

# 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'évolution<sup>1</sup>, 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,<sup>2</sup> 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<sup>e</sup> siècle que des réponses convaincantes émergeront avec la fructueuse rencontre du mathématicien et biologiste Robert Helmer MacArthur et du myrmécologue Edward Osborne

<sup>1</sup> 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).

<sup>2</sup> 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.<sup>3</sup>

## 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 (Daniel S Simberloff and Edward O 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'espèce 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 (???). 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) est dans

---

<sup>3</sup> 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.

l'affirmation qu'il faut repenser les contraintes conjointes 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. » (Pellitier, 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 null 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 terres<sup>4</sup>, 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 prédiction fiables (M. V. 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.<sup>5</sup> Le problème n'est pas tant de dénigrer une

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

<sup>5</sup> 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 à des propriétés bien connu. Ainsi un organisme modèle est un organisme sur lequel souvent facile à élever et manipuler sur lequel beaucoup de connaissance nt été établis et qui sert d'unité empirique à travers un ouo plusieurs laboratoires. Quand on travail sur des modèles statisique, on connaît exactement le type de corrélation que l'on entreprend. De même pour un travail de modélisation mathématique, la description du modèle est contenu 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*<sup>6</sup> 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 prédiction 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 on plus de faciliter pour penser en termes mathématiques et d'autres en termes expirimentaux. 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 basics assumptions and the empirical facts. Here mathematics is seen in its quintessence : no more, but no less, than a way to think clealy. »

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

### **Nouvelles prédictions**

Après l'établissent d'un théorie suportée par un certain nombre de fait, le cadre conceptuel qu'elle propose étant travailler autour de travaux expérimentaux et de modélisations, de nouvelles prédictions émergent. La vérificaton des

---

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

prédictions autour de nouvelles expériences et si elles sont vérifiées la théorie en sera renforcée. Ces dernières années, la physique nous a donné des exemples très importants ces dernières années de vérification de théorie énoncée bien avant que les outils permettant de mettre au point leur vérification existent : la détection, validée en 2012, du Boson de Higgs dont l'existence a été prédite énoncée en 1964<sup>7</sup> et la détection des ondes gravitationnelles cette année soit 100 ans après qu'Einstein en ait prédit l'existence (Waldrop, 2016). Dans le cadre de la biogéographie, la validation d'une théorie puissante en Biogéographie pourrait être possible si les aires de répartition futures sont prédites correctement et si les pertes d'espèces, les conséquences de l'introduction de telles ou telles espèces sont validées. Pour y parvenir, cela demande d'être en mesure de connaître l'ensemble des mécanismes qui interviennent dans le tracé des aires de répartition, comment ces processus interagissent et quels sont leurs importances relatives.

## Répartition géographiques des espèces, les forces en présence

### Biogéographie historique

Il s'agit du récit des variations temporelles à large des échelles temporelles. C'est dans l'étude de la proximité des taxons mais aussi des fossiles éventuels que l'on déchiffre comment certains groupes ont colonisé tels ou tels lieux. La théorie de la dérive des continents établie par Alfred Lothar Wegener, notamment basée sur la similarité de fossiles trouvés sur des continents très éloignés, implique que des groupes éventuellement proches il y a des millions d'années ont été séparés et on donne naissance à des lignées différentes. Aujourd'hui nous sommes capables de retracer ces liens de parenté à l'aide de phylogénies moléculaires sont des outils très efficaces pour comprendre depuis quand les différents taxons ont été séparés. Par la comparaison des génomes mitochondriaux, il a été montré récemment que les lémuriens (primates malgaches) ont été séparés de toute autre lignée de primates il y a 60 millions d'années environ (Finstermeier et al., 2013). Une autre partie du travail devant ces faits est de comprendre quels ont été les mécanismes qui ont conduit à l'isolation de ce groupe de singes à Madagascar et à la construction des communautés que nous observons actuellement (Razafindratsima et al., 2013).

Les processus de grande amplitude temporelle sont cependant dominés par le poids historique et prédire un phénomène tel que l'extinction des dinosaures n'est chose aisée qu'une fois qu'il s'est déroulé. Cela dit, en regardant des événements plus récents, certains mécanismes peuvent être mis en jeu. Ainsi, l'étude de la diversification des bouziers entreprise par Joachim Hortal et collègues (Hortal et al., 2011) montre que la dernière glaciation qui a contraint le range de ces espèces sensibles au froid, a laissé des empreintes encore visibles dans la diversité de ce groupe : la limite de la thermocline 0°C durant le dernier maximum glaciaire (il y a 21000 ans environ) sépare les zones de fortes diversifications en bouziers. De plus, ils montrent que la diversité phylogénétique des espèces plus au nord, c'est-à-dire plus tolérante au froid, est un sous-ensemble phylogénétique très restrictif, c'est à dire que peu de branches de ces bouziers sont à l'origine des colonisations nordiques. Ainsi après une contraction des ranges, il y a une empreinte sur la diversification des espèces et

<sup>7</sup> Pour plus de détail au bulletin du CERN [<http://cds.cern.ch/journal/CERNBulletin/2012/28/News%20Articles/1459456?ln=fr>][<http://cds.cern.ch/journal/CERNBulletin/2012/28/News%20Articles/1459456?ln=fr>]

ceux malgré leur capacité de dispersion (Hortal et al., 2011).

