

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 importants qui justifient l'importance de l'examen de la répartition géographique des espèces (Wallace, 1881). Premièrement, il montre, à travers un grand nombre d'exemples, 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, bien que séparés par des milliers de kilomètres, la composition taxonomique des arbres et oiseaux du Japon sont bien plus proches que les compositions taxonomiques des îles indonésiennes Bali et Lombok séparées pourtant de quelques dizaines de kilomètres seulement. De plus, en s'appuyant sur les différences des faunes brésiliennes et africaines sous des latitudes similaires, il souligne la faiblesse du pouvoir prédictif des variables climatiques pour décrire les compositions fauniques. Au-delà des faits, ces comparaisons incitent à la réflexion : en deux points de la Terre, quels sont les mécanismes qui amènent à une ressemblance ou non des écosystèmes dans leur composition taxonomique. Son ouvrage se réclame d'une tentative de compréhension des raisons sous-jacentes à ces faits et il reconnaît toujours dans cette introduction la difficulté majeure pour arriver à une telle compréhension :

«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. »

La réponse apportée par Wallace est la suivante : une connaissance encyclopédique de la distribution des êtres vivants à travers le monde permet de relier les différents îles aux grands ensembles régionaux biologiques (que nous appelons aujourd'hui écozones). Il est intéressant de noter que le nom de Wallace est associé à la ligne séparant l'écozone indomalaise de l'écozone australienne (qui sépare notamment Bali et Lombok citées plus haut) à la suite de ces travaux publiés en 1860 (Wallace, 1860). Ces regroupements géographiques fondés sur la proximité taxonomique est la traduction que les distributions des espèces reflètent en partie une phylogénie des êtres vivants et sont alors autant d'arguments en faveur de la théorie de l'évolution [^chrono]. L'éclaircissement substantiel des répartitions géographiques des êtres vivants par l'évolution 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? Comment s'abstraire des singularités pour trouver des règles? Pour aller chercher ces règles, il faut attendre les travaux du milieu du XX^{ème} et particulièrement la fructueuse rencontre du mathématicien et biologiste Robert Helmer MacArthur et de l'entomologiste Edward Osborne Wilson qui conduit à l'élaboration 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). Leurs travaux théoriques ont été menés afin de dépasser les explications de la distribution uniquement en terme d'histoire naturelle comme ils l'indiquent eux même au dernier chapitre de leur livre de 1967 :

« 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 individuals 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. »

Les auteurs affirment ainsi la distribution des espèces doit sortir du royaume des contingences pour devenir un objet de science au sens où il peut et doit être manipulé aussi bien expérimentalement que par l'abstraction mathématique. Pour ce qui est du travail expérimental, le plus marquant demeure celui entrepris par Wilson avec son doctorant qui est aujourd'hui le célèbre écologue Daniel Simberloff qui ont directement testé la validité de la théorie des îles six petits îlots de mangrove dans la Bay de Floride (Simberloff and Wilson, 1969). Le travail d'abstraction mathématique a été surtout celui de MacArthur qui est contenue dans les développements mathématiques de la prolongée dans les annexes de son livre de 1972 (MacArthur, 1972). Leurs efforts conjugués ont donné le jour à une vision générale et puissante dans laquelle la présence sur une île donnée est le résultat de processus stochastique de colonisation et de contraintes locales conduisant à des extinctions contrebalançant les colonisations et amenant ainsi à un équilibre en terme de richesse spécifique sur l'île. Ils ont alors montré que l'apparence statique des distributions d'espèces était le résultat d'une dynamique et qu'en plus des indices à l'échelle d'un grand nombre d'île, la démonstration pouvait être expérimentale.

Importance des îles en Biogéographie

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 écologique 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 ainsi 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 ce qui les amène là. 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.

(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)

[chrono]: 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).

Définitions importantes

Je tiens ici à discuter de notions clefs pour lesquelles je donne des discussions volontairement courtes. Ce ne sont pas ces définitions qui m'intéressent mais leur articulation que je développe juste après.

