# 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 étonnant qui justifient pleinement l'examen attentif de la répartition géographique des espèces (Wallace, 1881). Premièrement, la biogéorphe montre avec des exemples multiples que l'éloignemnet de deux régions du monde n'est pas suffiant pour conclure quand à l'éloignement de leur composition faunistique et floristique. Ainsi, comparer les groupes d'oiseaux de l'île japonnaise d'Hokkaido avec ceux de l'Angleterre, pourtant séparés par des miliers de kilomètres, révèle une proximité des paysages ornithologiques bien supérieure à celle constatée entre les îles indonesiennes 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 décire 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[[1]](#footnote-23), 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 clairemnt énoncée dans la même introduciton :

« Many years study of this class of subjects has convinced me that there is no short abd 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 régionnaux biologiques (que nous appelons aujourd'hui écozones) et que ces groupes sont aussi relié par des liens historiques dont la taxonomie révèle les traces. Ce travail de charactérisation 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 Lomonk citées plus haut) qui porte encore aujourd'hui son nom. L'éclaircissement de la géographie par l'histoire est saississant et les exemples de Wallace sont autant de poids données à la théorie de l'évolution. Le discours de Wallac porte sur des processus à des échelles spataile et temporelles très grandes,[[2]](#footnote-24) et bien que l'éclaircissement substantiel des répartitions géogrpahiques des êtres vivants par l'évolution, cette expliqcation 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^ème siècle que des réponses convaincaites émergeront avec a fructuseuse rencontre du mathématicien et biologiste Robert Helmer MacArthur et du myrmécologue Edward Osborne Wilson.[[3]](#footnote-25)

## 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 abondammnent 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 nombres de données sur différents groupe 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 au dernier chapitre de leur livre de 1967, ces auteurs souhaite 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 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 entreprises 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 thereotical phase. »

MacArthur et Wilson affirment que l'étude de la distribution des espèces doit sortir du royaumes 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). La 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 porcessus oposés : un processus de colonisation qui augmente le nombre d'espèce sur l'île et un porcessus 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 données par les auteurs est un lègue qui a eu un impact considérable sur les développemnt théorique en écologie (Warren et al., 2015). Au coeur de la réussite du modèle, il y a la vonlonté de mettre l'espèce au coeur de la biogéographie de ne pas simplemnt parler de grands ensembles régionaux et d'em discuter l'histoire nais aussi de coprendre 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 l'affirmation qu'il faut repgarder les contraintes conjointe de l'évolution (qui met un certain nombre de groupes taxonomiques en présence) et du context écologique qui régit les conditions d'extinction. Cette intrication de l'écologie et de l'évolution est bien inscript 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 and après la parution de leur livre, une des clef en biologie semble être la compréhesion des retro actions l'écologie et de l'évoluton dans les varitions spatiale 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. » (Pelltier, 2009)

Au sein de la communauté, l'idée qu'il est difficle d'isoler les deux discipline et cela indépendamment de l'échelle cnsidérée semble gagner du terrain. Un parrallèle 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 sur 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. Aisin supposé que les ressort de la varation sont puremnt des mécanimes écologique alros que dans certains système la variation allélique peut affecter rapidement et formtement la démogrpahie est problématqie (Pelletier et al., 2007). Néanmoins chaque discipline a des connaissance à apporter pour nourir ce dialogue et la Biogéogrpahie est le champ qui tente de conprendre l'information refermée 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 ausi que certaines informations ne sont pas obtenue par l'analyse de répartion 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 reflètait en partie les liens de parenté entre les esèces, quant à MacArthur et Wilson, ils ont suggérés que ces distributions étaient le résultats de processus écologiques dynamiques. Examiner les aires de répartition, relever les variations spatiales et temporelles, mais aussi détailler la géométrie exacte au regad de variables abiotique ou à la lumière de la géométrie d'autres espèces est une clief 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 teporelles 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 prinicpe de ségrégation spatiale d'espèce en compétition : deux compétiteurs ne peuvent pas co-occurer (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 determination de modèle null de co-occurrence (Connor and Simberloff, 1979).

L'analyse des distributions d'espèce est riche quand l'anaylse 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 els changelmnts climatiques, cela justifie l'espoir de comprendre l'évolution des distributions d'espèces dans un context de chanmgement climatique. De plus, l'examen d'une distribution est aussi à faire par comparaison avec d'autre 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-occurrrence peut nous apprendre.

## Enjeux de la connaisssance 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 répartitions des espèces ont déjà amené à des découvertes majeures en écologie et en évolution. La phase d'expérience et de Théorie décite par MacArthur et Wilson se poursuit et l'espoint se tourne vers la possibilité d'obtenir des prédictions fiabkes sur les aires de répartitions futures d'une espèce données. Ce problème est d'autant plus pesant dans la litérature en biogéograhique dans le contexte actuel des changements globaux. En biogéogrpahie, 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 développemnet d'outils statistiques essentiellement centrés sur la correlation entre les variables abiotiques et occurrence des espèces (Elith et al., 2006).

En choississant 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 productions 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 ou seront les grands vignobles de demain à de multiple conséquences économiques sur les cours des vins, les millésimes, le prix de ces terres agricole. Pour aborder un exemple québécois, posons la question suivant : où seront les érablières de demain? La réponse à cette question réside dans la détermination de la répartiton future des aires favorable à la croissance de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) mais aussi de leur possibilité de migrer efficacemnet 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'atteindred ces terres éloignés à moins d'envisager des migrations assistée. Je finirais par un troisième exemple celui souvent mis en évicende de la perte des pollinisteurs et notamment des abeilles. Pas moins de quatres grandes classes de facteurs d'origine anthropique les mettent en dangerr : , les changements climatiques, le chagement de l'utilisation des terres[[4]](#footnote-29), l'apparition de nouveaux pathogenès (dont l'accarien parasite *Varroa destructoa* vecteur de nombreux virus) (Vanbergen, 2013). Le défi actuel est donc de prédire la distribution future en intégrant ces mutiples aspects et donc la distribution d'espèce en interaction qui ne peuvent donc êtres traitées séparément.