## **Capacités de dispersion**

La remontée nordique des bouziers depuis le dernier maximum glaciaire signalé au paragraphe précédent est sans doute liée à des événements de dispersion individuel. Au cours de leur vie, les bouziers parcourent de grandes distances à la recherche de nourriture, s'ils établissent leur terrier un peu plus au nord au fil des générations, l'aire de répartition s'étendra également plus au nord à condition que les mouvements individuels soient assez abondants pour permettre à une population de se pérenniser en ces nouvelles latitudes. Ce qui est vrai pour ce groupe d'espèce mobile l'est également pour des espèces sessiles comme les plantes qui possèdent également des capacités de dispersion liée à la dissémination de leurs semences par des mécanismes très diversifiés. Ce rapport à l'espace des différents organismes est une forme de diffusion: des mouvements stochastiques qui aboutissent pour des questions de probabilités à une augmentation de la répartition, mais cette diffusion n'est pas complètement libre.

Plusieurs types de contraintes limitent l'élargissement de l'aire de répartition d'une espèce. Si on se focalise sur une espèce terrestre, les mers et les océans sont des obstacles majeurs à la colonisation de nouvelles terres. À l'échelle régionale, les rivières, les hauts reliefs peuvent limiter fortement la dispersion d'une espèce. De même pour les plantes disséminées par le vent, ces derniers peuvent fortement influencer la vitesse et la direction de la propagation des espèces. Enfin à l'échelle du paysage, il existe très souvent une mosaïque d'habitats qui sont plus ou moins favorables à la dispersion d'une espèce. Toutes ces possibilités sont complexes à intégrer et c'est en partie pour cela que la théorie en Biogéographie a été fondée sur les îles : les flux de colonisateurs sont plus faciles à identifier.

L'expérience historique de Simberloff et Wilson dans laquelle ils ont éradiqué la faune de six îlots de mangrove rouge dans la Baie de Floride a montré qu'en une année, la richesse spécifique en insecte était similaire à celle constatée avant de commencer l'expérience (Daniel S. Simberloff and Edward O. Wilson, 1969). Ainsi, les événements de colonisation bien qu'individuels peuvent être assez fréquents pour et conduire à l'établissement de population et même d'une communauté locale d'insecte. Cette abondance des migrants est aussi à traduire en terme génétique car plus il y a et fort plus il conduit au brassage de la communauté locale avec la communauté régionale, les espèces ont donc des probabilités moindres de se séparer.

À l'échelle d'un continent, malgré les divers obstacles physiques existant, il est très probable qu'une espèce donnée puisse, en un temps plus ou moins long, atteindre n'importe quelle zone du continent. Cependant, le plus souvent, les aires de répartition des espèces sont le plus souvent limitées à une portion du continent. Pour comprendre ces restrictions, il faut invoquer des différences d'adaptation des espèces aux différentes conditions environnementales.



## Contraintes abiotiques et niche fondamentale

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* en 1972 mais aujourd'hui *Carnegiea gigantea*). Ce résident des hameaux du désert de Sonora (bordé à l'ouest par l'océan pacifique) est sensible au gel et ne peut pas 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, il semblerait que l'abondance des pluies hivernales ne lui soit pas favorables. En s'appuyant sur les conditions climatiques actuelles dans lesquelles le cactus se développe, des résultats récents prédisent que dans le cadre des changements climatiques, *Carnegiea gigantea* trouvera refuge à des altitudes supérieures mais que ce mouvement pourrait être entravé par l'augmentation de la fréquence des feux (Springer et al., 2015).

Cette démarche de croisement de la limite des aires de répartition avec des variables climatiques est une forme répondue de la détermination de la niche écologique d'une espèce. Le concept de niche est très débattu en écologie et son caractère élastique s'accompagne un certain nombre de problèmes<sup>8</sup>. Afin d'éviter ces problèmes je parlerai de la niche au sens de Grinnell qui en tentant d'expliquer la restriction de la répartition du California Thrasher, Joseph Grinnell écrit :

An explanation of this restricted distribution is probably to be found in the close adjustment of the bird in various physiological and psychological respects to a narrow range of environmental conditions.

Dans cet article il montre que la présence du California Thrasher est corrélée avec des températures chaudes et une humidité suffisante (Grinnell, 1917). Au-delà de la niche mesurée, c'est la recherche des conditions possibles d'existence qui est importante, la niche dite fondamentale. La démarche de caractérisation de cette niche a été poussée à son paroxysme dans l'article de Michael Kearney et Warren Porter sur le gecko nocturne australien *Heteronotia binoei* (Kearney and Porter, 2004). Ils ont montrés qu'en combinant des mesures physiologiques (dont le taux métaboliques au repos, le température cumulée nécessaire au bon développement des oeufs et des mesures de températures caractéristiques) avec des données climatiques, ils obtenaient une bonne concordance des probabilités d'occurrence et des observations, ce qui justifiait la démarche prédictive s'appuyant sur des scénarios de changement climatiques pour aller essayer de comprendre les répartitions futures.

De manière générale, la méthode est la recherche de facteurs abiotiques limitants la répartition géographiques qui sont supposé refléter les contraintes physiologiques. Au niveau du Panama, par exemple, Engelbrecht et al. (2007) ont montrés que les distributions locales et régionales de 48 espèces d'arbres étaient bien expliquées 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 sont des solutions techniques (statistique) pour l'application de la méthode générale que je viens d'énoncer (Elith et al., 2006, Elith and Leathwick (2009)).

---

<sup>8</sup>En 1957, Hutchinson propose de voir la niche écologique comme un hyperespace (un espace d'un grand nombre de dimension) dans lequel une espèce peut se développer. Le problème est de savoir quelles sont les dimensions et notamment si les autres espèces sont parmi ces dimensions. Une tentative a été proposée de parler de la niche comme un espace où le taux de croissance net est supérieur à 0 (???) malgré l'aspect plus quantitatif, le problème est de trouver une méthode générale pour le calculer.

