. Odum, personal communication to MVL, 1977); we know that they are different, but those differences presumably are not essential to explaining patterns in species richness under a hypothesis of dynamic equilibrium. »

Le lien avec l'aire area and number $S = CA^z$ ($z \in [0.2, 0.35]$) mais des exceptions C taxon dépendance similarité avec les relations allométriques sample nom isolé même relation mais z différent qui a eu des conséquences sur la vision de la conservation avec le calcul de la taille des zones de répartition. Mettre les espèces en gris pour les rassembler et savoir ou les particulariser dans l'explication fine... On rassemble mais on peut particulariser.

Le travail remarquable de MacArthur et Wilson [?] 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 Îles (abrégée dans la suite TBI) est encore une entrée bien adaptée en biogéographie et le point de départ de nombreux travaux [?, ?, ?]. 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 [?]. 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 [?].

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), 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 .

$$\frac{dS}{dt} = c(P - S) - eS \quad (1)$$

Une 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) [?, ?].

La TIB tient également sa notoriété des nombreuses prédictions supportées par les faits [?]. 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 [?]. 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 ??). 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 [?, ?]. Cette relation a été appliquée pour estimer la richesse spécifique de divers territoires [?], déterminer ainsi des aires de protection [?, ?] et estimer des taux d'extinction [?].

Validation de la théorie

L'empreinte historique de la Théorie de la Biogéographie des Iles de MacArthur et Wilson

Dans leur livre *The Theory of Island Biogeography*, MacArthur et Wilson indique dans leur préface qu'il ne pensait pas que leur résisterait longtemps surtout quand elle serait testée empiriquement :

We do not seriously believe that that the particular formulations advanced in in the chapters to follow will fit for very long the exacting results of future empirical investigation. (préface de l'édition de 1967)

Et pourtant fort près de 50 ans après la parution de leur ouvrage, la vision distillée est toujours aussi vive en témoigne le livre paru en 2010 *The Theory of Island Biogeography Revisited* (Losos and Ricklefs, 2010) et la revue par Warren et collègue (Warren et al., 2015) qui montre bien que les îles ont servi de modèles et que la vision est un point les travaux sont capitale.

Le terme des îles est centralisé mais il s'agit bien d'une théorie de la biogéographie. reflète aussi l'importance des îles dans l'édification d'une théorie isolation lux de migration simple / assemblage moins nombreux / conséquence d'une manipulation limitée à l'île / 5% mais répétable ? / un îlot isolé et peut être que flux au île (Simberloff, 1974) Pourquoi les îles en fait isolé flux et gros contraste mainland - island alors qu'elles sont proches.. Les îles qui occupent le cœur de l'ouvrage de Wallace et de MacArthur et Wilson ont été essentielles pour comprendre les processus qui forment la distribution des espèces. Elles sont proches du continent et peuvent être si différentes la nature exotique des îles a forcé les auteurs à comprendre l'origine de leur singularité et ces sur ces bouts de terre isolés qu'ils ont trouvés des réponses historiques aussi spatiales qui a permis d'aller vers des développements encore aujourd'hui très actuels. La quête de ces hommes et de bien d'autres reste finalement de comprendre pourquoi les espèces sont où elles sont et de comprendre

