# 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 important qui justifient l'importance de l'examen de la répartition géographique des espèces (Wallace, 1881). Premièrement, il montre, à travers un grand nombre d'exemple, 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, bien que séparés par des miliers de kilomètres, la compoisiton taxonomiques des arbres et oiseaux du Japon sont bien plus porches que les compositions taxonomiques des îles îles indonesiennes Bali et Lombok séparées pourtant de quelques dizaines de kilomètres seulement. De plus, en s'appuyant les différences des faunes brésiliennes et africanes sous des latitudes similaires, il souligne la faiblesse du pouvoir préductif des variables climatiques pour décire les compositions fauniques. Au-dela des faits, ces comparaisons incitent à la reflexion : en deux points de la Terre, quels sont les mécanismes qui amènent à une ressembblandce ou non des écosystème dans leur compousiotn taxonomique. Son ouvrage se réclame d'une tentative de compréhension des raisons sous-jacentes à ces faits et il reconnait toujours dans cette introduction la difficulté majeure pour arriver à une telle compréhension :

Many years study of this class of subjects has convinced me that there is no short 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.

La réponse apportée par Wallace est la suivante : une connaissance encyclopédique de la distribution des êtres vivants à travers le monde permet de relier les différents îles aux grands ensembles régionnaux biologiques (que nous appelons aujourd'hui écozones). Il est intéressant de noter que le nom de Wallace est associé à la ligne séparant l'écozone indomalaise de l'écozone australienne (qui sépare notamment Bali et Lomonk citées plus haut) à la suite de ces travaux publiés en 1860 (Wallace, 1860). Ces regroupemnets géographiques fondés sur la proximité taxonimique est la traduction que les distributions des espèces renflètent en partie une phylogénie des êtres vivants et sont alors autant d'arguments en faveur de la théorie de l'évolution [^chrono]. L'éclaircissement substantiel des répartitions géogrpahiques des êtres vivants par l'évolution se double d'un obstacle épistémologique important : si l'explication ultime de la présence d'une espèce en un point donné est le produit d'une série de contingences historiques, sur quoi bâtir une théorie de la biogéographie? Comment s'abstraire des singularités pour trouver des règles? Pour aller chercher ces règles, il fallut attendre les travaux du milieu du XXème et particulièrement la fructuseuse rencontre du mathématicien et biologiste Robert Helmer MacArthur et de l'enthomologiste Edward Osborne Wilson qui conduit à l'élaboration 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). Leurs travaux théoriques ont été menés afin de dépasser les explications de la distribution uniquement en terme d'histoire naturelle comme ils l'indiquent eux même au dernier chapitre de leur livre de 1967 :

  Biogeography has long remained in a natural history phase, accumulating information about the distribution of species and higher taxa and the taxonomic composition of biotas. Interpretative reasoning has been largely directed to the solution of special problems connected with the histories of individuals taxa and biotas. Without doubt this descriptive activity will continue to be of fundamental importance to the science, one of the most physically adventurous of all scientific 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.

Les auteurs affirmeent ainsi la distributions des espèces doit sortir du royaumes des contingences pour devenir un objet de science au sens ou il peut et doit être manipulé aussi bien expérimentalement que par l'abstraction mathématique. Pour ce qui est du travail expérimental, le plus marquent demeur celui entreprit par Wilson avec son doctorant qui est aujourd'hui le célèbre écologue Daniel Simberloff aui ont directement testé la validité de la théorie des îles six petits îlots de mangrove dans la Bay de Floride (Simberloff and Wilson, 1969). La travail d'abstraction mathématique a été surtout celui de MacArthur qui est contenue dans les dévelopments mathématiques de la prolongée dans les annexes de son livre de 1972 (MacArthur, 1972). Leurs efforts conjugués ont donnés le jour à une vision générale et puissante dans laquelle la présence sur une île donnée est le résultat de processus stochastique de colonisation et de contraintes locales conduisant à des extinction contrebalacant les colonisations et amenant aisin à un équilibre en terme de richesse spécifique sur l'île. Ils ont alors montrès que l'appatrence statique des distributions d'espèces étaient le r.ustlat d'une dynmqiue et qu'en plus des indices à l'échelle d'un grand nombre d'île, la démonstration pouvait être expérimentale.