Actuellement, les outils de prédictions des aires de répartition future reposent essentiellement sur les scénarios de changments climatiques (RCP). La démarche est cohérente, la connaissance basée sur les corrélation de variable climatique dont les climatologues sont en mesure de fournir des gammes d'estimation relativement fiables qui sont une base de reflexion importante sur les zones favorables à ;a croissance des différentes espèces. Mais les porblénatiques d'invasion d'espèces nous rappellemnt que nous sommes souvemt en mesure de comprendre le potentiel invasof seulemnet a posyteriori. Ces porblèmes de qualit. de distribution sont le reflet de lacune théorique qui amène les chercheurs à se positionnier en faveurs d'un renouvellemnt théorique avec l'objecif de la création d'une biogéographie intégrative capable de préiction fiables (M. V. Lomolino, 2000, Beck et al. (2012), Thuiller et al. (2013)). Biensur ces appels soulèvent des défis techniques et théoriques importants dont on ne peut qu'espèrer 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 géogrpahique d'une espèce, je précise dans cette partir 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 Biogéograohie des îles, les auteurs parviennet à montrer que les relations en terme de richesse spécifique s'exlique bien, dans les données qu'ils possèdent, par la connaissance combiner de l'isolement des îles et de leur taille. Il y a également deux principes principes qui encadrent la construction d'une théorie scientifique : elle demeur valide lorsqu'elle n'est pas prouvé fausse et qu'une alternative ne la supplante pas, elle doit être parcimonieuse, ne pas invoquer de multiple 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 règle alors que les économistes expliquent 5% des phénomènes qu'ils étudient avec 95 règles.[[5]](#footnote-32) Le problème n'est pas tant de dénigrer une 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 signifit simplement que l'objet en question à des propriétés bien connu. Ainsi un organisme modèle est un organisme sur lequel souvent facile à elever et maniupluler sur lequel beaucoup de connaissance nt été établis et qui sert d'unité empirique à travers un ouo plusierus laboratoires. Quand on travail sur des modèles statisique, on connait exactement le type de correlation que l'on entreprend. De même pour un travail de modellisation 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*[[6]](#footnote-34) sont les mênes 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 plusiers 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 quintesence : 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 parmis 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 prédictions autour de nouvelles expérience et si elles sont vérfiée la théorie en sera renforcer. Ces dernières années, la physique nous a donnée 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'éxistence a été prédite énoncée en 1964[[7]](#footnote-36) et la détection des ondes gravitationelles 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 puissant em Biogéogrpahie pourrait être possible si les aires de répartition futurtee sont préditcte correctment et si les pertes d'espèces, les conséquence de l'introduction de telles ou telle espèces sont validées. Pour y parvenir, cela demande d'être en mesure de connaître l'ensemble des nécanimses qui interviennet dans le tracé des aires de répartiton, comment ces processus interagissent et quels sont leurs imprtances relatives.

# Répartition géographiques des espèces, les forces en présence

## Biogéographie historique

Il s'agit du récit des variations temporelles à larges des échelles temporelles. C'est dans l'étude de la proximité des taxons mais aussi des fossiles éventuels que l'on déchifre comment certains groupes ont colonisés tels ou tels lieu. La théorie de la dérive des continents établie par Alfred Lothar Wegener, notamment basée sur la similarité de fossiles trouvés sur des continents très èloignés, implique que des groupes éventuellement proche il y a des milions d'année ont été séparée et on donnaée maissane 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 efficace pour comprendre depuiis quand les différents taxons ont été séparée. Par la compairaison des génômes motochindiriaux, il a été montré récemment que les lémuriens (primates malgaches) ont été séparées de toute autre lignée de primates il y a 60 milions d'année environs (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 Madagscar 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 dinosaurs n'est chose aisée qu'une fois qu'il s'est déroulé. Cela dit, en regardant des événemenets plus récents, certains mécanimes puis être mis en jeu. Aisin, l'étude de la diversification des bouziers entrepris par Joachim Hortal et collègues (Hortal et al., 2011) montre que la dernière glacition qui a cntraint le range de ces espèces sesibles au froid, a laissé des empreintent encore visible dans la diversité de ce groupe : la limite de la thermocline 0°C durant le dernier maximum glacier ( il ya 21000 ans environs) sépare les zones de fortes diversié en bouzier. De plus, ils montrent que la diversité phylogénique des espèces plus au nord, c'est-à-dire plus tolérante au froid, est un sous-ensemble phylogénétique très restrient, c'est à dire que peu de branches de ces bouziers sont à l'originie des colonisations nordique. Ainsi après uen conrtaction des ranges, il y a une empreinte sur la diversification des espèces et ceux malgré leur capacité de dispersion (Hortal et al., 2011).

## Capactés de dispersion

La remonté nordique des bouziers depuis le dernier maximum glacier signalé au pargraphe précédent est sans doute liée à des événemenets de dispersion individuel. Au cours de leur vie, les bouziers parcourent de grandes distances à la recherche de nouriture, 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 abindant pour permettre à une population de se péreiniser en ces nouvelles latitudes. Ce qui est vrai pour ce groupe d'espèce mobile l'est égalemnt pour des espèces sessiles commes les plantes qui possèdent égalemnt des capacités de disperion liée à la dissimination de leurs semences par des mécanimes très diversifiés. Ce rapport à l'espace des différents organismes est une forme de diffusion: des mouvements stpchastiques qui aboutissent pour des questions de probabilités à une augmentation de la répartition, mais cette diffusion n'est pas complètemnet libre.

Plusieurs type de contraintes limitent l'élargissemnt de l'aire de répartition d'une espèce. Si on se focalisent sur une espèces terrestres, les mers et les océans sont des obstacles majeurs à la colonisation de nuvelles terres. A l'échelle du régionale, les rivivères, les haits reliefs peuvent limiter fornatemnt la dispersion d'une espèce. De même pour les plantes dissiminat par le vent, ces derniers peuvent fortemnt influencer le vitesses et direction de la propagation des espcèes. Enfin à l'échelle du paysage, il existe très souvent une mosaique d'habitat squi sont plus ou moins favorables à la dispersion d'un espèce. Toutes ces possibilités sont complexes à intégrer et c'est en partie pour cela que la théorie en Biogéographie a été fondé 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 à montrer 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 événemenents de colonisation bien qu'individuel peuvent être assez fréquents pour et conduire à l'établissement de populations et même d'une communauté locale d'insecte. Cette abondance des migrants est aussi à traduire en terme génétique car plus il et fort pus il conduit au brassage de la communauté locale avec la communauté régionale, les espèces ont donc des probabilités moindres de se séparer.

A 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 limitée 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 hateurs du désert de Sonora (bordé à l'ouest par l'océan pacifique) est sensible au gel et ne peut pas resister 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 semberait 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 résulats récents prédisent que dans le cadre des changements climatiques, *Carnegiea gigantea* trouvera refuge a 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 climatqiues est une forme répendue de la détermination de la niche écologique d'une espèce. Le concept de niche est très débatu en écologie et son charactère élusif s'accopagne un certains nombre de problèmes[[8]](#footnote-41). Afin d'éviter ces problèmes je parlerai de la niche au sens de Grinnel qui en tentant d'expliquer la retsriction de la répartition du Califoria Thrasher, Joseph Grinnel 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 Califoria Thrasher est corrélé avce des température chaude et une humudité suffisante (Grinnell, 1917). Au delà de la niche mesurée, c'est la recherche des considitons possibles d'existence qui est importante, la niche dite fondamentale. La démarche de caractéristion de cette niche a été poussé à son paroxysme dans l'article de Michael Kearney et Waren 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 cumulées nécessaire au bon développement des oeufs et des mesures de températures charactéristiques) 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 comprender les réapartitions 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 étaint 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'espéces (SDM enréférence au terme anglais utilisé souvent dans le reste de la thèse) qui sont des solutions techniques (statistique) pour l'appliaction de la méthode générale que je viens d'énoncer (Elith et al., 2006, Elith and Leathwick (2009)).