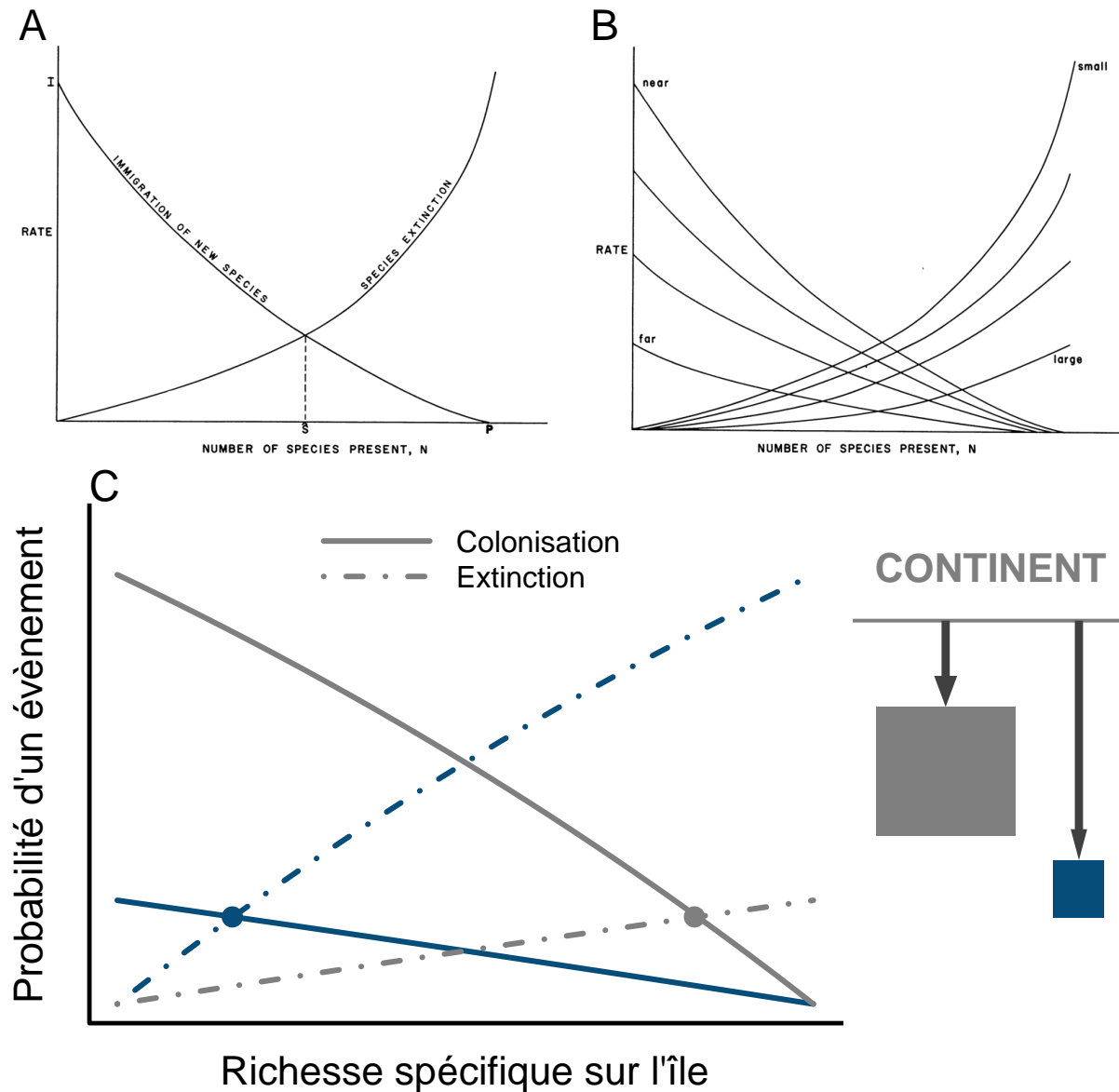


Figure 1: **La Théorie de la biogéographie des Iles.** L'évolution des taux de colonisation et d'extinction est présentée pour deux îles aux caractéristiques différentes. Les tailles relatives des îles et les distances qui les séparent du continent sont schématisées à droite du graphique, les couleurs 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.

ce qui les amener la. Meilleure explication pour des arrangements spatiaux singuliers sont des processus temporels. Faire émerger des règles mon apport amener des interactions.

Preston 1962 a lié species abundance et => impact énorme sur la conservation et encore aujourd'hui bien que simplifié les calculs permettent de comprendre simplement dans quelles directions nous allons [article New York Times] Malgré la 50 ans de depuis la publication du Livre et premier articles a la surprise de l'auteur eux même => publications récentes qui repartent de la théorie des îles ; l'école de Warren et Gravel and all

Dans la réédition de 2001 [1] Wilson rappelle que le problème :

“The flaws of the book lie in its oversimplification and incompleteness, which are endemic to most efforts at theory and synthesis.”