L'engouement actuel autour de ces modèles est lié à l'espoir de pouvoir faire des prédictions fiables sur les variations des aires de répartition dans un contexte de changement climatique. Cette démarche semble être pertinente pour de nombreux exemples de changements récents de répartition, par exemple en 2009, Tingley et collègues 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 (Tingley et al., 2009). Une autre justification de l'utilisation abondante des SDMs est la relative facilité de mise en application de ces méthodes grâce à l'abondance des données climatiques et d'occurrence et au partage des implémentations numériques de ces méthodes statistiques. Pour le premier type de données, WorldClim propose des données à l'échelle mondiale gratuitement téléchargeables (voir <http://worldclim.org>, Hijmans et al. (2005)). Pour les données d'occurrence, plusieurs initiatives proposent des données gratuites dont les plus exhaustives sont celles que l'on trouve sur le portail de données sur la biodiversité à l'échelle mondiale GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*, voir <http://www.gbif.org>) malgré des biais liés à des efforts différents dans les différentes régions du globe (Beck et al., 2014). Enfin pour ce qui est du partage de la, en écologie cela se traduit avec le logiciel R (R Core Team, 2015) et des packages comme bioclim ou plus récemment +++, qui facilitent la mise en place d'une série d'analyse.

Un des principaux problèmes posés par la facilité et l'abondance de ces approches est le manque de regard sur l'application d'alternative et la faible remise en question sur les hypothèses sur lesquelles elles reposent. Le message délivré par les SDMs doit être pris comme une potentialité : étant donné les conditions actuelles dans lesquelles une espèce est trouvée et la connaissance des variations de ces dernières basée sur des modèles climatologiques relativement fiables, s'il n'existe pas d'obstacle majeur de mouvement alors il est probable que l'espèce suive ces conditions climatiques, ce qui nous permet de savoir où sera l'espèce demain. Ce message est délivré en supposant que 1- une forme d'équilibre des espèces et des conditions climatiques et 2- que les espèces sont indépendantes (Jeschke and Strayer, 2008). Ces deux hypothèses sont très fortes et demandent un examen approfondi, dans la mesure où ma thèse porte sur la seconde, je propose de la discuter dans le paragraphe suivant en abordant les liens qui existent entre les espèces.

## **Réseaux d'interactions : interdépendance des espèces**

Au 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 (MacArthur, 1972). 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 (*pinon-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 de basse-altitude où son compétiteur doit dépenser beaucoup d'énergie pour se réfugier dans un arbre, elle devient pénalisante lorsque l'abondance des arbres augmente et facilite la fuite de *E. umbrinus* (???). La ségrégation locale des deux espèces reflète donc bien une interaction biotique, il y a une information comportementale dans ces aires de répartition.

Au-delà de la compétition, l'écologie des réseaux nous montre aujourd'hui la difficulté de concevoir les espèces comme étant des entités indépendantes, elles sont reliées par des relations de natures très diverses. Les relations trophiques sont les plus évidentes, il existe cependant une myriade d'interactions non trophiques qui affectent aussi la démographie des espèces (voir Kéfi et al. (2012) pour une relexion sur le sujet et une classification de ces interactions). De plus, aucun argument théorique ne justifie actuellement la primauté d'un type d'nteraction 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 niveau trophiques (Kéfi et al., 2015).

L'écologie des réseaux est traversé de débat dont le plus important est vraisemblablement celui de la relation qu'il existe entre la diversité spécifique d'un écosystème et sa stabilité (May, 1973, McCann (2000)). Autour de cette question, l'écologie s'est considérablement enrichi en terme d'outils mathématiques. Une preuve récente de cette idée est la mise en évidence par Stefano Allesina et Si Tang du caractère destabilisant des interactions de compétition et de mutualismes et stabilisant des relations trophiques (Allesina and Tang, 2012) qui est l'application d'un résultat mathématique récent établi par Terence Tao et Vam Vu (Tao et al., 2010). Les réseaux contiennent de nombreuses informations sur les relations entre espèces et résume un certain nombre d'information sur l'écologie des population. A mos sens, les réseaux d'interactions sont à placer au coeur d'une théorie intégrative de la biogéographie pour la renouveler. Cette idée n'est pas seulement la mienne, MacArthur et Wilson l'ont clairemnt énoncé au dernier paragraphe de leur théorie de la biogéographie avec 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. »

Et pour appuyer cette phrase dans son entièreté, je développe un certain nombre d'idées relatives à l'importance des échanges génétiques.

## **Echanges d'informations génétiques et processus micro-evolutifs**

La vie, telle que nous la connaissons, pérennise l'information accumulée au cours du temps via à un support moléculaire, l'ADN. J'ai déjà évoqué que les informations véhiculées par cette molécule pouvaient permettent d'établir des relations de parenté entre les espèces. Cette possibilité est rendue possible par les mécanismes qui la modifient. L'information génétique d'un individu est un ensemble de base qui contient l'ensemble de l'information pour assurer le développement de l'individu. Néanmoins, le code génétique de certaines cellule de l'individu peut être modifié (des mutations) et être trasmis à la descendance. Sous certaine condition la mutation peut rester dans la population. bien loin d'être une combinaison précise de pair de bases, l'ADN d'une espèces est un ensemble de possibilités, de versions de ce code possible mais contraint par un certaines règles. Pour schématiser, les échanges de gènes douvent rester possible entre individus d'une même espèce. A l'échelles de populations, tant que les échanges d'informations sont importants la compatibilité est assurée mais lorsque ces échanges diminuent ou même cessent, les supports d'information peuvent

alors diverger et à terme empêcher les échanges ce qui conduit à la distinction deux espèces. Bien que cette vision soit très simplifiée, elle permet de comprendre que l'ADN de deux espèces puissent refléter leur lien de parenté qu'il permet l'établissement d'une phylogénie moléculaire.