L'engoument actuel autour de ces modèles est lié à l'espoir de pouvoir faire des prédictions fiables sur les variations des aires de répartiton dans un contexte de changement climatique. Cette démarche semblent être pertinent pour de nombreux exemple de changemnets récents de réparitions, 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 abondant sdes SDMs est la relative facilité de mise en application de ces méthodes grâce à l'abondance des données climatiques et d'occurence 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, plusierus initiative propose 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 lié à des efforts différents dans les différentes régions du globe (Beck et al., 2014). Enfin pour ce qui est le partage de la, en écologie cela se traduit avec le logiciel R (R Core Team, 2015) et des packages comme bioclim ou plus récement +++ qui facilie la mise en place d'une série d'analyse.

Un des principaux problèmes posés par la facililté et massive de ces approches est le manque de regard sur l'application d'alternative et la faible remise en question sur les hypothèse sur lesquelles elles reposent. Le message délivré par les SDMs doit être pris comme une potentialité : étant donné les conditions actuels dans lesquels une espèce est trouvé et connaissance les variations de ces dernières basée sur des modèles climatologiques relativement fiable, s'il n'eciste pas d'obstacle majeur de movment alors il est probable que l'espèce suive ces conditions climatiques, ce qui nous permet de savoir ou sera l'espèce demain. Ce messge est délivré en supposant que 1- une forme d'équilibre des espèce et des conditions climatiques et 2- que les espèces sont indépendantes (Jeschke and Strayer, 2008). Ces deux hypothèses sont très fortes et demandeent un examen approfindie, dans la mesure où ma thèse porte sur la seconde, je propose de la discuter dans le pararaphe 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 peu avoir la compétition pour comprendre la distribution des espèces (MacArthur, 1972). Il reprend l'exemple donnée par Brown en 1971 de l'exclusion compétitive de deux espèces de de tamias, *Eutamias dorsalis* et *E. umbrinus*, dans les forêts d'altitude (au dessus des déserts) de pins et de junipers (*pinyon-juniper woodland* woodland) du Sud outes des Etats-Unis. L'article de Brown montre bien comment une différence comportementale peut engendrer une séparation des distributions locales. Ainsi, l'aggressivité de *Eutamias dorsalis* lui est favorable dans les forêts clersemées de basse-altitude où son compétiteur doit dépenser beacoup 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 segregation locale des deux espèces reflète donc bien une interaction biotique, il y a une information comportementale dans ces aires de répartitions.

Au-delà de la competition, l'écologie des réseaux nous montre aujourd'hui la difficulté de concevoir les espèces comme étant des entitées 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 interdidaux 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 trophques (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 enrichit 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 mathématqiue récent établit 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'individue peut être modifié (des mutations) et être trasmis à la descedance. 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 compatilbilité 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 simpifiée, 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 possitive dans un milieu nouvellement exploré par une population alors que cette même variation dans un autre milieu ne l'était pas. La vitesse des mécanimes 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 puclient 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 génômes 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 porblématique (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 collèges établissent les variations dans la taille corporelle des ovins, d'origine génétique, et les variation dans leur survie et leur reporduction, 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 certainemnt 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 connaissancse fondamentales resten insufisantes. Pour illustrer ces lacunes et l'urgence dans laquelle nous nus 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 preière fois en France en 2004 dans le Lot-et-Garonne chez un producteur de bonzaï qui importe régulièremnt 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 augentant la suphicant en augmentant la température mais les attaques répétées affaiblissent la ruche car les ourières 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 effacicité moindre (Villemant et al., 2006). Ce frelon représente un danger pour l'entomofaune mais aussi menace un secteur déjà affaiblie, l'apiculture. Le problème est de connaître les zones ptentiels et essayer de mettre en place des mesure 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 observé en 2009 et en 2013 près des trois quarts des départements étaient affectés (Robinet et al., 2016). Des travaux récents tentent de charactériser la niche fondamentale des espèces pour comrprendre queles sont les zones à l'échelle modiale suceptible compredre et montrenet qu'une large partie du bassin malgré des différences davec la zone actuels. Un autre phénomène intéressant est que dans le même temps l'espèce à coloniser le Corée du Sud avec un succès de colonisation. On a donc un évènment de colonisatio vraisemblablement rare si ce n'est unique qui arrive à une colonsation mais sur des zines ou pas si porbable et des différence entre deux pays. L'exolication plausible est la différence de comporsiiton speécifique notammment en espèce appreneté il n'y aqu'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 certaine variété pourraitent ajuster leur stratégie face au prédatur qui de surcorit en bottle neck génétique. Complexité du sujet demande un cadre théorique puissant.

# Cadre théorique de la thèse

Les développements entrepris durant ma thèse sont des tentatives d'encrage des interactions écologiques dans la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur et Wilson. Je vais maintenant revenir sur cette théorie plus en détail pour expliquer pourquoi elle a marqué durablement l'écologie. Je signale d'ailleurs que ces idées étaient partagées par d'autres écologues et qu"il y a, à ma connaissance, deux autres découvertes indépendantes des idées qui ont conduit à la théorie. La première découverte est attribué au spécialiste des lépidoptères Eugene Gordon Munroe qui a formulé dès 1948, des idées similaires dans 5 des 555 pages de sa dissertation de graduation (Brown and Lomolino, 1989, Lomolino and Brown (2009)). La seconde est celle de Richard Levins et Harold Heatwole qui publie en 1963, soit la même année que l'article fondateur de la TIB (MacArthur and Wilson, 1963), l'idée d'un équilibre de la richesse spécifique régit par les mêmes processus que ceux décrits par MacArthur et Wilson (Levins and Heatwole, 1963). Néanmoins, ce sont sans aucun doute MacArthur et Wilson qui ont marqués les écologues par l'ensemble des développements présentés dans leur livre de 1967, *The Theory of Island Biogeography* (MacArthur et al., 1967).

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

Dans la préface de l'ouvrage de 1967, MacArthur et Wilson doutent les idées proposées résisteraient longtemps à l'essort de la biogéographie expérimentale dont ils furent des acteurs de premier plan :

« We do not seriously believe that that the particular formulations advanced in in the chapters to follow will fit for very long the exacting results of future empirical invesitgation. »

Et pourtant près de 50 ans après la parution de ce livre, leurs 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 perspectives publié récemment par Ben Warren et collègues dans *Ecology Letters* (Warren et al., 2015). 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 évènements 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 notamment l'exemple des îlots de paramo, un type de végétations andins situé au-dessu des forêts mais en-dessous des neiges éternelles). De manière générale, le modèle est acceptable est très adaptable au prix d'un certains nombre d'hypohèse notamment une certaine rigidité du réservoire d'espèces régional (au moins en nombre d'espèce) et une absence de rétroaction dans la communauté locale sur celui-ci.