## Importance des îles en Biogeographie

Les îles qui occupent le coeur de l'ouvrage de Wallace et de MAcArthur et Wilson ont été essentiel poour comprendre les processus qui forme la sitributn des espèces. Elle sosn tproches du continent et peuvent être si différenetes la nature eotique des piles à forcer les auteurs à comprendre l'origine de leur singularit.é et ces sur ces bout de terre isolé qu'ils ont trouv.s des réposnes historques ais ausso spataile qui a parmis d'aller vers des dévelppemnt encore aujourd'hui très actis. La quête de cees honmes et de bien d'autres reste finalemnt de comprendre pourquoi les espèces sont ou elles sont et de comproendre ce qui les amanerner la. Ma thèse s'inscrit dans la poursuite de ces questions sur la distribution des ranges et j'artiuclerai la suirte de mon introduction autour de l'interrogagtion suivante : Quelles infornations renferment les distributions d'espèces. Pour apporter le maximum d'élément de réponse à cette question, je commencerai apr apporter les mécanismes en présence au travers de différérents ecemple avant de passer plus de temps sur la cadre conceptuel en Biogéograohie pour aboutir sur l'importance des interactions sur les distribution d'espèces.

(Chapitre 8 TIB first paragraph)

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

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

## Définitions importantes

Je tiens ici à disuter de notion clef pour lesquelles je donne des discussions volontairemnt courtes. Ce ne sont pas ces définitions qui m'intéressent mais leur articlion que je développe jutse après.

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

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

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

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

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

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

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

Pour des questions d'échelles il y a une dstcintion avec la biogeographies car les règles comportenemtales d'une sous papitlation ne sont pas étudiées au même échelle que la distribution d'écehlles. Néanmoins il existe une très grande variabilités de la taille des sistirbution pour des individus de tailles ne variant pas d'un grand nomdre d'ordre de grandeur on parleera de macroécologie même sir écoogie global (*Global ecology and Biogeography* est le titre d'un des journaux prestigieux de la discipline et je ne m'explique pas la différence entre les deux termes)

La différence que je vois entre le terme écologie et biogégrpahie est que les travuax portent sur les ranges que l'on peut relier assez aisément à tout autre champ de l'écologie mais que les infornations de l'inforation est une analyse parmis d'autre. On pet par exemle pensé aux développemnt récent de la génétique à l'échelles du paysgae qui donne une infornation très complémetare et révelles beaucoup de chose (Manel et al., 2003).

La compréhension de la répartion géogrpahique des espces s'articlue autour de quatre composante essentielle : les variables climatiques / biotiques les capacitésde dispersion l'artciuclation est bien détaillé dans dans la remière partie de Peterson et al. (2011).

## Théorie et modélisation

### Deterministes ou stochastiques

Il n'y pas de maeilleur manière les stats c'est sur du stochastique et on peut mettre du stochatci avec une variance c'est le r.sultats d'un théorème maus il en est aps moins que variance es quelqeues choses d etrès util et au bour aller des moi On peut avoir un modèle détermicites qui explique tout mais

Le hasard est qquelques choses qui est dans le dé ce que Monod dans le hasard et la cnécessité appelle un ahasar opétaionnel certain pense alors que le dé est un faux hazard que la détermination des lois de Newton et des forces inital est totallemnt déterminée et on peut donc prédire que le résulat du dé. Cependant c'est l'ensemble croisé de série de contingence qui amènent au hasrad et dans une partie de Yatz il sera bien difficile d'obtenir un score souhaité... Mais le hasard pur existe-t-il ? Dans l'oeuvre de Momod le hasard existe et c'est l'ADn polymérase à l,origine des mutations qui en est l'expression. mais l'ensemble des série de combinason

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

Clark a suggérez que stochastique n,est pas savoir et que le but c'est de passé du pas au maximum vers le détermiste. Dans elur défendse de la la théroy neutre Rosindell et al rétoquent que c'est plus subile il y a des modèles dtermisites chatosque (et dont les développemtn avancé font au propriété statistique des attracteurs) quer cela de même Gravel et collègues.. rreprche que. Modèles en plus validée par des stats qui reposent sur des stochsiques. Argument d'Einstien Dieu ne jue pas au dé face à la quantique qui au final alors mêe que le la gravitaté générale sans hazard pure sera fause. Le chat de Shrodinger est peut-être vivant ici mais il est mort dans un autre univers.

Produire variance et moments d'ordre supérierus...