Cela étant dit, les cause de la divergence de l'ADN sont multiples mais ce qui m'intéresse ici, ce sont que les variations puissent engendrer un différentiel démographique positive dans un milieu nouvellement exploré par une population alors que cette même variation dans un autre milieu ne l'était pas. La vitesse des mécanismes semble bien plus rapide au point qu'il puissent être clef dans les changements climatiques (Lavergne et al., 2010). En 2009, Joan Balanyá et collègues publient un article dans lequel ils comparent la composition génétique de la mouche *Drosophila subobscura* entre des échantillons contemporains et des échantillons prélevé 24 années auparavant en Europe et Amérique (où elle a été introduite accidentellement). Leurs résultats montrent que dans les zones de réchauffement climatique avéré, il y a aussi un changement de la composition génotypique avec une plus grande importance des génomes adaptés au température plus chaudes (Balanyá et al., 2006).

La preuve des conséquences des variations génétiques rapides et des conséquence sur la démographies des populations poussent les chercheurs à se demander si négliger ces processus dans les travaux de dynamiques de populations n'est pas problématique (Pelletier et al., 2009, Post and Palkovacs (2009), Schoener (2011b)). Takehito Yoshida et collègues montrent que la réponse des algues vertes unicellulaires *Chlorella vulgaris* aux rotifères *Brachionus calyciflorus* conduit à un changement dans la fréquence et la phase des cycles de la dynamiques proie prédateur (Yoshida et al., 2003). En 2009, une étude basée sur un suivi de plus de 20 ans d'une population de moutons Soay sur l'île d'Hirta dans l'archipel de Saint-Kilda (au nord-est de l'Écosse), Fanie Pelletier et collègues établissent les variations dans la taille corporelle des ovins, d'origine génétique, et les variation dans leur survie et leur reproduction, ils démontrent alors que les facteurs génétiques peuvent contribué jusqu'à 20% de la croissance de la population certaine année. Les conséquences des dynamique eco-evolutive et l'intégration des flux d'information génétiques sont certainement capitaux pour comprendre la biodiversité de demain (Sexton et al., 2009, Lavergne et al. (2010)), nous sommes face à un enjeu appliqué important et pourtant nos connaissances fondamentales restent insuffisantes. Pour illustrer ces lacunes et l'urgence dans laquelle nous nous trouvons, je discute d'un exemple concret : l'invasion européenne du frelon asiatique.

## **L'invasion européenne du frelon asiatique**

*Vespa velutina* est une espèce présente depuis le nord-est de l'Inde jusqu'à l'est de la Chine et frelon asiatique est présente du nord est de l'Inde et sur une bande est ouest du nord de l'Inde à la Chine et de la péninsule et de l'Indochinoise à l'archipel indonésien (Villemant et al., 2006). Dix sous-espèces sous identifié dont *Vespa velutina nigrithorax* qui a été observé pour la première fois en France en 2004 dans le Lot-et-Garonne chez un producteur de bonzaï qui importe régulièrement des poteries du Yunnan (Villemant et al., 2006). Ce frelon se nourrit d'abeilles qu'il plaque au sol lors de leur retour à la ruche chargées de pollen. Les conséquences sont désastreuses et ce même dans les zones d'origine. L'abeille asiatique (*Apis cerana*) est certes capables de tuer un frelon en l'entourant et le tuant en hyperthermie augmentant

la supplantant en augmentant la température mais les attaques répétées affaiblissent la ruche car les ouvrières se consacrent moins à la recherche de pollen. L'abeille européenne (*Apis mellifera*) est capable d'utiliser la même stratégie de défense mais avec une efficacité moindre (Villemant et al., 2006). Ce frelon représente un danger pour l'entomofaune mais aussi menace un secteur déjà affaibli, l'apiculture. Le problème est de connaître les zones potentielles et essayer de mettre en place des mesures de prévention et d'éradication de cette espèce invasive.

En 2006, le frelon s'étendait largement en Aquitaine et voyait son aire de répartition s'étendre sur une bande de 300 km du nord au sud et de 150 km d'est en ouest (Villemant et al., 2006) et cela malgré l'éradication systématique des nids détectés. Alors que 2 nids étaient observés en 2004, 1636 nids ont été observés en 2009 et en 2013 près des trois quarts des départements étaient affectés (Robinet et al., 2016). Des travaux récents tentent de caractériser la niche fondamentale des espèces pour comprendre quelles sont les zones à l'échelle mondiale susceptibles de comprendre et montrer qu'une large partie du bassin malgré des différences avec la zone actuelles. Un autre phénomène intéressant est que dans le même temps l'espèce a colonisé le Corée du Sud avec un succès de colonisation. On a donc un événement de colonisation vraisemblablement rare si ce n'est unique qui arrive à une colonisation mais sur des zones ou pas si probable et des différences entre deux pays. L'explication plausible est la différence de composition spécifique notamment en espèce apprenant il n'y avait qu'un frelon (*V. crabro*) et près de six en Corée du Sud dont (*V. mandarinia*) dominante (Villemant et al., 2011). Montre bien que c'est un carrefour entre histoire condition climatique et biotique, mais aussi certaines variétés pourraient ajuster leur stratégie face au prédateur qui de surcroît en bouteille génétique. Complexité du sujet demande un cadre théorique puissant.