Il y a une forme de hasard et de nécessité qui fait écho à l'oeuvre de Jaques Monod (Monod, 1970). Ce prix nobel de médecine présente les mutations au niveau de l'ADN comme une source de hasard dont la persistence n'est rendu possible que dans un cadre physico-chimico-évolutifs précis, la nécessité. Dans les travaux de MacArthur et Wilson, l'événement de colonisation peut être interprété comme un pourvoyeur de stochasticité alors que les contraintes écologiques sont un des limites nécéssaire et régissent l'organisation des communautés. Outre le fait que la prédiction de la colonisation ne peut se faire qu'en terme de fréquence, le caractère stochastique de cette dernière donne une dimension historique aux assemblages insulaires. L'arrivée d'une espèce est en fait un tirage aléatoire (éventuellement pondéré par les capacités respectives de dispersion) dans un réservoire régional d'une singularité historique car l'espèce en question à une histoire évolutive propre et des propriétés qui en découlent. A son arrivée sur l'île, lson éventuelle insertion est déterminée par ces même caractéristique et le contexte biotique et abiotique de l'île. Les espèces installée sur une îles ont aisin passé le crible des contraintes écologiques, de cette forme de nécessité qui est également modifié à chauqe nouvelle insertion. C'est ainsi que l'on peut décrire le moteur de la reconfiguration perpetuelle des réseaux écologiques locaux. Une telle dynamique peut être également analysée comme une imbrication de deux échelles de porcessus : régionalement, le réservoir d'espèce est façonné par une histoire évolutive de grande amplitude lié à des processus climatiques eux aussi de grande échelle, alors que les événements insulaires relèvent de processus de plus courte portée (Ricklefs, 1987).

Enfin, la TIB, bien que cela soit rarement souligné, fait l'hypothèse de l'équivalence écologique des espèces considérées : il n'y a ni plantes ni animaux, ni proies ou prédateurs, simplements des espèces qui compte pour un. Étant donné les exemples choisit par les auteurs on peut néanmois pensé que la théorie est développé pour des groupes d'espèce au rôle écologiques similaires et phylogénétiquement assez proches. Ainsi, le premier exemple données est pour l'herpétofaune (amphibiens et réptiles) et non sur un invetaire exhaustive de toutes les espèces de l'île (MacArthur and Wilson, 1967). Cette hypothèse est à relier aux objectifs des auteurs notamment celui d'expliquer les relations constatées entre la taille des îles et leur richesse spécifique, pour y arriver réduire les espèces à deux caractéristiques est suffisant et convénient. La démarche peut néanmoins être perçue comme antithétique pour des auteurs qui cherchent à formuler une « biogéographie de l'espèce » (Lomolino and Brown, 2009) et de surcroit quand on connait la qualité de ces deux naturalistes. Cependant, la forme d'équivalence amenée par MacArthur et Wilson ne nie la diversité et la complexité, elle est plutôt une abstraction nécessaire pour capturer les processus essentiels, pour aller au-delà des singularités des êtres vivants, vers des généralisations (Lomolino and Brown, 2009).

### Le modèle mathématique et les prédicitons de la TIB

Je ne rentre pas ici dans les détails mathématiques du modèle, ils sont néanmoins abordés dans le premier chapitre et aussi dans les deux annexes de la thèse[[9]](#footnote-50). J'écris ci-dessous l'équation qui résume à elle seule le paradigme livré par la TIB : les espèces d'un continent colonisent l'île avec un taux individuel , ce qui en augmente la richesse spécifique mais augmente les risques d'extinctions dont le taux par espèce est noté :

La dynamique ainsi engendrée conduit jusqu'à un équlibre pour les varitions temporelles s'annuelent. Il faiut noté que cette équilibre est dynamque, il y a toujours des extinctions et des colonisation mais la richesses spédifique de l'île varie toujours autour de qui est donné par :

Cet équilibre est une prédiction très importante de la théorie, c'est même le point de départ des développements mathématiques dans le livre de 1967 (MacArthur and Wilson, 1967). L'existence d'un tel équilibre a été validée par l'expérience de défaunation de Simerloff et Wilson mentionnée plus haut (Daniel S Simberloff and Edward O Wilson, 1969). Une seconde prédiction de la TIB est la variation de cet équilibre avec les caractéristiques de l'île. 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 (MacArthur and Wilson, 1963). De même, ils supposent que l'isolement de l'île en affecte le flux de migrants : pls l'île est isolée moins les évènements de colonisation sont fréquents. j'ai résumé la vision classiqe de la TIB sur la figure (**???**) en y ajoutant les graphiques de l'article de 1963. Cette prédiction de la théorie en est aussi l'origine : MacArthur et Wilson expliquent avec ces mécanismes que les îles de plus grandes tailles est plus d'espèces mais aussi que des exeption liée à l'isolemnet puisse existée. Cette relation est d'ailleurs présentée dés le début du chapitre 2 de la TIB avec l'augmentation linéaire du nombre d'espèce de l'herpetofaune avec le logarithm de la surface des îles de l'ouest des Caraïbes.

De manière plus générale, la TIB fournit une explication à la relation aire-espèce qui est un des objets les plus discutés de l'écologie (M. Lomolino, 2000). Il s'agit de la courbe d'augmentation de la richesse spécifique () avec la surface d'échantillonage (). La question soulevée par l'étude de ces courbes porte sur la nature des mécanimes qui régissent les variations régionales. La TIB propose une explication à cette relation et supporte une courbe de la forme avec les observations présentées (MacArthur and Wilson, 1967). La relation aire-espèce surtout connue pour ses applications dans le domaine de la conservation[[10]](#footnote-51). Elle permet d'estimer la taille qu'une zone de protection doit avoir pour atteindre un objectif de sauvegarde chiffré en nombre d'espèce (Neigel, 2003, Desmet and Cowling (2004)). La relation peut être aussi utilisée dans le sens inverse pour apprécier les taux d'extinction liés à une dégradation d'habitat (He and Hubbell, 2011).

![Figure 1: La Théorie de la biogéographie des Iles. (A) illustre 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 sur la droite, les couleurs associent les îles à leur courbe respective. 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'un évènement (de colonisation ou d'extinction). Les points marquent les intersecions entre les courbes d'extinction et de colonisation c'est-à-dire lorsuqe ces processus s'équilibrent et pour lesquelles les abscisses fournissent les richesses spécifiques de l'île à l'équiibre S_{eq}. (B) et (C) sont respectivement les figures 4 et 5 extraites de l'article de 1963 de MacArthur et Wilson qui livre essentiellemnt le même message que celui 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 confère une forme concave aux courbes comme vu en (A).](data:application/pdf;base64,)

Figure 1: **La Théorie de la biogéographie des Iles.** (A) illustre 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 sur la droite, les couleurs associent les îles à leur courbe respective. Le pool d'espèce régional () est constitué de 100 espèces, les taux de colonisation et d'extinction sont exprimés en terme de probabilité d'un évènement (de colonisation ou d'extinction). Les points marquent les intersecions entre les courbes d'extinction et de colonisation c'est-à-dire lorsuqe ces processus s'équilibrent et pour lesquelles les abscisses fournissent les richesses spécifiques de l'île à l'équiibre . (B) et (C) sont respectivement les figures 4 et 5 extraites de l'article de 1963 de MacArthur et Wilson qui livre essentiellemnt le même message que celui 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 confère une forme concave aux courbes comme vu en (A).