1. **Écologie** : étude des relations entre les êtres vivants et de leur interaction avec leur habitat et des relations entre elles.
2. **Évolution** : étude des variations temporelles du vivant
3. **Espèces** : un ensemble identifié sur une base génétique qui échange et se reproduit (si sexués)
4. **Populations** : groupe d'individus d'une même espèce
5. **Biogéographie** : étude des distributions des espèces.

Il y a une intrication profonde entre l'écologie et l'évolution qui sont deux facettes difficilement séparables de la biologie. Les trois aphorismes célèbres repris par Schoener (2011a) en témoignent dans :

«Dobzhansky notoriously said in 1964: Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. »

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

Pelletier et al.(12) quickly followed with “Nothing in evolution or ecology makes sense except in the light of the other. »

La compréhension de l'écologie ne peut être faite sans une compréhension de l'évolution et inversement. Un parallèle fort existe entre l'histoire et la biogéographie et il est difficile de faire une bonne histoire sans comprendre les contraintes géographiques qui sont souvent le moteur de cette dernière. L'écologie est à la biologie ce que l'écologie est aux sciences humaines de même que l'évolution est la partie historique de la biogéographie : il est très riche de croiser les regards. Cette vision spatiale de l'écologie est ancrée dans la pensée de MacArthur et Wilson dans la préface de 1967 :

«Now we both call ourselves biogeographers and are unable to see any real distinction between biogeography and ecology. »

Pour des questions d'échelles il y a une distinction avec la biogéographie car les règles comportementales d'une sous-population ne sont pas étudiées à la même échelle que la distribution d'écophyles. Néanmoins il existe une très grande variabilité de la taille des distributions pour des individus de tailles ne variant pas d'un grand nombre d'ordre de grandeur

on parlera de macroécologie même si écoogologie global (*Global ecology and Biogeography* est le titre d'un des journaux prestigieux de la discipline et je ne m'explique pas la différence entre les deux termes)

La différence que je vois entre le terme écologie et biogéographie est que les travaux portent sur les ranges que l'on peut relier assez aisément à tout autre champ de l'écologie mais que les informations de l'information est une analyse parmi d'autre. On peut par exemple penser au développement récent de la génétique à l'échelle du paysage qui donne une information très complémentaire et révèle beaucoup de chose (Manel et al., 2003).

La compréhension de la répartition géographique des espèces s'articule autour de quatre composantes essentielles : les variables climatiques / biotiques les capacités de dispersion l'articulation est bien détaillée dans la dernière partie de Peterson et al. (2011).

Théorie et modélisation

Déterministes ou stochastiques

Il n'y a pas de meilleure manière les stats c'est sûr du stochastique et on peut mettre du stochastique avec une variance c'est le résultat d'un théorème mais il en est après moins que variance est quelques choses d'être utile et au bout aller des fois. On peut avoir un modèle déterministe qui explique tout mais

Le hasard est quelques choses qui est dans le dé ce que Monod dans le hasard et la nécessité appelle un aléa opérationnel certain pense alors que le dé est un faux hasard que la détermination des lois de Newton et des forces initiales est totalement déterminée et on peut donc prédire que le résultat du dé. Cependant c'est l'ensemble croisé de série de contingence qui amènent au hasard et dans une partie de Yatz il sera bien difficile d'obtenir un score souhaité... Mais le hasard pur existe-t-il ? Dans l'œuvre de Monod le hasard existe et c'est l'ADN polymérase à l'origine des mutations qui en est l'expression. mais l'ensemble des séries de combinaison

Lien entre les deux Une manière de voir les choses est de donner par Clark (et repris par Dom) pour on essaye

Clark a suggéré que stochastique n'est pas savoir et que le but c'est de passer du pas au maximum vers le déterministe. Dans leur défense de la théorie neutre Rosindell et al rétorquent que c'est plus subtil il y a des modèles déterministes chaotiques (et dont le développement avancé font au propriété statistique des attracteurs) que cela de même Gravel et collègues.. recherche que. Modèles en plus validés par des stats qui reposent sur des stochastiques. Argument d'Einstein Dieu ne joue pas au dé face à la quantique qui au final alors même que la gravité générale sans hasard pure sera fautive. Le chat de Schrödinger est peut-être vivant ici mais il est mort dans un autre univers.