## Cadre théorique de la thèse

Les développements que j'ai entrepris durant ma thèse sont des tentatives pour ancrer les interactions entre les espèces dans la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur et Wilson dont j'ai déjà abondamment. Je vais maintenant revenir sur cette théorie plus en détail pour expliquer pourquoi elle a marqué durablement l'écologie.

### Une vision puissante de la dynamique des distributions d'espèces

Dans leur livre *The Theory of Island Biogeography*, MacArthur et Wilson doutent des idées qui y sont présentées résisteraient longtemps surtout quand elle serait testée empiriquement :

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

Et pourtant fort près de 50 ans après la parution de leur ouvrage, leur travaux sont le fondement de nombreux développements récents en témoigne le livre paru en 2010 *The Theory of Island Biogeography Revisited* (Losos and Ricklefs, 2010) et l'article de perspective publié par Ben Warren et collègues dans *Ecology Letters* (???). L'idée majeure de la TIB 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- des événements de colonisation depuis le continent et 2- des extinctions locales. La TIB est une métaphore, le cas simple d'un territoire isolé (l'île) où les flux d'individus depuis le pool d'espèces régionales (le continent) sont facilement représentables. Le modèle peut donc 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 (Cook et al., 2002). Au chapitre 5 de son livre de 1972, MacArthur prend l'exemple des îlots formés par la végétation paramo située sur les hauteurs de Andes péruviennes. Plus généralement, le modèle est acceptable est très adaptable avec néanmoins un certain nombre d'hypothèses notamment une certaine rigidité dans le pool régional d'espèces (au moins en nombre d'espèce) et une absence de rétroaction dans la communauté locale sur le pool régional.

Il y a une forme de hasard et de nécessité qui fait écho à l'œuvre de Jacques Monod (???). Alors que le célèbre biologiste évoque les mutations comme source de hasard, dans la théorie de MacArthur et Wilson, l'événement de colonisation peut être interprété comme pourvoyeur de stochasticité dont deux dimensions sont à mon sens essentielles. Premièrement, la prédiction qu'on peut en faire est une prédiction de fréquence ainsi parle-t-on de taux de colonisation. Deuxièmement, l'arrivée d'une espèce est un tirage aléatoire dans un ensemble régional (éventuellement pondéré par ces capacités de dispersion) et qui présente un certain nombre de caractéristiques et une histoire évolutive propre. L'espèce immigrante est alors contrainte d'arriver sur l'île où elle ne peut s'installer que si le contexte biotique et abiotique lui permet, le nouvel arrivant passe donc au crible des contraintes écologiques, de ce qui est une forme de nécessité. Le résultat est la formation d'une communauté nouvelle et de manière plus générale le moteur de la reconfiguration perpétuelle des réseaux écologiques locaux. Cette dynamique est également une imbrication de deux échelles de processus le pool régional d'espèce est façonné par une histoire évolutive de grande amplitude et des considérations de contexte climatique à large échelle alors que les événements sur l'île sont des événements d'échelle montrant qu'une singularité dans le paysage régional avec la considération de processus d'échelle plus courte (Ricklefs, 1987).

Dans cette théorie, il y a une forme d'équivalence écologique des espèces : les espèces sont non identifiées car ce qui intéresse les auteurs est une projection sur la richesse mais aussi cela permet de réduire les espèces à deux caractéristiques. Cette démarche peut être perçue comme entithétique pour des auteurs qui cherchent à formuler une « biogéographie de l'espèce » (Lomolino and Brown, 2009) et de surcroît connaissant la qualité de ces deux naturalistes. Cependant, la forme d'équivalence avancée par les auteurs ne nie la diversité et la complexité elle est plutôt une abstraction nécessaire pour capturer le processus essentiel au-delà des singularités. Une connaissance plus fine et trop particulière serait vraisemblablement un obstacle à une généralisation (Lomolino and Brown, 2009).

### **Le modèle mathématique et les prédictions de la TIB**

Je ne souhaite pas rentrer dans des détails mathématiques du modèle, je les ai abordés dans la version la plus simple dans un article de vulgarisation pour le journal *Acromath* (???) que je joins en annexe de l'introduction. J'écris simplement l'équation qui est souvent utilisée pour désigner le modèle : les  $P$  espèces du continent colonisent avec un taux  $c$  l'île dont la richesse  $S$  est alors augmentée mais ces événements de colonisation peuvent être contrebalancés par des extinctions dont le taux est noté  $e$ :

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

La variation temporelle de la richesse s'annule pour une valeur  $S_{eq}$  lorsque la richesse spécifique est tel que les forces de colonisation et d'extinction se contrebalancent :

$$S_{eq} = P \frac{c}{c + e} \quad (2)$$

Cette équilibre est une prédiction très importante de la théorie, elle a été validée par l'expérience de défaunation de Simerloff et Wilson (Daniel S Simberloff and Edward O Wilson, 1969). Une seconde prédiction est la variation de cet équilibre avec les caractéristiques de l'île (MacArthur and Wilson, 1963). Dès leurs article de 1963, MacArthur et Wilson présentent la taille de l'île comme un un facteur affectant le taux d'extinction : plus l'île est grande, moins le risque d'extinction est grand. De même, ils suposent que l'isolement de l'île en affecte le flux de migrant : une île isolée est difficilement accesible et donc le flux de migratoire est plus faible que celui d'une île proche du continent (voir la figure (???)). La théorie est aisni une explication à l'ensemble des relations des diversités retrouvées sur les îles et distillé dans le livre de 1967. Notamment celle de l'augmentation du nombre d'espèce de l'herpetofaune dans les caraibes (West idndies) présentéen en ouverture du chapitre 2.