Diminuer la composante historique à la recherche de loi et j'ajouterais aussi simple soit elle raffiner par la suite

théorie de la niche

La théorie des métapopulations

=> chapitre de Hanski

La théorie neutre de l'écologie et le débat qu'elle soulève

Ecological equivalence des individus OK mais peut-être que l'abondance des interactions explique aussi

=> chapitre dans revisited

Problème si explication alternatives possibles alors on n'est pas obligé de mettre pour expliquer quoi que ce soit. De plus savons nous si c'est discernable ??? Si les deux relations espèce sont différentes d'un groupe à l'autre alors oui... Mais sinon... Non.

Opposition à la niche.

(Chapitre 8 TIB first paragraph)

Le concept récent de biodiversité. However ecological equivalence in “the niche is a mapping of population dynamics onto this space” (???) vers le fonctionnement des écosystèmes levier d'action vers une approche plus utilitariste mais qui donne une certaine proximité avec les écosystèmes Loreau et al. (2001)

Aller plus loin, Enjeux théoriques

L'effort théorique nécessaire en biogéographie porte sur l'intégration ordonnée de concepts clés issus de différents champs de l'écologie [?]. Ainsi, alors que les conditions climatiques et plus généralement la géographie physique

sont classiquement évoquées pour expliquer la répartition des espèces [?], 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 [?], leurs effets à court terme sont souvent ignorés [?] dans les scénarios décrivant la biodiversité de demain [?]. 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 [?] 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 [?].

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 [?]. 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.

différentes théories pour différentes échelles ??

De par 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 [?] et réfléchi sur l'importance des interactions quant à la répartition des espèces [?]. 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.

isolation / faune particulière des îles

Le rôle des interactions dans la distribution des espèces

L'objet central de ma thèse est l'introduction de ma thèse est d'essayer de regradier la théorie de la biogéographie et notamment quelles onformations 'écologie des réseayx peut ameenr de la lumière sur la théorie. Dans cette dernière partie de mon introduction, je présente avec pkus de délément l'importance de l'intriduction des onteractions dans une théorie de la biogéographie. Cela me permettra d'introduire nes contributions qui seront détaillées dans ma thèse.

Wallace conclut :28 qu'une théorie générale doit tenir compte des variation range et proximité des espèces porches et des overlapp.

Both competition and predation appear now to be much more important in biogeography than people had formerly guessed

Pourquoi les interactions ne jouent-elles pas un rôle majeur

La théorie de la biogéographie ne les tient pas bien au contraire

La théorie de la Biogéographie des îles (et il en va de même pour la théorie neutre) est certes une théorie qui ne s'articule pas sur les interactions et fait une forme d'équivalence écologique, les idées sont clairement osées que localement les raisons profondes de l'extinction locale. La question que l'on peut alors se poser est de savoir si les c'est si on peut aller plus loin qu'une simple énonciation des principes tout en gardant une cohérence. Ainsi il semble important que la théorie de la Biogéographie doit intégrer des résultats précis en terme de réseaux. Dans le premier chapitre j'ai poursuivi cette idée et est montré qu'une approche communautaire pouvait être proposée. Ne pas considérer des espèces mais des assemblages est une bonne échelle pour aborder des problèmes des conséquences écologiques des transients. Il est aussi intéressant que cela nous a fait glisser vers la compréhension des résultats qu'on doit avoir dans les données de co-occurrence.