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

## Correlative / Mechanism

### Règle et containgence

Finalemnt se problème est aussi lié au problème d'échelle de travail ! il y a un problème d'échelle

Quand on se tourne vers les sciences de l'écomomie il y a un bon jeus de mots que j'ai entendu sous deux formes : - Les physiciens oont 5 règles pour expliquer 95% univers et les 95 rèle pour 5% - Les économistes ont pédit 12 des trois dernière crises éconimoqe

Il y a un sentiment partagé avec l'écologie (beaucouoe en commun dans la raci) administration/gestion de la maison que l'on recent plus dans le trerme familier que / c'est la science de la maison, de l'habitat. et une compléxité une légère jalousie des physiciens se serait qui ont des théories qui ont prédi des objets à une époque où pas les moyens de faire les intslallation Boson Onde rgavitationelle ou encore expliquer la loi de fourier à partir de la mécanique statitsiqes

Rassurons nous les physiciens ont encore bien des parties sonmbres àexplorer : matière noire et energie noire et du boulot en masse pour ecologues / economistes peut-être que les foralimes que nous empreintons à ces disciplines ne sont pas les bons... Comme dit le phylodophe Sachs dans sa biodiversité c'est trop historiques qu'un concepte comme le fitness n,est peutêtre pas bien mis en equation dans une forme physique

### Un acte d'abstarction pour des défis très concret

ce n'est pas objectif, c'est se placer dans un cadre et c'est une façon de contruire le raisonemet. Exemple on peut vouloir modéliser la robabiliter d'interaction et alors uon peut commenceer par une probabilité de rencontre qui est simplemnt la probabiliter de se detecter mais qui pourrait être calcluer de manière complexe ou alors juste un paramètre.

Il y a différent niveau la modelisation a pour but de donner une idée mais n'oublions as qu'il existe une progression, un raffinement et qu'ultimement, le réalisme de la simulation permet d'obetnir préscisement le phénomène données et on peut aller très loin à partor d'imagination d'un aller retour entre le réel et l'espace dans lequel on se place pour modéliser.

Même sur des dynamiqeues d'espèce l'échelle

Prendre quelques

Devons-nous prendre un modèle taille ou agr structuré quand on cherche la distibution des espàces à large échelle

Des courbes à fitetr qui sont parfois les m^mes et donc peut infornatives...

prendre deux oiseaux il y a une relation phylo mais ecologiquenent qui est le plus proche ? Qui a quelle rôe ? Les traist permettent cette abastraction qui ne doit pas non pplus laisser de cote la phylo, il faut bien sur regarder tout pour avoir l'image complete

Un modèle existe en lui soi on pourrait se demander Evaluation au regard de sa perfomnce

# Mécanismes et enjeux de la connaissance des distributions d'espèces

## Biogéographie historique

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

## Environnement abiotique et distribution des espèces

Dans le chapitre 6 de son livre de 1972 *Geographical Ecology* MacArthur (1972) présente l'importance des contraintes climatiques à travers l'exemple de l'aire de répartition du cactus Saguaro (*Cereus giganteus* dans le livre mais aujourd'hui *Carnegiea gigantea*, http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\_topic=TSN&search\_value=506151). Ce résident du désert de Sonora est sensible au gel et ne peut 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 (la limite à l'ouest étant l'océan pacifique), il semble que l'abondance des pluie hivernale ne lui soit pas favorable. Ces résulats semble confirmer ar des travaux récents qui prédise un changement et ajoutent que le l'augnetation du feu pourrait avoir des conséquences négatives sur cette expansion (Springer et al., 2015). Cette démarche de recherche active des limites climatiques recoupée aux limites phuysiologiques est la détermination de la niche fundamnetal. Cette approche a été poussé à son paroxysme dans l'article de Kearney et Porter sur le petit gecko australien nocturne *Heteronotia binoei* (Kearney and Porter, 2004). Ils ont montrés qu'en combinant des mesures physiologiques (dont le taux métaboliques au repos, le température cumulées nécessaire au bon développement des oeufs et des mesures de températures charactéristiques) avec des données climatiques, les rpobbailités d'observations et les obsevatuons corrélaient et que cela fondait la démarche prédictive de s'apuyer sur les scénarios de changement climatiques pour aller essayer de comprender les réaprtitions futures.

Cette approche s'apparentent à la recherche de facteurs limitants qui sont le reflets de contrinate physiologiques. On peut encore cité l'exemple fourni par Engelbrecht et al. (2007) qui ont montrés qu'au niveau du Panama la distribution local et régionale de 48 espèces d'arbres étaint bien expliqué 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 cherche à faire correspondre les variables climatiques aux données de co-occurrence (Elith et al., 2006, Elith and Leathwick (2009)). Le succès récents de ces apporches a l'abondance des données climatiques comme cellles porposées librement par WorldClim (données disponible en ligne <http://worldclim.org>, Hijmans et al. (2005)) et la relative faciliter d'abtonr des donn.es de co-occurrence qui tentent à être égalment disponble en ligne comme le portail de données sur la biodiversité à l'échelle mondiale GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <http://www.gbif.org>) malgré des biais lié à des efforts différents dans les différentes régions du globe (Beck et al., 2014). Le succès repose sur les besooin prédictif dans un contexte de changement climatique qui conduisent à un effort de recherche important dans le domaine .