De manière plus générale, la théorie fournit une explication à la relation aire-espèce qui est une des plus discutée en écologie (M. Lomolino, 2000). Il s'agit de l'étude de l'augmentation de la richesse spécifique ( $S$ ) lorsqu'on augmente la surface d'échantillonnage ( $A$ ). La question fondamentale derrière ces courbes est de comprendre les mécanimes qui la dessinent et quels sont les causes de variation régionales. La théorie de la biogéogrpahie des îles apporte une explication pour une courbe de la forme  $S = CA^z$  qui colle bien au données avec des valeurs de  $Z$  comprise entre .2 et 0.35 pour les îles et plutot autour de 0.15 oour le continent et un ajustement taxonomique etrégionale pour  $C$  (MacArthur and Wilson, 1967). Cette relation est surtout connu pour ces application en conservation<sup>9</sup> car elle pernet de justifiée la taille qu'une zone de protection pour obetnir un objectif chiffré en nombre d'espèce à sauvegrarer (Neigel, 2003, Desmet and Cowling (2004)) et égalemnt pour estimer estimer des taux d'extinction (He and Hubbell, 2011).

<sup>9</sup>En echo actuel Wilson se base sur cette relation pour savoir la portion de la terre à préserver [<http://www.nytimes.com/2016/03/13/opinion/sunday/the-global-solution-to-extinction.html>][<http://www.nytimes.com/2016/03/13/opinion/sunday/the-global-solution-to-extinction.html>].