Produire variance et moments d'ordre supérieurs...

Dans mon premier chapitre je fais appel à une chaîne de Markov qui est elle, un processus aléatoire mais qui peut

Correlative / Mechanism

Règle et contingence

Finalement le problème est aussi lié au problème d'échelle de travail ! il y a un problème d'échelle

Quand on se tourne vers les sciences de l'économie il y a un bon jeu de mots que j'ai entendu sous deux formes : - Les physiciens ont 5 règles pour expliquer 95% de l'univers et les 5% restants pour 5% - Les économistes ont prédit 12 des trois dernières crises économiques

Il y a un sentiment partagé avec l'écologie (beaucoup en commun dans la façon) d'administration/gestion de la maison que l'on recentre plus dans le terme familier que c'est la science de la maison, de l'habitat. et une complexité une légère jalousie des physiciens se serait qui ont des théories qui ont prédit des objets à une époque où pas les moyens de faire les installations Boson Onde gravitationnelle ou encore expliquer la loi de Fourier à partir de la mécanique statistique

Rassurons nous les physiciens ont encore bien des parties sombres à explorer : matière noire et énergie noire et du boulot en masse pour écologues / économistes peut-être que les formalismes que nous empruntons à ces disciplines ne sont pas les bons... Comme dit le phylogéographe Sachs dans sa biodiversité c'est trop historique qu'un concept comme le fitness n'est peut-être pas bien mis en équation dans une forme physique

Un acte d'abstraction pour des défis très concrets

ce n'est pas objectif, c'est se placer dans un cadre et c'est une façon de construire le raisonnement. Exemple on peut vouloir modéliser la probabilité d'interaction et alors on peut commencer par une probabilité de rencontre qui est simplement la probabilité de se détecter mais qui pourrait être calculée de manière complexe ou alors juste un paramètre.

Il y a différents niveaux la modélisation a pour but de donner une idée mais n'oublions pas qu'il existe une progression, un raffinement et qu'ultimement, le réalisme de la simulation permet d'obtenir précisément le phénomène donné et on peut aller très loin à partir d'imagination d'un aller-retour entre le réel et l'espace dans lequel on se place pour modéliser.

Même sur des dynamiques d'espèce l'échelle

Prendre quelques

Devons-nous prendre un modèle simple ou plus structuré quand on cherche la distribution des espèces à large échelle

Des courbes à fitter qui sont parfois les mêmes et donc peu informatives...

prendre deux oiseaux il y a une relation phylo mais écologiquement qui est la plus proche ? Qui a quel rôle ? Les traits permettent cette abstraction qui ne doit pas non plus laisser de côté la phylo, il faut bien sûr regarder tout pour avoir l'image complète

Un modèle existe en lui-même on pourrait se demander l'évaluation au regard de sa performance

Mécanismes et enjeux de la connaissance des distributions d'espèces

Biogéographie historique

La dominante du livre de Wallace est la dérivation et dès que le cadre conceptuel de l'évolution est sur bien tout semble faire grand sens. Le cadre majeur de l'interprétation est le résultat de processus profonds et long les mêmes indices que Wegener pour faire la théorie des plaques : la ressemblance d'espèce très éloignées. L'étude des îles à aussi de déterminer quelles îles appartiennent à une écozone (littéralement la région indienne et australienne) (Wallace, 1860) c'est ainsi que la ligne des écozones que sont l'indomalais et l'australasien

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 des 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 montré qu'en combinant des mesures physiologiques (dont le taux métabolique au repos, la température cumulée 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 climatique 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 montré 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 récents 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 clémentines 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'interactions 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 liens 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 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 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 [?] et les effets indirects (Wootton, 1994, Montoya et al. (2009)).