Accent sur les cascading effect est surtout un problème de l'instabilité (???) Il y a aussi l'article perturbant de Säterberg et al. (2013) qui montre que le fait qu'une espèce soit (ex. pêche) peut conduire à des extinctions d'autres espèces liées dans le réseau... Ces deux exemples montrent que les interactions peuvent mener à des problèmes de prédictions et donc des problèmes sur prévoir les services écosystémiques et c'est appuyé par Cahill et al. (2013) qui nous indique en somme que le changement des interactions biotiques est la voie privilégiée d'extinction dans un contexte de changement climatique.

chap 2 geographical ecology

il prend comme exemple la compétition entre oiseaux et un manque de ressource pour une année particulièrement sévère et que 19 ans pas assez pour voir et il conclut que

This is the main reason most evidence for competition is from biogeographers.

Distribution des fauvettes *Crateroscelis robusta* et *C. runa*

Mais le p

Problème d'échelle

Oubli de ce facteur important de Ls SMDS...

Les interactions intra et inter spécifiques constituent un facteur rapidement pressenti comme responsable de la distribution spatiale des espèces [?]. 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 [?]. De même, Holt et Barfield 2009 montrent l'impact de la prédation sur la répartition d'espèces en compétition [?] 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 [?]. Récemment, des efforts ont été réalisés pour mettre en évidence l'importance de l'interdépendance des espèces dans les données aux larges échelles spatiales [?]. On trouve actuellement dans la littérature une grande motivation pour les intégrer dans les modèles de distribution d'espèces [?, ?]. 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 [?] 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 [?] 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 [?]. Defossez *et al.* montrent que les interactions négatives entre l'hôte commun (*Fagus Sylvatica*) et les micro-organismes du sol diminuent avec l'altitude [?]. Ainsi, les contraintes biotiques sont à relier à l'environnement [?, ?] 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 [?]. 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 [?]. 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 [?].

Un problème d'échelle ?

Comment les variations démographiques interactions se propagent-elle à travers les échelles spatiale.

However, it is argued that applying bio-climatic models at macro-scales, where climatic influences on species distributions are shown to be dominant, can minimize the impact of biotic interactions. Indeed, the fact that a number of bioclimatic models have been highly successful at simulating current species distributions at certain scales is in fundamental disagreement with the proposition that species distributions cannot be adequately defined by climatic factors alone. (Pearson and Dawson, 2003)

We will never be able to predict the future with accuracy, but we need a strategy for using existing knowledge and bioclimatic modeling to improve understanding of the likely effects of future climate on

biodiversity. (Araujo and Rahbek, 2006).

Les ranges comme un fait (Wallace chap 2) des espèces avec des largeurs avec des grandes ranges Loddigésie admirable (*Loddigesia mirabilis*) seul colibri de son genre vs Lièvre variable (*Lepus timidus*) nombre d'espèce dans un genre varie beaucoup => un autre indice de solution pas fructifiées... Pithacia Monachus vs Pithecia pythecia séparé par une rivière Geographical Ecology => patterns in the distribution of species 2 espèces proches des ranges très séparées => species Bonobo et chimpanzés

problème étant que le signal n'est visible que si on a des données sur 20 ans.

Le problème

Parallèle entre information des traits sur le régime alimentaire et l'information dans les ranges est-ce cela qui conduit les écologistes à être des statisticiens. et l'info dans l'ADN

Faire un questionnement des intersections des ranges et des règles

On a besoin d'une règle on reste descriptive il y a des relations EH-Biodiversité, SAR, Diversité-équilibre diversité fonctionnent qui sont partiellement reliées et des théories de débat théories neutre théorie de la niche Stein et al. (2014). Dans cette review Stein et al. (2014) montre que végétation est importante ce qui implique des interactions. Théorie allométrique prometteuse en ce sens qu'elle loi physiques. Différents concepts autour d'une même notion sur plusieurs paradigmes pour une même notion sur les métacommunités Leibold et al. (2004) il peuvent co-exister mais faudrait les savoir ce qui fait qu'on a pu l'un ou l'autre.

La puissance de la Biogéographie est aussi ses implications dans des cas très concrets Cirtwill and Stouffer (2015) mais aussi sa puissance exploratoire théorique Gravel et al. (2011) Cazelles et al. (2015) des îles l'idée des interactions à déjà montré sa pertinence sur plusieurs exemples. Cirtwill and Stouffer (2015)

Les interactions quelles pourraient être leur conséquence à large échelle ?