La niche fundamnetale est une contrainte de premier plan dircetemnt lié aux relation des un ancrage important de la biogéographie. La théorie doit non seulement permettre de comprendre mais aussi les articluations avec les autres composante de la biogéographie que je détaille ci-dessous. Importance théorique

## Réseaux d'interactions : interdépendance des espèces

Dans le même chapitre 6 de *Geographical Ecology* MacArthur parle clairement de la contrainte biotique notamment du rôle que peu avoir la compétition pour comprendre la distribution des espèces. la prédation et la compétition ont été très vote envisagée 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 dess-su 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 peu engendré une séparation des distirubution locales. Ainsi, l'aggressivité de *Eutamias dorsalis* lui est favorable dans les forêts clersemés où son compétiteur doit dépensé beacoup d'énergie pour se réfuugié dand un arbre de basse altidue alors que l'abondance des arbres le rend inefficace, le compétiteur plus facilemnent y échappe. Ainsi la segregation locale des deux espèces reflète bien une interaction biotique et donc l'information contenu dans la distrbution est aussi de nature très précise : competiton pour ressources et comprtanemnt.

Au-delà de la competition, l'écologie des réseaux actuelle nous montre à quel point il est difficile de concevoir les espèces comme indépendantes, elles sont reliés par des relations de très diverses natures. Les relations trophiques sont les plus évidentes, mais il existe aussi une myriade d'interaction non trophiques qui affectent aussi utlimement la démographie des espèces (voir Kéfi et al. (2012) pour une relexion autour et une classification de ces interactions) et il existe actuellemnt aucun argument solide justifiant la primauté d'un tyoe 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 globalemnent plus abondantes et concentrées sur les bas niveau trophques (Kéfi et al., 2015). La compréhension fine des lines qui existent entre les êtres vivants est un ressort essentiel pour obtenir des théories puissantes sur la dynamique des populations à placer au coeur de la biogéograohie comme le mentionnait MacArthur et Wilson au dernier paragraphe de leur Théorie de la Biogeographi insulaire par ces mots :

In short, biogrography apperas to us ti hace develope to the extent taht it cam be reformulated in terms of the first pricnciples of population ecology and genetics.

Le débat majeur autour de la relation entre la diversité et la stabilité des écosystèmes au regard de la structure des réseaux (May, 1973, Allesina and Tang (2012).) doivent être aussi regardé en terme de conséquence sur le changement de réoartition des espèces. Le débat c'est construit autour d'argymemnt mathématqieu qui ont considérablement enrichit l'écologue (McCann, 2000) La représentation en réseau de ces interactions est un outil puissant pour synthétiser la complexité des écosystèmes (**???**, Pascual and Dunne (2006)). Avce une seule matrice Ils sont représentés par la matrice de communauté qui résume l'effet démographique des espèces par pair. Cette matrice renferme des informations précieuses telles que la connectance (mesure du nombre de liens constatés rapporté au nombre de liens possibles), la topologie des interactions entre espèces et les effets indirects (Wootton, 1994, Montoya et al. (2009)).

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

## Capactés de dispersion et structure du payasge

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

* L'engoument pour les îles est aussi une facilité dans le comprendre les ocntraintes et relié clairemnt les îles aux continent
* Metapopultion ont montré que différents porblème oour abirder (Leibold et al., 2004)
* Par essence stochatioque
* diversité => crombie crombie 1946 diversité d'habitat and coexitence (article repis dan MacArthur). => faarine and tube + broken caripopse de blé
* expéreice de défoliation expérience reprise

## Plasticité phénotypique et processus micro-évolutifs

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

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

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

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

## Sythèse des mécanismes et des enjeus autour d'un exemple récent

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

L'introduction aux chapitres de ma thèse sera articulée autour de la question fondamnetal esuivant de variation de co-variation / difficultés d'apprécier la proportions relative des différents mécanismes / mécanismes de coexistence coexistence vs co-occurrence variabilité quelle espoir de généralisation Crombie repris dans Macarthur => coexistence Problème de coexistence => non reproductibilité des ranges / stochasticité des ranges Frelon asiatiques => degat sur la nouvelle faune local msiaune augmentation ++ du nombre de liens... reconfigurations des réseaux locaux. => ou est le cuyrseur dans l'hstoire (evolution) ou la geographie (l'ecologie) A quel point est-il pertinent d'évaluer le range d'une espèce sur juste une île. Un problème d'identification. classique experience de perte de la biodiv => et hope une histoire différenteds

CCL internediaire : information dans les ranges / on peut maintenat essayer de passé au cadre interpretatifs de la thèse.