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

Capacités de dispersion et structure du paysage

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 ocntraintes et relié clairemnt les îles aux continent
- Metapopulation ont montré que différents porblème oour abirder (Leibold et al., 2004)
- Par essence stochatioque
- diversité => crombie crombie 1946 diversité d'habitat and coexistence (article repis dan MacArthur). => faarine and tube + broken caripopse de blé
- expérece de défoliation expérience reprise

Plasticité phénotypique et processus micro-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 changement 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 [?].

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.

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

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 impact dans sur 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 espoir de généralisation Crombie repris dans MacArthur => coexistence Problème de coexistence => non reproductibilité des ranges / stochasticité des ranges Frelon asiatiques => degat sur la nouvelle faune local msiaune augmentation ++ du nombre de liens... reconfigurations des réseaux locaux. => ou est le cursiveur dans l'histoire (evolution) 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 experience de perte de la biodiversité => et hope une histoire différenciés

CCL intermédiaire : information dans les ranges / on peut maintenant essayer de passer au cadre interprétatifs de la thèse.

Cadre théorique de la thèse

Grandes théories en Biogéographie

L'importance des îles en biogéographie

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

Pourquoi les îles en fait isolé flux et gros contraste mainland - island alors qu'elles sont proches..

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 répartitions 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.

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

=> 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 lasuorise de auiteure eux meme => publications récentes qui repartent de la théorie des îles ; l'ecolet Warren et gravel and all

Dans la réédition de 2001 [] 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

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.

Hasard et nécessité

stochasticité

Dans la Biogéographie des îles

immigration => hasard extinction nécessité

Développements théoriques en Biogéographie

equilibre => equation 3-3 repartir de 3-3

Chapitre 2 TIB

area and number $S = CA^z$ ($z \in [0.2, 0.35]$) mais des exeptions C taxon dependance similarité avec les eation allometriques sample nom isolé même relation mais z différent

Preston 1962 a lié species abundance et

La TIB : un modèle simple donnant une vision puissante

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 Iles (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 .

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

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) [?, ?].

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 [?].

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 [?] 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.

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 [?, ?, ?]. 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 [?]. Si l'on considère des espèces mobiles, il est problématique de négliger leur mouvement, la dispersion et ses limites doivent alors être