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

### La théorie des métapopulations

Bien que ne représentant que cinq pourcents des teres émergeés, ce sont bien les observations de la faune des îles qui ont mené à une vision paradigmatique de la biogéographie. L'importance des îles s'expliquent par leur relative abondance, leur disparité, leur diversité, la relative simplicité des assemblages biologiques qu'on y trouve et aussi, comme je l'ai évoqué précedemment, par la clareté des flux de migrations (Simberloff, 1974). Cette dernière propriété est souvent absente pour des populations continentales[[11]](#footnote-55). La théorie des métapopulations s'intéresse justement aux populations reliées entre elles par des flux de migrations (Hanski, 2010). Le premier modèle de métapopulations a été propopsé par Levins[[12]](#footnote-56) lors d'une réflexion sur le contrôle démographique des ravageurs dans les cultures. Pour un ravageur donnée, les îlots de culture sont autant de patchs où une population peut se maintenir et dispersé dans les autres pacths alentour. Levins montre alors que les mesures de la lutte biologique doivent être conduites à large échelle pour en augmenter les probabilités de succès donc d'extinction régional du ravageur (Levins, 1969). Le modèle est simple et très proche de celui de la TIB : l'évolution de la proportion est aussi gouvernée par des évènements de colonisation et d'extinction :

La différence fondamentale avec la TIB est que la migration dépend de la proportion de patchs occupés : plus elle est importante plus la migration est importante. Parmis les démonstrations il y a les travaux menés notamment par Ikkha Hanski sur les population du Mélitée du plantain (*Melitaea cinxia*) au sud-ouest de la Finland (Hanski, 1998). En plus de données un cadre de penser plus réaliste en terme de configuration spatiale, les dynamiques populationnelles associées sont bien expliquée et mènent à des risques d'extinction mieux cerner (Hanski, 1998). C'est aussi un cadre aproprié pour insérer l'étude des flux génétiques liés à l'arragment spatial des populations ainsi, toujours sur ces mêmes populations de papillon Ilik Saccheri et collègues montre qu'en ajoutant le degrés d'hétérozygotie, ils obteinnet des proédictions précise auand à l'extinction locale des populations (**???**). Les travaux théoriques autour du concept de metapopulations proposent un certain nombre de paradigme qui permettent d'évaluer le rôle que je joue les processus de colonisation et d'extinction dans les variations spatio-temporelle de la démograohie d'une espèce (Leibold et al., 2004). La prépondérance de ces mécanimes qui font la force de la TIB et de la théorie des métatpopulation a été poussé à son paroxysme dans la théorie neutre de la biogéographie.

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

La théorie neutre postule l'équivalence écologique entre les différents individus d'espèces éventuellement différentes et décrit les dynamiques populationnelles reposant sur les différences d'abondance relative à l'échelle régionale et locale. Ainsi, en 1997, dans l'article fondateur de la théorie neutre, Stephen Hubbell décrit un modèle dans lequel le replacement d'un individu mort dans une communauté locale est le résultat d'un tirage aléatoire : le nouvel individu peut soit être recruté localement et la probabilité que l'individu soit d'une espèce donnée dépend de l'abondance relative de cette dernière dans la communauté locale soit le nouvel individu peut-être un immigrant dont l'identité de l'espèce à laquelle il appartient est liée à l'abondance à l'échelle régionale de celle-ci (Hubbell, 1997). En plus des exenples données dans l'article de 1997, Hubbell montre de manière convaincante que dans la foret tropical du Panama, à la suite d'un chablis, le recrutement de l'arbre n'est pas prévisible par ces carctéritqiue et que le recrutement est similaire à la composition alentour (Hubbell, 1999). La dynamique engendrée est appelée la dérive écologique, elle dominée par la stochasticité qui conduit preque certainement à l'extinction presque certaine de toutes les espèces, ce qui est contrebalancée par l'apparition d'espèces nouvelles (Hubbell, 2010, Ricklefs (2003)).

La théorie neutre partage beaucoup de charactéristiques avec la TIB : en plus des principes fondamentaux d'extinction et de colonisation et du d'équivalence écologique, elle impliqeu imbrication des échelles régionales et locales. Comme le fait remarquer Hubbell en 2010 dans le chapitre qu'il écrit dans *The Theory of Island Biogeography Revisited*, la théorie neutre place l'équivalence écologique au niveau des individus et non plus au niveau des espèces (Hubbell, 2010). Une conséquence directe revendiquée par Hubbell est que cette hypothèse explique la forme convexe des courbes de colonisation et d'extinction décrites par MacArthur et Wislon mais que n'explique pas leur modèle (voir (**???**) et Hubbell (2010)). Le principe d'équivalence et la palce importante que semble joué le hasard dans cette théorie a soulevé de très vif débat avec des démonstrations à charge contre la véracité de la théorie (voir par exemple McGill and Collins (2003) et Ricklefs (2003)). A mon sens, l'équivalence écologique doit, comme dans le cas de la TIB, être prise pour une abstraction de la sigularité des espèces, une simplification de la diversité des systèmes biologiques, pour isoler une portion restreinte des phénomènes qui la modifient pour en évaluer finalement le pouvoir explicatif. Bien qu'un certain nombre de cas d'études permettent de rejeter cette théorie (McGill and Collins, 2003, John et al. (2007)), les defenseurs de la théorie neutre affirment qu'elle est tout aussi utile quand une étude en démontre la fausseté (Rosindell et al., 2012). La théorie neutre peut en effet être présentée comme une jauge qui mesure sur l'importance des processus de différentiation de niches (Wennekes et al., 2012). Ainsi pour certaines communauté la dérive écologique est plus importante que dans d'autre et du point du vue de formalisme des solutions ont déjà été proposée pour dresser un continuum de la théorie neutre vers la théorie de la niche écologique (Gravel et al., 2006). Malgrés les possibilités offertent par ces deux théories, elles occultent largement les interactions écologiques qui sont factuelles; si les observations donnent crédit à ces théories, une théorie intégrative de la biogéographie doit expliquer pouquoi.

# 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 la répartition géographique des espèces et de comprendre où chercher les traces qu'elles pourraient éventuellement laisser dans les données d'occurrence des espèces. Comme je l'ai mentionné plus haut cette idée est très ancienne, Wallace le remarque dans son livre publié en 1881:

« Both competition and predation appear now to be much more important in biogeography than people had formely guesses » ((**???**) :28)

Le problème de ces relations écologiques est leur spécificité, l'unicité de chacune d'entre elle, dont découle nos difficultés pour les prévoir bien que des travaux récents explorent des pistes prometeuse pour les prédire notamment sur la base de relations allométriques entre proie et prédateur (Gravel et al., 2013). Au point de vue théorique et à l'examen des chapitres du dernier livre de MacArthur (MacArthur, 1972), on peut que l'intégration des interactions est une étape clef pour aller vers une biogéographie intégrative et c'est dans cette direction que j'ai mené ma thèse en essayant d'apporter quelques pistes de reflexion.