# Cadre théorique de la thèse

## Grandes théories en Biogeographie

### L'importance des îles en biogéorgaphie

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

Pourquoi les îles en fait isolé flux et gros contraste mailand - island alors qu'elles sontproches..

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

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

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

=> impact enorme sur la conservation et encore aujourd'hui bien que simplifié les calculs permettent de comprendredsimplementr dans quelles directions nous allons [article NewYork Times] Malgré la 50 ans de depuis la publication du Livre et premier articles a lasuorise de auiteure eux meme => publications récentes qui repartent de la théorie des îles ; l'ecolet Warren et gravel and all

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

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

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

### La théorie des métapopulations

=> chapitre de H anski

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

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

=> chapitre dans revisited

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

## Hasard et nécessité

### stochasticité

### Dans la Biogéo des îles

immigration => haazrd extinction nécéssité

## Développements théoriques en Biogéographie

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

## Chapitre 2 TIB

area and number () mais des exeptions C taxon dependance similarité avec les eation allometriques sample nom isolé même relation mais z différent

Preston 1962 a lié species abindance et

## La TIB : un modèle simple donnant une vision puissante

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

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

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

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

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

![Figure 1: La Théorie de la biogéographie des Iles. L'évolution des taux de colonisation et d'extinction est présentée pour deux îles aux caractéristiques différentes. Les tailles relatives des îles et les distances qui les séparent du continent sont schématisées à droite du graphique, les couleurs associent les îles à leurs courbes respectives. Le pool d'espèce régional (P) est constitué de 100 espèces, les taux de colonisation et d'extinction sont exprimés en terme de probabilité d'évènement. Les points où colonisation et extinction s'équilibrent sont marqué par les symboles en gris.](data:application/pdf;base64,)

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

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

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

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

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

L'objet de ma thèse est sur la sidtibution des espèces et les interactions et ce que la comjonction de tout ça. Elle est le plus souvent des articles qui sont de mon point de cue plus une reflexion des iudées et pas nécesairemnt des démonstrations formelles et fermées mais la tentative de trouer des ouvertires d'appliquer des outils de msnière un petit peu différete pour donner, ce que cherche ltous doc àdonner de l'originalté é mon traviell. Chemin faisant j'ai passé bien du tenmsp derrière l'ordi pour lere anayser faore des modèles mathématiques ensuite implémenté in silico. Dans cette introduciotn je ne peux donc pas faore l'impasse sur une mise en contexte générale de la biogéogrpahie avec ces apports historiques ces contraintes mais aussi l'age dans lequel nous sommes et les défis mais aussi toutes les aspects d'ordres computationnelle parler de modélisations de ces enjeux et valoriser les modèles thérqies fondamentaux qui s'éloignent parfois de la éalité mais sans jamsi la déconsidérer.

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

Dans la premièr partie de cette introduciton je fais un tour très large de notion d'horizon biogéogrpahie / pilier théoriqe / besoind d'hypothèse en biogéograohie et finir sur la modélisation. Pour dans un deuxième temps les articuler autour de questions précises

## P2

La niche c'est quoi on en a deux definition ultr classique mais elles sont très porblématiques. Il y a des tentatives de synthèse mais le problèmes est toujours là.

Partir du development de la niche et des hypotheses clef comme l'heterogeneité spatiale qui peut accroitre la biodiversité un exemple c'est les ecoulemnents à petites faible echelles de l'hydrologie niche hdrologique à fable échelles Letten et al. (2015) repartition hydrologique les hypothèses sont que qui explique celon les différentes besoin des espèces (principes de la niche) que besoin différemtes me répartition des espèces. Cette idées est

A large espes répartition de la biodiversité on quantifie la différence depuis les mesures classiques Simpson, alpha gamma beta qui sont étendues au réseau Poisot et al. (2012). Mais quand on chnage d'echelle on arrive rarement à quelques choses de concluant pour l'integration des interactions. Pourtant il ya des exemples convaicant comme celui de Gitelli.

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

Les interactions quelles pourrait être leur conséquence à large échelle ?

Mais au-dela de cela il yt a un besoin de règles. L,écoligies cherche ces règles et essayes de faire le max sans trip de succès. Les traits sont un gran despoir. On a besoinde rule on reste descriptive il y a des relation EH-Bioversité, SAR, Diversité-équilibre diversité fonctionnenemnt qui sont partielelemnt reliées et des théries débat theories neutre theéor de la niche Stein et al. (2014). Dans cette review Stein et al. (2014) montre que vegettaion est inportnates ce qui eimplique des inbteractions. Théorie allométrique prometteuse en ce sens qu'elle loi physiques. Différents concept autrour d'une même notion sur plusieurs paradigme pour une même notion sur les metacommunity Leibold et al. (2004) il peuvent co-exister mais faudrait les savoir ce qui fait qu'on a pus l'un ou l'autr.