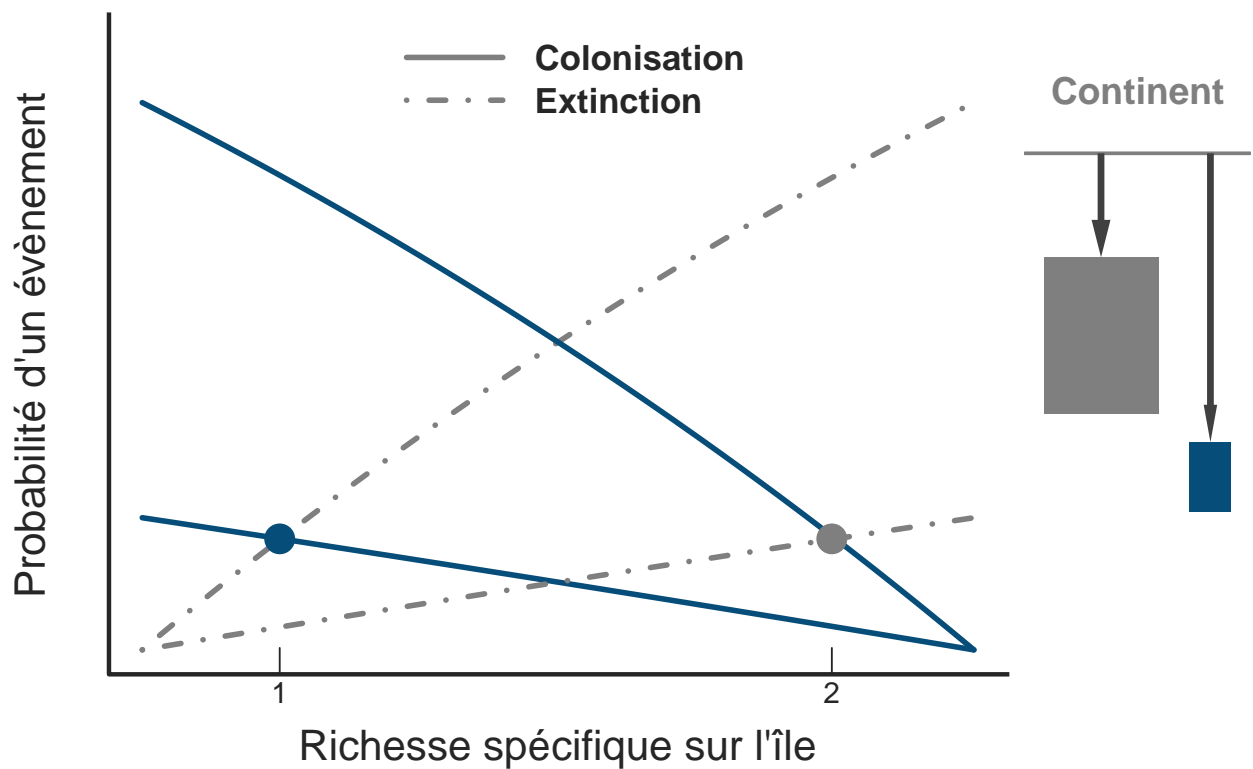


Figure 1: **La Théorie de la biogéographie des Îles.** L'évolution des taux de colonisation et d'extinction est présentée pour deux îles aux caractéristiques différentes. Les tailles relatives des îles et les distances qui les séparent du continent sont schématisées à droite du graphique, les couleurs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

incorporés dans les modèles de distribution [?]. 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 [?, ?] 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 [?]. En guise de réponse, les MDE 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 [?]. 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 [?]. Enfin, en construisant des réseaux basés sur la cooccurrence des espèces, Araújo *et al.* revisitent le problème de l'interdépendance des espèces [?] : ils s'interrogent sur la résistance des réseaux de cooccurrence obtenus face aux futurs changements 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 [?, ?]. 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 [?] et de la théorie métabolique [?]. 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 [?]. 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.

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. MCann Preface

L'objet de ma thèse est sur la distribution des espèces et les interactions et ce que la conjonction de tout ça. Elle est le plus souvent des articles qui sont de mon point de vue plus une réflexion des idées et pas nécessairement des démonstrations formelles et fermées mais la tentative de trouver des ouvertures d'appliquer des outils de manière un petit peu différente pour donner, ce que cherche tous les docs à donner de l'originalité mon travail. Chemin faisant j'ai passé bien du temps derrière l'ordi pour lire analyser faire des modèles mathématiques ensuite implémenté in silico. Dans cette introduction je ne peux donc pas faire l'impasse sur une mise en contexte générale de la biogéographie avec ces apports historiques ces contraintes mais aussi l'âge dans lequel nous sommes et les défis mais aussi toutes les aspects d'ordres computationnelle parler de modélisations de ces enjeux et valoriser les modèles théoriques fondamentaux qui

s'éloignent parfois de la réalité mais sans jamais la déconsidérer.

Les paragraphes sont pour l'instant mis à titre indicatif avec aucune contrainte en terme de taille c'est juste pour y mettre les idées qui me viennent.

Dans la première partie de cette introduction je fais un tour très large de notion d'horizon biogéographie / pilier théorique / besoin d'hypothèse en biogéographie et finir sur la modélisation. Pour dans un deuxième temps les articuler autour de questions précises

P2

La niche c'est quoi on a deux définitions ultra classiques mais elles sont très problématiques. Il y a des tentatives de synthèse mais le problème est toujours là.

Partir du développement de la niche et des hypothèses clés 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 faibles échelles Letten et al. (2015) répartition hydrologique les hypothèses sont que qui explique selon les différents besoins des espèces (principes de la niche) que besoin différents de répartition des espèces. Cette idée est

A large échelle 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.