## Importance des interactions dans la distribution

Dans la théorie de la biogéographie des îles, les interactions sont en fait omniprésentes car ells sont une des composantes principales du processus d'extinction. Cependant dans la formulation du modèle, elles ne sont jamis mentionnées explicitement, cachés dans le taux d'extinction . Comme je le montre à la figure (**???**), la différence dans l'allure des courbes déssinées par MacArthur et Wilson et celles obtenues en suposant un taux d'immigration et de colonisation sont différentes. D'après les auteurs, l'immigration devient plus difficile lorsque les espèces s'accumulent sur l'île et les extinctions sont de plus en plus fréquentes dues à l'intensification des interactions. Pour parler en terme de réseau d'interaction, l'accumulation d'espèces sur l'île sature le réseau local et rend difficile l'intégration d'une nouvelle espèce et le rend de plus en plus instable. Une interprétation en terme de communauté de la TIB est tout à fait possible mais les liens entre les espèces ne sont pas formulés mathématiquement en 1967.

Depuis les années 60, la litérature théorique n'a cessé de discuter le rôle joué par les interactions intra- et inter-spécifiques dans la distribution spatiale des espèces (**???**). Il est reconnu que l'interdépendance des espèces conditionne, l'aspect favorable de l'environnement au sens large (biotique et abiotique). En 2009, Robert Holt et Michael Barfield discutent de l'impact de la prédation sur la répartition d'espèces en compétition insistant alors sur le rôle majeur des interactions dans le dessin des aires de répartition (Holt and Barfield, 2009). En 2012, William Godsoe et Luke Harmon Godsoe introduisent les interactions dans un modèle simple de distribution d'espèce et montre comment la probabilité de présence d'une espèce peut être affectée par la distribution d'une seconde et concluent que cela doit affecter vraisemblablement la qualité de prédictions des SDMs (Godsoe and Harmon, 2012). Ils remettent alors en question ces derniers dotn triomphe à la fin du siècle dernier avait relégué les interactions écologiques au second plan en démontrant que la corrélation avec les variables climatiques étaient peut-être suffisante, au moins en première approximation pour expliquer les aires de répartitons (Pearson and Dawson, 2003). Pourtant, dès 1998, le travail précurseur d'Andrew Davis et collègues montrent que les interactions pourraient affectées nos prédictions (Davis et al., 1998) remantant ainsi largement en cause l'hypoythèse d'indépendance des espèces (Jeschke and Strayer, 2008). L'expérience dont les résultats sont publié en 1998 est une annalyse d'abondance de trois espèces de drospophile le long d'un gradient de températive. Les comparaison d'abondance sont menées pour toues les combinaisons possibles de ces trois mouches (assemblages à 1, 2 ou 3 espèces) mais aussi en présence ou en absence d'un parasitoïdes. La démonstration est sans appel, la compétition et paraitsisme affectent draistquement la survie le long du gradient de température, les interactions affectent probablement les réponse au changements climatqiue.

Plus récemment, on constate une grande motivation pour intégrer les relations écologiques dans les modèles de distribution d'espèces (Kissling et al., 2012, Guisan and Rahbek (2011)). Une méhodologie récente appelée JSDM intègre par exemple les corrélations dans la présence des espèces pour améliorer les prédictions (Pollock et al., 2014). Néanmoins, ces efforts se heurtent à un manque de maturité des modèles et théories qui cherchent à rassembler distribution et interactions. Parmis les tarvaux récents, Franck Jabot et Jordi Bascompte ont rassemblé metacommunautés et écologie des réseaux souligner importance des relation écologique dans la répartition géogrpahique des espèces (Jabot and Bascompte, 2012). De même, Dominique Gravel et collègues introduisent en 2011 l'interdépendance proie-prédateur dans le modèle de la TIB menant aux prémices d'une théorie trophique de la biogéographie des îles (**???**) préfigurée par Holt (Holt, 2009).

C'est dans la lignée de ces développemnts théoriques récents que s'inscrit mon premier chapitre de thèse. J'y ai montré comment l'intégration du concept de réseau écologique dans la TIB était possible tout en ajoutant la reconnaissance de performances plus ou moins importantes des espèces dans un context abiotique donné (niche écologique). Pour y arriver, j'ai montré l'interêt de ne pas considérer des espèces une à une mais bien sous forme d'assemblage. Du point de vie technique, mon travail montre aussi qu'un retour au processus stochastique tels que ceux présentés en 1967 est une démarche puissante pour ajouter des processus dans le modèle original.

![Figure 2: Intégration des interactions et des containtes abiotiques dans la TIB. Pour intégrer les interactions j'ai considéré n'on pa un ensmeble d'espèce indépendant mais un des espèce au sein d'un réseau décrit à l'échelle régional (a). Comme dans la TIB ces espèces peuvent être colonisée l'île (b), mais dans le modèle que j'ai développé, les taux de colonisation varient avec le long d'un gradient environemntal (c). Enfin les interactions influencent les taux d'extinction locaux (d).](data:application/pdf;base64,)

Figure 2: **Intégration des interactions et des containtes abiotiques dans la TIB.** Pour intégrer les interactions j'ai considéré n'on pa un ensmeble d'espèce indépendant mais un des espèce au sein d'un réseau décrit à l'échelle régional (a). Comme dans la TIB ces espèces peuvent être colonisée l'île (b), mais dans le modèle que j'ai développé, les taux de colonisation varient avec le long d'un gradient environemntal (c). Enfin les interactions influencent les taux d'extinction locaux (d).

## Un problème d'échelle?

En repartant de l'exemple classique de la ségrégations spatiales des tamias *Eutamias dorsalis* et *E. umbrinus* (**???**), j'aiprécédemment mis en évidence qu'une information sur les interactions contenus dans l'analyse des aires de répartitions. Il y a cependant deux caractéristiques importantes qui peuvent faire obstacle à l'abondance de ce type de lecture : la singularité de l'interaction et son caractère locale. Je reviens un peu plus bas sur la première prpopriété et m'arrête ici sur la seconde. Une idée forte relative aux interactions est leur rôle majeur à l'échelle locale qui a des conséquences de moins en moins perceptible au fur et à mesure que l'on cosidère des échelles spatiales de plus en plus grande (voir l'unique figure de McGill (2010)). Du point de vue théorique, c'est tout à fait ce qui est décrit dans la TIB car c'est à l'échelle locale que les interactions influencent l'extinction. Néanmoins, ces conséquences locales sont présentent sur l'ensemble de la distribution de l'espèce, il est alors pertient de se demander pourquoi nous ne sommes pas capables de detecter les interactions en examinant les distributions d'espèces. En fait, nous avons des preuves que cela est possible dans certains cas. En 2010, Nicholas Gotelli et collègues divisent l'avifaune danoise en différentes catégories fondées sur la similarité écologique et démontrent que les espèces d'une même catégorie sont très souvent significativement ségréguées (Gotelli et al., 2010). De même, en 2007, Risto Heikkinen et collègues avaient ibtenu des performances accrues de leurs modèles statisiques par l'utilisation de la répartition de six espèces de pics pour expliquer la présence de quatre espèces de hiboux (Heikkinen et al., 2007). Dans cette même étude, le signal est plus fort quand les données sont sur de 10*10km que 40*40km en faveur d'une dépendance à l'échelle, récemment supportée par d'autres travaux (Belmaker et al., 2015). Ce qui est remarquable dans les travaux de Gotelli et de Heikkinen est que l'utilisation d'une connaissance biologique et écologique a permis de révéler une trace des interaction dans la distribution d'espèces.