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

La puissance de la Biogéographie est aussi sont implications dans des cas très concrets Cirtwill and Stouffer (2015) mais aussi ne puissance exploratoire théoriques Gravel et al. (2011) Cazelles et al. (2015) des îles

l'idée des interactions à déjà montré ça pertinence sur plusieurs exemples. Cirtwill and Stouffer (2015)

## Les relations de la biogéographie

Relation diversiyté des habitats Relation aire quantitié d'espéces SAR / relation de la biogeograhies des îles Compromis entre aire et hétérogénéité...

# Conclusion

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

# Predire la répartiton futrure des espèces

On fait des atlas des 2 des entités avec un einertoie historqiue mas est-ce là important pour comprendre le réseuax ? Hortal et al. (2011)

Bien sur un objectif central est d'être en mesure de prédire la répartitopon des espèces L'ecéologie avance avec des rêves mais des pièce manquante le lien entre les espèces et le foodweb le lien entre la présence des espèces et le fonctionenent. Il y a des problèmes fincdamnentale et qui sont complexes. Par exemple les espèce peuvent avoir été invasives et causé des dégâts sur les ecosystèmes, il y a les exemples de l'aAustraile véritable laboratoire avec les boeufs les crotets els inporatation mais d'un autre côté ça fnctionne encore.

Pour la prédicitons des distribution d'espèces la processus et simple et bien expliqué dans le libvre de Peterson. Finalemt l'eercie consiste à trouver les contraintes evironemntale qui sont les bonnes et ce placé ensuite un certai nombre de contrainte peuvent être les même il y a de nombreux avantages à une telle métyhdoes compréhensiblem empiriqument fond.é, intuitibenbt quand on va dans des endroits humides ou sec o connait bien la différence de type d'cosytèmes mais il faut rajouter bien des couches. Ainsi la possibilité de colonisaton 'est pour ça que des ecosystèmes sont aussi éloignés mais pas les mêmes espèces dessous.Rajouter l'histoire evolutive pour bien comprendre la co-evolution des humming bord 9cf mail de Bo)

La bonne unité d'analyse ? D'où parti r?

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

Les système écologique sont des systèmes trasitoire par excellence et on veux qu'il soit satbel mais il y a une contingence encore assez dure à admettre les système que nosu observons sont on cherche à les modéliser mais il faut pas oublier qu'ils ne resterin t pas et qu'ils sont peut-être entrain de disporaître que les moteurs de l'évolution rebat lenteemnt les cartes

## Modéliser

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

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

approhe modulaire => rupture de symétrie

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

# Le rôle des interactions dans la distributiondes espèces

## Interaction et biogeographie

Accent sur les cascading effect est surtout un problème de l'instabiilté (**???**) Il ya aussi l'article perturbant de Säterberg et al. (2013) qui montre que le fait qu'une espèce soit (ex. pêche) peut conduirte à des extinctions d'autres espèces lié dans le réseau... Ces deux exemple montrent que les interactions peuvent mener à des problèmes de prédicitons et donc porblèmes sur prévoir les services ecosystémiques et c'est appuyer par Cahill et al. (2013) qui nous indique en somme que le changemnr des interactiosn bioiqtess ets la voie privilégié d'extintionciton dans un contexte de chanegnmtn climatique

On nous fait miroiter que finalement que l'érosion de la biodiversité est dramatiques et le ressort actuel pour faire un levier face à cela c'est les services ecosystémiques qui sont actuelelemet l'argument choc pour renforcer la production de la nature. Il y a un côté pervers qui est la financiarisation et la substituabilité l'argent oeut alors être utilisée pour intervertir ou alors remplacer un type d'écisystème par un autre ailleurs... En fait on a l'impressonq ue c'est pus un principe de précaution qui erst invoquer et ultimement il est vraisemblable que la destruction de la nature tel que nous la connaissons soit dans le future un générateur de conflit.... et uttiment on a a craindre de faire un panete invivable pour nous mêm.

Mais les changement sont des remplacemnt et pour la conservation on peut se demander les startégie. Dans son arctile 'Don't juge a species on their origin' Mark Davis prend à revers un sertain nombre d'idée recu et souligne qye les effects des invedeurs peuvent être positives Davis et al. (2011).