Les interactions c'est quoi ce qu'on en fait.

Les interactions quelles pourraient être leur conséquence à large échelle ?

Mais au-delà de cela il y a un besoin de règles. L'écologie cherche ces règles et essaye de faire le max sans trahir de succès. Les traits sont un grand espoir. 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 débattues théories neutres 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 l'un ou l'autre.

Exemple historiques 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.

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 a déjà montré sa pertinence sur plusieurs exemples. Cirtwill and Stouffer (2015)

Les relations de la biogéographie

Relation diversité des habitats Relation aire quantité d'espèces SAR / relation de la biogéographie des îles Compromis entre aire et hétérogénéité...

Conclusion

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)

Predire la répartition future des espèces

On fait des atlas des 2 des entités avec un échantillon historique mais est-ce là important pour comprendre le réseau ? Hortal et al. (2011)

Bien sûr un objectif central est d'être en mesure de prédire la répartition des espèces L'écologie avance avec des rêves mais des pièces manquantes le lien entre les espèces et le foodweb le lien entre la présence des espèces et le fonctionnement. Il y a des problèmes fondamentaux et qui sont complexes. Par exemple les espèces peuvent avoir été invasives et causé des dégâts sur les écosystèmes, il y a les exemples de l'Australie véritable laboratoire avec les boeufs les crottes les importations mais d'un autre côté ça fonctionne encore.

Pour la prédiction de la distribution d'espèces le processus est simple et bien expliqué dans le livre de Peterson. Finalement l'effort consiste à trouver les contraintes environnementales qui sont les bonnes et ce placé ensuite un certain nombre de

contrainte peuvent être les même il y a de nombreux avantages à une telle méthydoes compréhensible empiriquement fondé, intuitivement quand on va dans des endroits humides ou sec on connaît bien la différence de type d'écosystèmes mais il faut rajouter bien des couches. Ainsi la possibilité de colonisation est pour ça que des écosystèmes sont aussi éloignés mais pas les mêmes espèces dessous. Rajouter l'histoire évolutive pour bien comprendre la co-evolution des hummingbirds (cf mail de Bo)

La bonne unité d'analyse ? D'où partir ?

=> Faire un exemple tout automatiser et stocker sous Github.

Les systèmes écologiques sont des systèmes transitoires par excellence et on veut qu'il soit stable mais il y a une contingence encore assez dure à admettre les systèmes que nous observons sont on cherche à les modéliser mais il faut pas oublier qu'ils ne resteront pas et qu'ils sont peut-être entraînés de disparaître que les moteurs de l'évolution rebat lentement les cartes

Modéliser

'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.' Kojima

Tentative de modéliser toutes les espèces à l'échelle de la terre entière alors qu'on est capable de générer des dynamiques chaotiques à partir d'une seule espèce. Attention je ne veux pas dire que les premières tentatives sont vaines et je ne méprends pas sur la dynamique chaotique, j'indique simplement que s'il y a des cas de population isolés où la dynamique ne peut être connue sans une précision initiale sur les conditions initiales on peut se demander comment cela peut être extrapolé. Mais en outre il y a quelques choses d'intéressant à connaître l'abondance exacte peut-être connue à une échelle de temps courte = météo alors peut-être qu'à l'échelle plus large des entités plus grandes = climatologie de la biodiversité !

approche modulaire => rupture de symétrie

J'explore quelques dualités propres à l'acte de modélisation que j'applique ultimement au champ de la biogéographie

Le rôle des interactions dans la distribution des espèces

Interaction et biogéographie

Accent sur les cascading effect est surtout un problème de l'instabilité (???) Il ya 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 problèmes sur prévoir les services écosystémiques et c'est appuyer par Cahill et al. (2013) qui nous indique en somme que le changement des interactions bioiques et la voie privilégiée d'extinction dans un contexte de changement climatique

On nous fait miroiter que finalement que l'érosion de la biodiversité est dramatique et le ressort actuel pour faire un levier face à cela c'est les services écosystémiques qui sont actuellement l'argument choc pour renforcer la production de la nature. Il y a un côté pervers qui est la financiarisation et la substituabilité l'argent peut alors être utilisée pour intervenir ou alors remplacer un type d'écosystème par un autre ailleurs... En fait on a l'impression que c'est pas un principe de précaution qui est invoqué et ultimement il est vraisemblable que la destruction de la nature tel que nous la connaissons soit dans le futur un générateur de conflit... et ultimement on a à craindre de faire une planète invivable pour nous même.