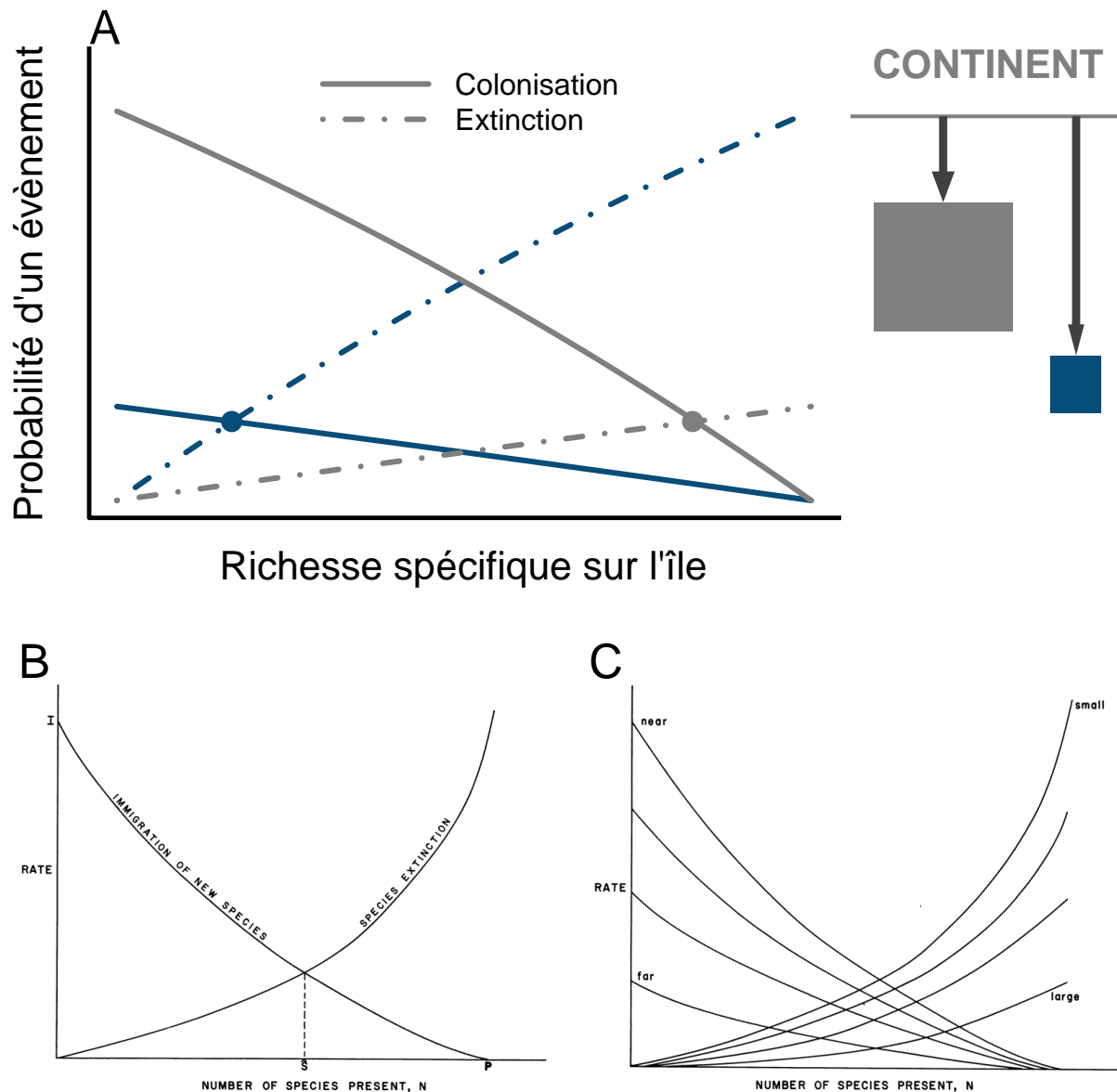


Figure 1: **La Théorie de la biogéographie des Iles.** (A) L'évolution des taux de colonisation et d'extinction est présentée pour deux îles aux caractéristiques différentes. Les tailles relatives des îles et les distances qui les séparent du continent sont schématisées à droite du graphique, les couleurs 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. (B) et (C) sont respectivement les figures 4 et 5 extraites de l'article de 1963 de MacArthur et Wilson qui livre essentiellement le même message illustré en (A) (MacArthur and Wilson, 1963). La forme convexe des courbes de 1963 sont justifiées par des facteurs biologiques qui ne sont pas intégrés dans l'équation qui donne une forme concave comme montré en (A).



## L'importance de la TIB dans des développements théoriques plus récents

### La théorie des métapopulations

Bien que ne représentant que cinq pourcents des terres émergées, ce sont bien les observations des îles qui ont mené à une vision paradigmatique de la biogéographie. Il est probable que cela soit lié au caractère à leur relative abondance, leur disparité, leur diversité, la relative simplicité biologiques qu'on y trouve et très certainement, comme je l'ai évoqué précédemment, une lecture claire des flux de migration (Simberloff, 1974). Cette dernière propriété est souvent absente pour des populations continentales (et dès qu'on est en présence d'un archipel). La théorie des métapopulations s'intéresse justement aux populations reliées par des flux de migrations (???). C'est Richard Levins qui a utilisé le premier le terme en 1970 (???). En considérant des patch favorables, il détermine la proportion de ces patchs occupés par une espèce donnée  $p$  en fonction de ces capacités de dispersion  $c$  et la probabilité d'extinction  $e$  :

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - ep \quad (3)$$

Le taux de migration est proportionnel à la proportion de patch déjà occupé. La théorie des métapopulations est aujourd'hui d'un certain nombre de paradigmes (Leibold et al., 2004) et a montré sa pertinence sur un certain nombre d'exemples concrets. Papillon Hanski 1998 / Hyloak et al. 1992. et pour rebondir McPeck & Brown (2000) have investigated differences between competing damselfly species and finds rather little difference among some species, leaving the neutral paradigm as a potential explanation for high species diversity in this group of insect. opposition à la niche set de traits particuliers

### La théorie neutre de la biogéographie et le débat qu'elle soulève

La théorie neutre postule une équivalence écologique entre les individus de différentes espèces et formalise l'idée d'un remplacement perpétuel d'un individu mort par un autre espèce morte par une autre, à la manière de remplacement par de nouveaux jeunes arbres suite d'un chablis (Hubbell, 1999). Dans l'article fondateur de cette théorie, Stephen Hubbell décrit un tirage aléatoire régi par l'abondance dans la communauté locale et la colonisation d'un individu extérieur dont la probabilité dépend de son abondance à l'échelle régionale. Cette théorie partage beaucoup de caractéristiques avec la TIB, on y trouve un principe d'équivalence écologique, une imbrication des échelles régionale et locales et un accent sur le caractère aléatoire des colonisations mais aussi des configurations locales des communautés. Comme le fait remarquer Hubbell en 2010 dans le chapitre qu'il écrit dans le livre mentionné plus haut, *The Theory of Island Biogeography Revisited*, la théorie neutre place l'équivalence au niveau des individus et non plus au niveau des espèces (???). Cette théorie a été très souvent attaquée (par exemple (McGill and Collins, 2003)) pour le postulat d'équivalence alors même que la TIB ne l'a pas été (tout du moins pas au même niveau). Néanmoins il n'est pas étonnant que cette

idée est été poussé un cran plus loin que dans la TIB pour justement voir ce que l'on peut dire en faisant un minimum d'hypothèse sur la singularité

The symmetry assumption is equivalent to asking how many of the properties of ecological communities are captured by the mean, ignoring species differences.

Pour les défenseurs de la théorie neutre, elle est aussi utile autant vraie que fautive (Rosindell et al., 2012), c'est une jauge pour montrer si les processus de processus dominent ou pas (John et al., 2007). Pour certains auteurs, il s'agit d'un débat classique entre les ralistes et les instrumentalistes, les uns d'ailleurs. Un bout de picture une image globale floue mais les deux devraient bénéficier (Wennekes et al., 2012) surtout quand mathématiquement il y a un pas entre les deux (Gravel et al., 2006). Quoiqu'il en soit encore besoin de connaissance et essayer plus loin ce que l'on peut particulariser notamment sur l'introduction des interactions. Opposition à la niche mais que faire. . .

## **Le rôle des interactions dans la distribution des espèces**

Ma thèse a pour objectif de trouver des leviers pour comprendre comment les interactions peuvent affecter les distributions d'espèce et de comprendre où chercher les traces qu'elles pourraient laisser dans les données d'occurrence des espèces. Comme je l'ai mentionnée auparavant cette idée est très ancienne, je cite volontiers Wallace qui écrit dès l'introduction de son livre écrit :

« Both competition and predation appear now to be much more important in biogeography than people had formerly guessed ((??)) »

Le problème auquel ce sont vraisemblablement est le caractère singulier des relations qui unissent les être vivant et que dans la recherche de point commun il n'est pas pu mettre au point une théorie de la biogéographie des piles intégrant les interactions. Néanmoins, au vu des développements de son dernier livre, on peut faire spéculer que MacArthur pouvait réfléchir à une telle intégration (MacArthur, 1972). C'est dans l'objectif d'aller vers une théorie plus intégrative mais tout aussi élégante que j'ai mené ma thèse qui apporte quelques pistes.