Les ramges comme un fait (wallace chap 2) des espèces avec des larges avec des grandes ranges Loddigésie admirable (*Loddigesia mirabilis*) seul collibris de son genre vs Lièvre variable (*Lepus timidus*) nomnbre d'espèce dans un genre vaire beaucoup => un autre indice de solution pas fructifiées... Pithacia Monathus vs Pithecia pythecia separé par une rivière Geographical Ecology => patterns in the distribution of spceies 2 espèces proches des ranges très séparéed => species Bonobo et cChimpanzés

L'évolution = le hasard et la nécessité est un moteur de la répartiton mais aussi la composante historiqe de la biologie. Cette dimension fascinante implique aussi nous focalisé sur des explications singulière souvent pas évident qui permettent de conformer le type de facteurs impliqué dans la variation des ranges mais nous amène pas encore à trouver des règles précices.

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

Both competition and predation appear now to be much more important in biogeography than peopl had formely guesses

chap 2 geographical ecology

il prend comme exemple la compétition entre oiseau et un manque de ressource pour une année partiuculièremnet sévère et que 19 and pas assez pour voir et il conclut que

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

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

Mais le porblème étant que le signal n'est visible que si on a des données sur 20and.

Le problème

Parallèle entre information des traits sur le régime allimentaire et l'information dans les ranegs est-ce cela qui conduit les ecologistes à être des statisticuencs. et l'info dans l'ADN

la question a été pourquoi il y a autant d'espèces mais je pense qu'un equestion légèremnetn différentes n'a pas été assez invextie : pourquoi peuvent-elles être si nombreuse.... La limite est toujours OK si assez pour 2 ou plus.

## Interactions écologique et TIB

Wilson grand entoogist spécialistes des fourmis et MacArthur mathématicien + biologuste très oiseaux sont pleinemnt conscience et même comporteemntau que peut avoir la biogéographie c'est même souvent evoquer dans la théorie mais jamais inclu aisni la théorie des

## Une question d'échelle

Se problème est d'une grande importance. L'écologie porte sur l'ensemble du monde vivant quelquees soiten leur taille mais les différent champs ne sont pas toutes relatoves à la m^me échelle alors il y a bien els échelles de temps, les echelles spatiales mais il y a le lével d'organisation. Il est bien inportant de comprendre celad !

Un scéhma avec des variables qui émergenet ave différemts paramères et quelques éxemelpme de théorie! (DEB Evolution foodweb...) et l'action de

Repartition des especes des passges histroqiere dans l'origin des espèces et dans Wallace. Le principe même de l'écologie (la definition de ecologie).On arrive à l'idée de ;la niche. Exemple histriques. Dans son ouvrage, le grand biogéographe Wallace reconait en introduction le caractère facinant de la réaortition de la biodiversité des îles avec des faot intriguant wuant à la faune et la flore. Ainsi il constate qu'il peut y avir plus deux différence entre île très éloigné et deux île s très proche. Il écrit que la faune et la flore sont plus dissimilaire entre ldeles deux piles des Galapagos Bali et Lombik qu'entre Hokaido (Yesso) et La grand bretagne ouy encore la Nouvelle Zéland et l'Australie,

Exemple classique de grinnel et des Trasher + evolution avec les charcter displacement.

Nous accumulons des évidences quand aux impact du changement anthropique. A diiférentes échelles la diminution de la biodiversité, chngemnt en compoisiton Taranu et al. (2015) De Roos et al. (2008)

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

A few decades ago it as fashionable for ecologist to study communities in the artic 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 greter interdeoendance, patterns may be more conspicious."

## Oubli de ce facteur important de

Ls SMDS...

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

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

## Une question d'échelle

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

=> spatiale peut-on avoir d

=> temporelle plus on augmente plus l'enpreinte historiques est forte => grands evenemnt géologique (lacitaion mouvement des plques) biogéogrpahies historiqyes mais aussi forme un pool d'espèces

=> Mais aussi l'échelle taxonomique : la relaton aire espèce est décrite à l'intérieru des taxons les relations allométriques à l'inérieur des taxons E O Wilson a commencé à rappporter des relation sur les formis les exemples du livre sont herpeta faun (reptile plus amphibien) mecanisme => diversité de milieu

contre exemple des chauves souris

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

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

Dans ma thèse j'ai oassé du temps à essayer de mettre au point un modèke qui donnait de la substace aux idées de MacArthur et Wilson een etandant le travai initié par Gravel et collègues pour aller plus loin dans la compréhension des effets joints des interactions et des contraintes abiotiques. C'est aussi ce qui m'a animé pour en mettre en place la compréhesin dans les données de co-occurrence avant d'aller m'y confronter frongalemnet. Ma dernière intergtaion a Été de trouver des pistes pour allerr plus loin dans la théorie et explorer des pistes que je n'avais pas encore dxplorer mais qui seront à court terme les directions que je souhaite explorer.