La dépendance spatiale de la detection des intéractions est facile à comprendre : en examinant des données de présence à des échelles spatiales de plus en plus large, le nombre d'espèces s'accumule (c'est le principe de la relation aire-espèce) menant à la dégradation de l'information potentielle contenu dans différence plus locales. Cela signifie que l'information nécessaire pour déceler des empreintes laissé par les interactions sera fournit par des données à l'échelles relativemnt dfine, cela ne permet pas de conclure sur le rayon d'action de ces interactions. Pour dépasser la question spatiale, il fait aussi envidagée l'impact de la nature des interactions sur la répartitin géographique. Ainsi, en 2014, Miguel Araújo et Alejandro Rozenfeld ont prouvé théoriquemnet que les les interactions positives (mutualisme) se propageaient davantage que les intéractions négatives (Araújo and Rozenfeld, 2014), la nature de la relation qui unie des espèces peut donc influencer la perte d'information contenue dans les aire de répartition. Suite à mes travaux sur l'intégrations des interactions, je me suis penché sur un autre aspect qui peut influencer la perte d'information dans dans les données de présence : l'abondance des interactions. Au chapitre 2, je montre que les interactions directes et indirectes affactent les données de distributions mais aussi que l'abondance des interactions rend difficile de distinguer la co-occurrence d'espèces en interactions d'une co-occurrence aléatoire. Ce qui est encore plus intéressant, c'est que j'ai accumulé un un certains nombre d'indices dans des données de présence et d'abscence réelle qui semblent confirmer nos prédictions. Je discute de ces résultats dans le troisième chapitre de ma thèse mon troisième chapitre.

En constant que l'abondance des interactions peut justifier l'hypothèse d'indépendance des espèces, je soulève le même paradoxe que celui relevé par MacArthur dans son oeuvre de 1972 (MacArthur, 1972) :

« A few decades ago it as fashionable for ecologist 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 belied, 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 communities by easier to understand? A possible answer might be that complex community has 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. »

Encore une fois, je déplace le problème car si l'interdépendance est importante pour des système smple, le porblème est de prédire aund ces systèmes le sont. Autrement dit il serait peut-être pertinent de situer les prédictions en biogéogrpahie au niveau du réseau écologique. Le problème d'échelle n'est plus seulemnt spatial et temporel il est aussi un problème d'échelle biologique : individus, population, communauté ou réseaux?

## Vers une biogéographie énergétique

Le problème d'échelle biologique est aussi un problème de catégorisation des espcèes. J'ai suggéré que les prédiction étaient plus facile pour des espèces généralistes que pour des espèces spécialistes. Malheureusement le spectre est très large et plutôt balancé avec un continum entre des espèces hyperspécialistes de d'autres très généralistes (Timothée Poisot et al., 2015). On peit néamoins espèrer que la réduction des espèces à un certains nombres de traits (McGill et al., 2006, T. Poisot et al. (2015)) et des réseaux à un certains nombre de propriétés puissent permettrent des généralisations utiles dans notre compréhension de leur distribution. Il m'apparaît aujourd'hui urgent que le niveau bon niveau de détail dans nos descriptions des systèmes écologiques soit trouvé afin de renforcer les fondements théoriques de la dynamique des aires de répartitions.

Une piste prometteuse pour prolonger la recherche des propriétés est me semble-t-il de s'appuyer sur la nature profonde des espèces : des sytèmes énergétiques qui se perpétuent. La lecture de la théorie de la dynamique du budget énergétique de Sebastian Kooijman (Kooijman, 2000) m'a été très profitable pour cerner les possibilités offertes par une telle approche. Si, comme il est montré par Kooijman, il est possible de dériver de manière précise un grande nombre de propriétés énergétiques des espèces sur leur masse et leur forme, alors les espoirs sont grands de pouvoir trouver des règles d'assemblages fiables des commautés et donc de comprendre d'un point de vue méchaniste les extinctions locales. Ce sont les mêmes espoirs que ceux nourrit par la théorie métabolique de l'écologie qui rassemble des relations entre la taille des espèces et différentes de leurs propriétés (Brown et al., 2004) qui montrent en somme qu'il est possible d'aller au dela de l'espèce (T. Poisot et al., 2015). Mes reflexions sur l'intersection entre la TIB et une vision énergétique de l'écologue sont présentées au chapitre 4 de ma thèse, dans un chapitre qui se veut aussi comme une ouverture vers les projets de recherche que j'aimerais mener dans un futur proche.

Allesina, S., Tang, S., 2012. Stability criteria for complex ecosystems. Nature 483, 205–208. doi:[10.1038/nature10832](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1038/35048692)

Araújo, M.B., Rozenfeld, A., 2014. The geographic scaling of biotic interactions. Ecography 37, 406–415. doi:[10.1111/j.1600-0587.2013.00643.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00643.x)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x)

Belmaker, J., Zarnetske, P., Tuanmu, M.-N., Zonneveld, S., Record, S., Strecker, A., Beaudrot, L., 2015. Empirical evidence for the scale dependence of biotic interactions. Global Ecology and Biogeography 24, 750–761. doi:[10.1111/geb.12311](https://doi.org/10.1111/geb.12311)

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85, 1771–1789. doi:[10.1890/03-9000](https://doi.org/10.1890/03-9000)

Brown, J.H., Lomolino, M.V., 1989. Independent Discovery of the Equilibrium Theory of Island Biogeography. Ecology 70, 1954–1957. doi:[10.2307/1938125](https://doi.org/10.2307/1938125)

Connor, E.F., Simberloff, D., 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? Ecology 60, 1132. doi:[10.2307/1936961](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00366.x)

Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B., Wood, S., 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. Nature 391, 783–786. doi:[10.1038/35842](https://doi.org/10.1038/35842)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069504)

Godsoe, W., Harmon, L.J., 2012. How do species interactions affect species distribution models? Ecography 35, 811–820. doi:[10.1111/j.1600-0587.2011.07103.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07103.x)

Gotelli, N.J., Graves, G.R., Rahbek, C., 2010. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. Proceedings of the National Academy of Sciences 107, 5030–5035. doi:[10.1073/pnas.0914089107](https://doi.org/10.1073/pnas.0914089107)

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](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x)

Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D., 2013. Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. Methods in Ecology and Evolution 4, 1083–1090. doi:[10.1111/2041-210X.12103](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12103)

Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk 34, 427–433. doi:[10.2307/4072271](https://doi.org/10.2307/4072271)

Guisan, A., Rahbek, C., 2011. SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. Journal of Biogeography 38, 1433–1444. doi:[10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x)

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](https://doi.org/10.1073/pnas.1210127110)

Hanski, I., 2010. The Theories of Island Biogeography and Metapopulation Dynamics, in: The Theory of Island Biogeography Revisited. Princeton University Press, Princeton, NJ, p. 476.

Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. Nature reviews 396, 41–49. doi:[10.1016/0169-5347(89)90061-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90061-X)

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

Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Körber, J.-H., 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. Global Ecology and Biogeography 16, 754–763. doi:[10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x)

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](https://doi.org/10.1002/joc.1276)

Holt, R.D., 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106 Suppl, 19659–65. doi:[10.1073/pnas.0905137106](https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106)

Holt, R.D., Barfield, M., 2009. Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society 276, 1435–1442. doi:[10.1098/rspb.2008.1536](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1536)

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](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01634.x)

Hubbell, S.P., 2010. Neutral Theory and the Theory of Island Biogeography, in: Losos, J.B., Ricklefs, R.E. (Eds.), The Theory of Island Biogeography Revisited. Princeton University Press, Princeton, NJ, p. 479.

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](https://doi.org/10.1126/science.283.5401.554)

Hubbell, S.P., 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs 16, S9–S21. doi:[10.1007/s003380050237](https://doi.org/10.1007/s003380050237)

Jabot, F., Bascompte, J., 2012. Bitrophic interactions shape biodiversity in space. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 109, 4521–4526. doi:[10.1073/pnas.1107004109](https://doi.org/10.1073/pnas.1107004109)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x)

Kissling, W.D., Dormann, C.F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McInerny, G.J., Montoya, J.M., Römermann, C., Schiffers, K., Schurr, F.M., Singer, A., Svenning, J.-C., Zimmermann, N.E., O’Hara, R.B., 2012. Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. Journal of Biogeography 39, 2163–2178. doi:[10.1111/j.1365-2699.2011.02663.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02663.x)

Koh, L.P., 2004. Species Coextinctions and the Biodiversity Crisis. Science 305, 1632–1634. doi:[10.1126/science.1101101](https://doi.org/10.1126/science.1101101)

Kooijman, S.A.L.M., 2000. Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems. Cambridge University Press, Cambridge. doi:[10.1017/CBO9780511565403](https://doi.org/10.1017/CBO9780511565403)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x)

Levins, R., 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. Bulletin of the Entomological Society of America 15, 237–240. doi:[10.1093/besa/15.3.237](https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237)

Levins, R., Heatwole, H., 1963. On the distribution of organisms on islands. Caribbean Journal of Science 3, 173–177.

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](https://doi.org/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](https://doi.org/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.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., MacArthur, W., 1967. The theory of island biogeography. doi:[10.2307/1796430](https://doi.org/10.2307/1796430)

May, R.M., 2004. Uses and abuses of mathematics in biology. Science (New York, N.Y.) 303, 790–3. doi:[10.1126/science.1094442](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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.](https://doi.org/10.1038/nature01569.1.)

McGill, B.J., 2010. Matters of Scale. Science 328, 575–576. doi:[10.1126/science.1188528](https://doi.org/10.1126/science.1188528)

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in ecology & evolution 21, 178–185. doi:[10.1016/j.tree.2006.02.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002)

Monod, J., 1970. Le hasard et la n{é}c{é}ssit{é}: Editions Du Seuil.

Neigel, J., 2003. Species-area relatioships and marine conservation. Ecological Applications 13, 138–145. doi:[10.1890/1051-0761(2003)013[0138:SARAMC]2.0.CO;2](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0027)

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](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114674)

Poisot, T., Stouffer, D.B., Gravel, D., 2015. Beyond species: why ecological interactions vary through space and time. Oikos 124, 243–251. doi:[10.1101/001677](https://doi.org/10.1101/001677)

Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O’Hara, R.B., Parris, K.M., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). Methods in Ecology and Evolution 5, 397–406. doi:[10.1111/2041-210X.12180](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07409.x)

Ricklefs, R.E., 2003. A comment on Hubbell ’s zero-sum ecological drift model. Oikos 1001, 185–192.

Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235, 167–171. doi:[10.1126/science.235.4785.167](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.004)

Schoener, T.W., 2011a. The Newest Synthesis : Understanding Ecological Dynamics. Science 331, 426–429. doi:[10.1126/science.1193954](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.02.004)

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](https://doi.org/10.1214/10-AOP534)

Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffers, 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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1860.tb00090.x)

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

Warren, B.H., Simberloff, D., Ricklefs, R.E., Aguilée, R., Condamine, F.L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., Conti, E., Cornuault, J., Fernández-Palacios, J.M., Hengl, T., Norder, S.J., Rijsdijk, K.F., Sanmartín, I., Strasberg, D., Triantis, K.a., Valente, L.M., Whittaker, R.J., Gillespie, R.G., Emerson, B.C., Thébaud, C., 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. Ecology Letters 18, 200–217. doi:[10.1111/ele.12398](https://doi.org/10.1111/ele.12398)

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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1038/nature01767)

1. Wallace a publié en 1858 un article *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type* qui témoigne très clairement que ses idées sur les varitions temporelles des espèces étaient très proche de celle de Charles Robert Darwin a qui il avait d'ailleurs envoyé le manuscipt (Wallace, 1858). [↑](#footnote-ref-23)
2. L'âge de la terre est très débattu à l'époque bien que de nombreux s'accore que les 6000 ans biblique sont insuffisant, Wallace avance, audacieusemnt, l'age de 500 milians d'année. [↑](#footnote-ref-24)
3. Cet actuel professeur émérite à l'université d'Harvard est reconnu pour ces apport en biologie et en sociologue, il est l'auteur de 32 livres mais c'est pour son immense connaissance des fourmis que j'ai choisi l'adjectif de myrmécologue. [↑](#footnote-ref-25)
4. Changements accompagnés, entre autres, de l'utilisaion parfois massive de pesticide de la famille des néonicotinoïdes affaiblissant les colonies. [↑](#footnote-ref-29)
5. On peut trouver une variante énonçant que les économistes ont pédit 12 des trois dernières crises économiques. Je pense qu'au point de vue de la qualité des prédictions en biogéogrpahie, nous nous apparentons plus aux economistes qu'aux physiciens. [↑](#footnote-ref-32)
6. Il s'agit de la plante modèle par excellence le génome le permier à être séquencé chez les plantes (Arabidopsis Genome Initiative, 2000). [↑](#footnote-ref-34)
7. 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] [↑](#footnote-ref-36)
8. 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 parmis ces dimension. Une tentative a été proposé de parler de la niche comme une espace ou le taux de croissance net est supérieur à 0 (**???**) malgré l'aspect plus quantitatif, le problème est de trouver une méthode gén.rale pour le calculer. [↑](#footnote-ref-41)
9. La première annexe est un article de vulgarisation qui aborde de manière didactique la formulation la plus simple du modèle. La seconde annexe est aborde des aspects plus techniques qui ont été l'objet d'un article dont je suis co-auteur. [↑](#footnote-ref-50)
10. Récemment Wilson a répondu à une entrevue dans laquelle il se base sur cette relation pour indiquer la proportion de la Terre qu'il faudrait épargner afin de maximiser la sauvegarde des espèce sans pour autant empêcher le développement humain [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]. [↑](#footnote-ref-51)
11. Les îles sont cependant souvent dans des archipels où la lecture de ces flux n'est pas si simple. [↑](#footnote-ref-55)
12. Richard Levins qui avec Heatwole est un des co-découvreurs des idées de la TIB. [↑](#footnote-ref-56)