(:154) "Does the environment dictate the structure of the community, or are the species a fairly random assemblage?"

Cette idée aussi est donnée par

A few decades ago it was fashionable for ecologists to study communities in the arctic on the grounds that these would be very simple communities and hence easy to understand. Many excellent ecologists still follow this belief, but there are others who feel that it may be easier to understand the extremely complex communities. This sounds paradoxical: How can a more complex community be easier to understand? A possible answer might be that complex community has strong interactions among species so that the lives of the separate species are less independent than in a simple community. Where there is greater interdependence, patterns may be more conspicuous."

Information dans les distributions gecko australien généraliste *Heteronotia binoei* => alors peut être que ça marche bien mais sur une espèce spécialiste ??

Generalist consumers should typically be weakly coupled to any one of their prey populations because, when feeding on many different species, they cannot be strongly coupled to any one of them Murdoch et al. (2002)

Intégrations des contraintes biotiques et de la théorie à la recherche de signaux de d'interaction

Dans ma thèse j'ai passé du temps à essayer de mettre au point un modèle qui donnait de la substance aux idées de MacArthur et Wilson en étendant le travail initié par Gravel et collègues pour aller plus loin dans la compréhension des effets joints des interactions et des contraintes abiotiques. C'est aussi ce qui m'a animé pour en mettre en place la compréhension dans les données de co-occurrence avant d'aller m'y confronter frontalement. Ma dernière intention a été de trouver des pistes pour aller plus loin dans la théorie et explorer des pistes que je n'avais pas encore exploré mais qui seront à court terme les directions que je souhaite explorer.

Abondance des données 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 [?]. Certains auteurs font une distinction précise en utilisant les termes de *scenopoétiques* pour les variables environnementales sur lesquels les espèces ne peuvent influencer et de *dynamiquement liées* pour les autres [?]. Nous occultons volontairement ces dernières, l'environnement abiotique dont il est ici question n'est donc pas dynamiquement lié aux espèces.

Partir du développement de la niche et des hypothèses clef comme l'hétérogénéité spatiale qui peut accroître la biodiversité un exemple c'est les écoulements à petites faibles échelles de l'hydrologie niche hydrologique à faible échelle Letten et al. (2015) répartition hydrologique les hypothèses sont qui explique selon les différents besoins des espèces (principes de la niche) que les différents besoins de répartition des espèces. Cette idée est

Mais une espèce généraliste autant que spécialiste Poisot et al. (2015)

A large espèce répartition de la biodiversité on quantifie la différence depuis les mesures classiques. Simpson, alpha gamma beta qui sont étendues au réseau Poisot et al. (2012). Mais quand on change d'échelle on arrive rarement à quelques choses de concluant pour l'intégration des interactions. Pourtant il y a des exemples convaincants comme celui de Gitelli.

– conclure en repartant sur l'exemple détaillé. Vespa aussi au Mexique la densité des trafics... Multi couche de distribution dans le cas du frelon asiatique Villemant et al. (???) ont montré que superposition du genre *Vespa* et notamment au niveau asiatique énormément ainsi l'inférence se fait sur des données qui comportent une empreinte de condition et localement éteinte alors que possiblement contrainte qui ne seront pas en France... Essayer de faire des

cartes de risques plutôt que de constater après coup... Après avoir fait un retour sur plus de biologie je m'interroge sur laquelle dans la suite Dépasser les questionnements sur les espèces la contrainte il me semble qu'une piste c'est ouverte avec des questions énergétiques on se rencontre qu'il y a des bases énergétiques communes et que c'est ancrage si beaucoup...