## Étendre la théorie de MacArthur et Wilson

## Comprendre les conséquence en terme de co-occurrece

### Abondance des données

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

### Potential interactions

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

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

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

## Chercher des signaux de co-occurrence

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

## Information dans les distributions

# Aller de l'avant

## DEB

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

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

## Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des propriétés mesurables sur les organismes en relation avec leurs performances et leur rôle dans l'écosystème . Les traits étudiés peuvent être de différentes natures, 1-morphologiques : taille de différentes parties du corps, position des yeux, taille des oeufs chez les organismes ovipares, taille des graines pour les végétaux, 2- physiologiques : taux métaboliques de bases, stœchiométrie (rapport de la concentration entre divers éléments qui compose l'organismes) . Un ensemble approprié de ces propriétés peut être un outil puissant pour décrire un ensemble d'espèce dans un même espace. Leur proximité dans l'espace des traits est alors un indice précieux d'une proximité fonctionnelle. Ainsi, à l'aide de 13 traits ecomorphlogiques, Albouy 2011 parviennent à prédire les guildes trophiques de 35 espèces de poissons de la Méditerranée . Edwards 2013 montrent que l'effet saisonnier sur une communauté de phytoplancton dans la Manche peut être capturé à l'aide de traits décrivant : le taux maximal de croissance, la compétitivité pour la lumière et l'azote . La distribution des traits fonctionnels au sein de la biodiversité est aussi une entrée de choix pour réfléchir quand à la fragilité potentielle des fonctions remplies par les écosystèmes . %DG: je comprends cette citation de Mouillot, mais juste une mise en garde contre ce type de référence. Mouillot se base sur l'hypothèse que les traits nous informent du fonctionnement, sans jamais documenter cette relation. Ce qui est souvent le cas, et par conséquent contribue à bâtir des mythes dans la littérature qui à l'occasion ne sont pas toujours bien appuyés. L'approche par traits est un bel exemple, on a édifié rapidement une structure conceptuelle sur les traits, mais on n'a pas solidement appuyé le concept sur de bonnes bases empiriques.

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

Dans une théorie intégrative de la biogéographie, les traits fonctionnels peuvent être un pivot très intéressant pour rassembler les différents concepts que nous avons développés dans les paragraphes précédents. Les traits peuvent tout d'abord être mis en relation avec le milieu abiotique. Le taux métabolique ou encore la sensibilité à la sécheresse sont des indices performant pour décrire la survie dans un milieu donné que l'on peut capturer sous forme de traits. Kearney 2010 propose une approche prometteuse dans laquelle, l'environnement physique, la disponibilité des ressources et la dynamique énergétique sont reliées par les traits fonctionnelles le tout aboutissant à un modèle de distribution très mécanistes. La structure d'un réseaux peut également être dérivée à partir de l'espace des traits. Dans leur méthode proposée cette année, Gravel infèrent les paramètres du modèle de niche de Williams et Martinez à partir des relations de masse du corps entre proie et prédateurs . Ils sont alors en mesure de dériver un réseau global pour un ensemble d'espèce donné. Enfin, en tant qu'expression phénotypique, les traits fonctionnels sont soumis aux processus évolutifs. Sur les temps longs, l'expression de l'évolution résulte en la modification progressive des traits qui se répercute sur l'ensemble des propriétés qui en découle. Ainsi la considération d'une modification des traits est une approche simple et réaliste pour introduire les processus évolutifs et leurs conséquences .

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

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

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

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

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

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

De Roos, A.M., Schellekens, T., Van Kooten, T., Persson, L., 2008. Stage-specific predator species help each other to persist while competing for a single prey. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105, 13930–5. doi:[10.1073/pnas.0803834105](https://doi.org/10.1073/pnas.0803834105)

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

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

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

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

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

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)

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

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

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

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

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

May, R.M., 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Monographs in population biology 6, 1–235. doi:[10.1109/TSMC.1978.4309856](https://doi.org/10.1109/TSMC.1978.4309856)

McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. Nature 405, 228–33. doi:[10.1038/35012234](https://doi.org/10.1038/35012234)

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

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

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

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

Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., Gravel, D., Jordan, F., 2012. The dissimilarity of species interaction networks. Ecology letters 15, 1353–61. doi:[10.1111/ele.12002](https://doi.org/10.1111/ele.12002)

Säterberg, T., Sellman, S., Ebenman, B., 2013. High frequency of functional extinctions in ecological networks. Nature 499, 468–70. doi:[10.1038/nature12277](https://doi.org/10.1038/nature12277)

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)

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)

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)

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

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

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

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

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