Mais les changements sont des remplacements et pour la conservation on peut se demander la stratégie. Dans son article 'Don't judge a species on their origin' Mark Davis prend à revers un certain nombre d'idées reçues et souligne que les effets des envahisseurs peuvent être positifs Davis et al. (2011).

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

L'évolution = le hasard et la nécessité est un moteur de la répartition mais aussi la composante historique de la biologie. Cette dimension fascinante implique aussi nous focalisé sur des explications singulières souvent pas évident qui permettent de conformer le type de facteurs impliqués dans la variation des rangées mais nous amène pas encore à trouver des règles précises.

Wallace conclut : 28 qu'une théorie générale doit tenir compte des variations de rangée et proximité des espèces proches et des chevauchements.

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

chap 2 geographical ecology

il prend comme exemple la compétition entre oiseau 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 fauvelles *Crateroscelis robusta* et *C. runa*

Mais le 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 rangs est-ce cela qui conduit les écologistes à être des statisticiens. et l'info dans l'ADN

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.

Interactions écologique et TIB

Wilson grand entomologiste spécialiste des fourmis et MacArthur mathématicien + biologiste très oiseaux sont pleinement conscience et même comportent ce que peut avoir la biogéographie c'est même souvent évoquer dans la théorie mais jamais inclus la théorie des

Une question d'échelle

Se problème est d'une grande importance. L'écologie porte sur l'ensemble du monde vivant quelque soit leur taille mais les différents champs ne sont pas toutes relatives à la même échelle alors il y a bien des échelles de temps, les échelles spatiales mais il y a le niveau d'organisation. Il est bien important de comprendre cela !

Un schéma avec des variables qui émergent avec différents paramètres et quelques exemples de théorie! (DEB Evolution foodweb...) et l'action de

Repartition des espèces des passages historiques dans l'origine des espèces et dans Wallace. Le principe même de l'écologie (la définition de l'écologie). On arrive à l'idée de la niche. Exemple historiques. Dans son ouvrage, le grand biogéographe Wallace reconnaît en introduction le caractère fascinant de la répartition de la biodiversité des îles avec des faits intrigants quant à la faune et la flore. Ainsi il constate qu'il peut y avoir plus de différence entre île très éloignée et deux îles très proches. Il écrit que la faune et la flore sont plus dissimilaires entre les deux piles des Galapagos Bali et Lombok qu'entre Hokkaido (Japon) et La Grande Bretagne ou encore la Nouvelle Zélande et l'Australie,

Exemple classique de Grinnell et des Trasher + évolution avec les caractères de déplacement.

Nous accumulons des preuves quand aux impacts du changement anthropique. A différentes échelles la diminution de la biodiversité, changeant en composition Taranu et al. (2015) De Roos et al. (2008)

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

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 communities have 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."

Oubli de ce facteur important de

Les 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 montré 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 [?] introduit 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 [?].

Une question d'échelle

Question d'échelle La biogéographie avec au moins 3 problèmes d'échelles

=> spatiale peut-on avoir d

=> temporelle plus on augmente plus l'empreinte historique est forte => grands événements géologiques (laciation mouvement des plaques) biogéographies historiques mais aussi forme un pool d'espèces

=> Mais aussi l'échelle taxonomique : la relation entre espèce est décrite à l'intérieur des taxons les relations allométriques à l'intérieur des taxons E O Wilson a commencé à rapporter des relations sur les formes les exemples du livre sont herpète faune (reptile plus amphibien) mécanisme => diversité de milieu

contre exemple des chauves souris

rq : ce sont elles qui limitent. Rôle des prédateurs. Rôle local majeur.