Au delà des interactions

La bonne unité d'analyse ? D'où partir ? la question a été pourquoi il y a autant d'espèces mais je pense qu'une question légèrement différentes n'a pas été assez investie : pourquoi peuvent-elles être si nombreuses... La limite est toujours OK si assez pour 2 ou plus. Et pourquoi pas une espèce de taille ++

Allesina, S., Tang, S., 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483, 205–208. doi:10.1038/nature10832

Arabidopsis Genome Initiative, 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408, 796–815. doi:10.1038/35048692

Araujo, M.B., Rahbek, C., 2006. How Does Climate Change Affect Biodiversity? *Science* 313, 1396–1397. doi:10.1126/science.1131758

Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C.M., Dengler, J., Fritz, S.A., Gruber, B., Hof, C., Jansen, F., Knapp, S., Kreft, H., Schneider, A.-K., Winter, M., Dormann, C.F., 2012. What's on the horizon for macroecology? *Ecography* 35, 001–011. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07364.x

Beck, J., Böller, M., Erhardt, A., Schwanghart, W., 2014. Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics* 19, 10–15. doi:10.1016/j.ecoinf.2013.11.002

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. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x

Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Warsi, O., Wiens, J.J., 2013. How does climate change cause extinction? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 280, 20121890. doi:10.1098/rspb.2012.1890

Cazelles, K., Mouquet, N., Mouillot, D., Gravel, D., 2015. On the integration of biotic interaction and environmental constraints at the biogeographical scale. *Ecography* n/a–n/a. doi:10.1111/ecog.01714

Cirtwill, A.R., Stouffer, D.B., 2015. Knowledge of predator-prey interactions improves predictions of immigration and extinction in island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* n/a–n/a. doi:10.1111/geb.12332

Connor, E.F., Simberloff, D., 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology* 60, 1132. doi:10.2307/1936961

Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities, in: Cody, M.L., Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and Evolution*

of Communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA., pp. 342–444.

Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., J. Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., E. Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., S. Wisz, M., E. Zimmermann, N., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T. a, Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P., 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447, 80–82. doi:10.1038/nature05747

Gravel, D., Bell, T., Barbera, C., Bouvier, T., Pommier, T., Venail, P., Mouquet, N., 2011. Experimental niche evolution alters the strength of the diversity–productivity relationship. *Nature* 469, 89–92. doi:10.1038/nature09592

Hannah, L., Roehrdanz, P.R., Ikegami, M., Shepard, A.V., Shaw, M.R., Tabor, G., Zhi, L., Marquet, P.a., Hijmans, R.J., 2013. Climate change, wine, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 6907–6912. doi:10.1073/pnas.1210127110

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276

Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T.F., Hawkins, B.A., Lobo, J.M., 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters* 14, 741–748. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01634.x

Kearney, M., Porter, W.P., 2004. MAPPING THE FUNDAMENTAL NICHE: PHYSIOLOGY, CLIMATE, AND THE DISTRIBUTION OF A NOCTURNAL LIZARD. *Ecology* 85, 3119–3131. doi:10.1890/03-0820

Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Joppa, L.N., Wood, S.A., Brose, U., Navarrete, S.A., 2015. Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology* 96, 291–303. doi:10.1890/13-1424.1

Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A., Boit, A., Joppa, L.N., Lafferty, K.D., Williams, R.J., Martinez, N.D., Menge, B.A., Blanchette, C.A., Iles, A.C., Brose, U., 2012. More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters* 15, 291–300. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x

Koh, L.P., 2004. Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. *Science* 305, 1632–1634. doi:10.1126/science.1101101

Leibold, M.a., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, a., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community

ecology. *Ecology Letters* 7, 601–613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Letten, A.D., Keith, D.a., Tozer, M.G., Hui, F.K., 2015. Fine-scale hydrological niche differentiation through the lens of multi-species co-occurrence models. *Journal of Ecology* 103, 1264–1275. doi:10.1111/1365-2745.12428

Lomolino, M.V., 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9, 1–6. doi:10.1046/j.1365-2699.2000.00185.x

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, a, Hooper, D.U., Huston, M. a, Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. a, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science (New York, N.Y.)* 294, 804–8. doi:10.1126/science.1064088

Losos, J.B., Ricklefs, R.E., 2010. *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

MacArthur, R.H., 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*, Biology / [princeton university press]. Princeton University Press.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *Theory of Island Biogeography*, Princeton landmarks in biology. Princeton University Press, Princeton, NJ.