## **Importance des interactions dans la distribution**

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 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 centrée 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 ait fait glisser vers la compréhension des résultats qu'on doit avoir dans les données de co-occurrence.

L'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 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 fauvettes *Crateroscelis robusta* et *C. runa*

Mais le p

## Un 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 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 [?].

### Un problème d'échelle ?

Comment les variations démographiques interactions se propagent-elles à travers les échelles spatiales.

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 larges 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 fructifié... 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 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.

La puissance de la Biogéographie est aussi ses implications dans des cas très concrets Cirtwill and Stouffer (2015) mais aussi sa puissance exploratoire théoriques 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 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.

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 occulterons 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 faibles échelles 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 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.

– 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 contraire 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...

## annexes

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

Araújo, M.B., Rahbek, C., 2006. How Does Climate Change Affect Biodiversity? *Science* 313, 1396–1397.

doi:10.1126/science.1131758

Balanyá, J., Oller, J.M., Huey, R.B., Gilchrist, G.W., Serra, L., 2006. Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science* (New York, N.Y.) 313, 1773–5. doi:10.1126/science.1131002

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

Cook, W.M., Lane, K.T., Foster, B.L., Holt, R.D., 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5, 619–623. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00366.x

Desmet, P., Cowling, R., 2004. Using the species-area relationship to set baseline targets for conservation. *Ecology And Society* 9, 1–39.

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

Finstermeier, K., Zinner, D., Brameier, M., Meyer, M., Kreuz, E., Hofreiter, M., Roos, C., 2013. A Mitogenomic Phylogeny of Living Primates. *PLoS ONE* 8, 1–10. doi:10.1371/journal.pone.0069504

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

Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology letters* 9, 399–409. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x

Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427–433. doi:10.2307/4072271

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

He, F., Hubbell, S.P., 2011. Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473, 368–71. doi:10.1038/nature09985

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

Hubbell, S.P., 1999. Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. *Science* 283, 554–557. doi:10.1126/science.283.5401.554

Jeschke, J.M., Strayer, D.L., 2008. Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134, 1–24. doi:10.1196/annals.1439.002

John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 864–869. doi:10.1073/pnas.0604666104

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

Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O., 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 321–350. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628

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., 2000. Ecology's most general, yet protean pattern : the species area relationship. *Journal of Biogeography* 27, 17–26.

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

Lomolino, M.V., Brown, J.H., 2009. The reticulating phylogeny of island biogeography theory. *Q. Rev. Biol.* 84, 357–390. doi:10.1017/CBO9781107415324.004

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.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373–387.

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

McGill, B., Collins, C., 2003. A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evolutionary Ecology Research* 5, 469–492. doi:10.1038/nature01569.1.

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

Neigel, J., 2003. Species-area relationships and marine conservation. *Ecological Applications* 13, 138–145. doi:10.1890/1051-0761(2003)013[0138:SARAMC]2.0.CO;2

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

Pelletier, F., Garant, D., Hendry, a P., 2009. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 364, 1483–9. doi:10.1098/rstb.2009.0027

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

Post, D.M., Palkovacs, E.P., 2009. Eco-evolutionary feedbacks in community and ecosystem ecology: interactions between the ecological theatre and the evolutionary play. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 364, 1629–40. doi:10.1098/rstb.2009.0012

R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Razafindratsima, O.H., Mehtani, S., Dunham, A.E., 2013. Extinctions, traits and phylogenetic community structure: Insights from primate assemblages in Madagascar. *Ecography* 36, 047–056. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.07409.x

Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167–171. doi:10.1126/science.235.4785.167

Robinet, C., Suppo, C., Darrouzet, E., 2016. Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/1365-2664.12724

Rosindell, J., Hubbell, S.P., He, F., Harmon, L.J., Etienne, R.S., 2012. The case for ecological neutral theory. *Trends in*

Ecology and Evolution 27, 203–208. doi:10.1016/j.tree.2012.01.004

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

Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J., 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 415–436. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317

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

Simberloff, D.S., Wilson, E.O., 1969. Experimental zoogeography of islands: a model for insular colonization. *Ecology* 50, 296–314. 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

Tao, T., Vu, V., Krishnapur, M., 2010. Random matrices: Universality of ESDs and the circular law. *The Annals of Probability* 38, 2023–2065. doi:10.1214/10-AOP534

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

Tingley, M.W., Monahan, W.B., Beissinger, S.R., Moritz, C., 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 Suppl, 19637–43. doi:10.1073/pnas.0901562106

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

Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., Rome, Q., 2011. Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other

- continents with niche models. *Biological Conservation* 144, 2142–2150. doi:10.1016/j.biocon.2011.04.009
- Villemant, C., Haxaire, J., Streito, J., 2006. Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 111, 535–538.
- Waldrop, M.M., 2016. The hundred-year quest for gravitational waves — in pictures. *Nature*. doi:10.1038/nature.2016.19340
- 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.
- Wennekes, P.L., Rosindell, J., Etienne, R.S., 2012. The Neutral—Niche Debate: A Philosophical Perspective. *Acta Biotheoretica* 60, 257–271. doi:10.1007/s10441-012-9144-6
- Yoshida, T., Jones, L.E., Ellner, S.P., Fussmann, G.F., Hairston, N.G., 2003. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424, 303–6. doi:10.1038/nature01767