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 attendant 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 interrogation 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.

Étendre la théorie de MacArthur et Wilson

Comprendre les conséquences en terme de co-occurrence

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.

Potential interactions

Vespa aussi au Amérqieu la densit. des traffic. . .

Multi couche de distribution dans le cas du frelon asiatique Villemant et al. (???) ont montrés que superposition du genre *Vespa* et notamment au niveau asiatique énormément aisé l'inférence se fait sur des données qui comporte une empreinte de condition et localement éteinte alors que possiblement contrainte qui ne seront pas en France. . .

Décrire l'organisation spatiale des êtres vivants et en comprendre les mécanismes sous-jacents, tels sont les objectifs ambitieux de la biogéographie [?]. 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 [?]. Cependant, pour y parvenir, des défis techniques et théoriques majeurs restent à surmonter [?].

Chercher des signaux de co-occurrence

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

Information dans les distributions

Aller de l'avant

DEB

C'est impressionnant de voir comment un auteur en repartant de simple considération telle que la taille le volume peut arriver à construire une théorie à la fois simple, fondée et predictive. mettant de la cohérence dans une accumulation de fait.

=> problème SDMS quand inférence fait sur les données d'espèces la force c'est d'avoir des mesures ++ et indépendante quelque part c'est vrai mais la source d'information est très brouillé et on peut se demander se que l'on peut obtenir comme information. . . .

Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des propriétés mesurables sur les organismes en relation avec leurs performances et leur rôle dans l'écosystème [?]. 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) [?, ?, ?]. 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 [?]. 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 [?]. 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 [?]. %DG: je comprends cette citation de Mouillot, mais juste une mise en garde contre ce type de référence. Mouillot se base sur l'hypothèse que les traits nous informent du fonctionnement, sans jamais documenter cette relation. Ce qui est souvent le cas, et par conséquent contribue à bâtir des mythes dans la littérature qui à l'occasion ne sont pas toujours bien appuyés. L'approche par traits est un bel exemple, on a édifié rapidement une structure conceptuelle sur les traits, mais on n'a pas solidement appuyé le concept sur de bonnes bases empiriques.

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 [?]. 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 [?, ?]. 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 [?, ?] 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 [?] à partir des relations de masse du corps entre proie et prédateurs [?]. 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 [?, ?].

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

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

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

Davis, M. a, Chew, M.K., Hobbs, R.J., Lugo, A.E., Ewel, J.J., Vermeij, G.J., Brown, J.H., Rosenzweig, M.L., Gardener, M.R., Carroll, S.P., Thompson, K., Pickett, S.T. a, Stromberg, J.C., Del Tredici, P., Suding, K.N., Ehrenfeld, J.G., Grime, J.P., Mascaro, J., Briggs, J.C., 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474, 153–4. doi:10.1038/474153a

De Roos, A.M., Schellekens, T., Van Kooten, T., Persson, L., 2008. Stage-specific predator species help each other to

persist while competing for a single prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 13930–5. doi:10.1073/pnas.0803834105

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

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

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

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

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.

Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., Taberlet, P., 2003. Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 189–197. doi:10.1016/S0169-5347(03)00008-9

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., 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.

Peterson, A.T., Soberon, J., Pearson, R.G., Martinez-Meyer, E., 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

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

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., 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

Taranu, Z.E., Gregory-Eaves, I., Leavitt, P.R., Bunting, L., Buchaca, T., Catalan, J., Domaizon, I., Guilizzoni, P., Lami, A., McGowan, S., Moorhouse, H., Morabito, G., Pick, F.R., Stevenson, M.A., Thompson, P.L., Vinebrooke, R.D., 2015. Acceleration of cyanobacterial dominance in north temperate-subarctic lakes during the Anthropocene. *Ecology Letters* 18, 375–384. doi:10.1111/ele.12420

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.

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