May, R.M., 2004. Uses and abuses of mathematics in biology. *Science (New York, N.Y.)* 303, 790–3. doi:10.1126/science.1094442

May, R.M., 1973. Stability and complexity in model ecosystems. *Monographs in population biology* 6, 1–235. doi:10.1109/TSMC.1978.4309856

McCann, K.S., 2011. *Food Webs*, Monographs in population biology. Princeton University Press.

McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228–33. doi:10.1038/35012234

Montoya, J., Woodward, G., Emmerson, M.C., Solé, R.V., 2009. Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433. doi:10.1890/08-0657.1

Murdoch, W.W., Kendall, B.E., Nisbet, R.M., Briggs, C.J., McCauley, E., Bolser, R., 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417, 541–543. doi:10.1038/417541a

Pascual, M., Dunne, J.A., 2006. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.

Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361–371. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Pelletier, F., Clutton-Brock, T., Pemberton, J., Tuljapurkar, S., Coulson, T., 2007. The evolutionary demography of ecological change: Linking trait variation and population growth. *Science* 315, 1571–1574. doi:10.1126/science.1139024

Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., Gravel, D., Jordan, F., 2012. The dissimilarity of species interaction

networks. *Ecology letters* 15, 1353–61. doi:10.1111/ele.12002

Poisot, T., Kéfi, S., Morand, S., Stanko, M., Marquet, P.A., Hochberg, M.E., 2015. A continuum of specialists and generalists in empirical communities. *PLoS ONE* 10, 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0114674

Säterberg, T., Sellman, S., Ebenman, B., 2013. High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature* 499, 468–70. doi:10.1038/nature12277

Schoener, T.W., 2011a. The Newest Synthesis : Understanding Ecological Dynamics. *Science* 331, 426–429. doi:10.1126/science.1193954

Schoener, T.W., 2011b. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science (New York, N.Y.)* 331, 426–9. doi:10.1126/science.1193954

Simberloff, D.S., 1974. Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 161–182. doi:10.1146/annurev.es.05.110174.001113

Simberloff, D.S., Wilson, E.O., 1969. Experimental Zoogeography of Islands: The Colonization of Empty Islands. *Ecology* 50, 278–296. doi:10.2307/1934856

Springer, A., Swann, D., Crimmins, M., 2015. Climate change impacts on high elevation saguaro range expansion. *Journal of Arid Environments* 116, 57–62. doi:10.1016/j.jaridenv.2015.02.004

Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* n/a–n/a. doi:10.1111/ele.12277

Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffrers, K., Gravel, D., 2013. A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters* 16, 94–105. doi:10.1111/ele.12104

Vanbergen, A.J., 2013. Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 251–259. doi:10.1890/120126

Wallace, A.R., 1881. *Island Life: Or, The Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates.* Harper & brothers.

Wallace, A.R., 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 4, 172–184. doi:10.1111/j.1096-3642.1860.tb00090.x

Wallace, A.R., 1858. On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type. *Proceedings of the Linnean Society Of London* 3, 53–62.

Warren, B.H., Simberloff, D., Ricklefs, R.E., Aguilée, R., Condamine, F.L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., Conti, E., Cornuault, J., Fernández-Palacios, J.M., Hengl, T., Norder, S.J., Rijdsdijk, K.F., Sanmartín, I., Strasberg, D., Triantis, K.A., Valente, L.M., Whittaker, R.J., Gillespie, R.G., Emerson, B.C., Thébaud, C., 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: Prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology*

Letters 18, 200–217. doi:10.1111/ele.12398

Wootton, J.T., 1994. The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 443–466. doi:10.1146/annurev.es.25.110194.002303