# 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 th.éories (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 (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.”(p. 791, (May, 2004))

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 pricessus 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 évènemnets 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 malgrés 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 évènemnets 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 évènemnents de colonisation bien qu'individuel peuvent être assez fréquents pour et conduire à l'établissement de population et même d'une communauté locale d'insecte. Cette abondance des migrants est aussi à traduire en terme génétique car plus il 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 comme Kearney et Waren Porter l'ont montré dans leur travaux (Kearney and Porter, 2004). Un second aspect est la reltive faciliter 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 posé 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

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

## Eco-evo dynamique

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

Les processus évolutifs peuvent être favorisés par les changements environnementaux mais également par les interactions entre espèces . Les étroites relations entre espèces peuvent favoriser ou contraindre les réponses 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.

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 .

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

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.

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

Ce sont ce que sont appelées le modèle de distribution qui furent un temps appelé enveloppe climatque En guise de réponse, les SDM deviennent plus intégrateurs et de nouvelles approches émergent . Ainsi, Guisan et Rahbek 2011 proposent une démarche alliant les prédictions 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 .

Difficulté de lier l'ensemble des facteurs en poésence.

La questions derière est quels seront les écosystèmes de demain et on a bsoin d'un cadre théorique puissant pour y arriver.

comment déterminer l'invisibiilté...

# Cadre théorique de la thèse

Les développemnents que j'ai entrepris durant ma thèse sont des tentative pour ancréer les interactions entre les epsèces au coeur de la théorie de MacAArthur et Wilson je vais reprendre ici quelques grandes idées théorique en Biogéogaphie autour et des developpments récents. 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. Dans cette section je dévelope le

### Le coeur de la théorie des îles, une vision puissante de la génèse des distributions d'espèces

pas tellemnt de math surtout des idées et surtout le point je décrit pour arriber à l'équation cetrale et montre comment chauqe élément est apporté par la théorie.

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

Il y a une forme de hasard et de nécéssité qui fait echo à l'ouvre de Monod. Alors que ce dernier évoque les mutations comme source de hasard ici l'évènemnent de colonisation peut être interprété comme une évènemnet puremnet stochaistique dans le sens la prédiction qu'on peut en faire est sur la fréquence mais récurent et donc sur lequel on avoir une infornation sur dsa répétition. La nécessité est alors l'insertion éclogique réussi ou non le maintinet de la popultaion locale dans les contraintes écologiques donnée. Les extinctions locales sont donc le résultat de la nécessité.

Le balamncement des forces conduit à un équilibre, il y a donc quelques choses de prédictifs cette idée et forte et qu cet équilibre est finalemnt indépendant de la nature des espèces. En fait c'est une idée forte. IL y a une forme d'équivalence écologique des espèces qui ne nient pas que les espèces sont différentes mais qui prend l'échelle à lauqelle elle suffit pour expliquer ça distriubution une entité qui colonise et s'insère dans des résauex locale. En fait le besoin de plus de caractétristique intervient pour une connaissance plus fine du stystème qui en contre partie empêche une généralisation.

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

Le lien avec l'aire area and number () mais des exeptions C taxon dependance similarité avec les relations allometriques sample nom isolé même relation mais z différent ui a eu des conséquence sur la vision de la conservation avec le calcul de la taille des zones de répartition. Mettre les espèces en gris pour es rassembler et savoir ou les particluarisé dans l'explication fine... On rassemble mais on peut partcularis.

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 .

## Validation de la théorie

![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.

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

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

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

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

Le terme des îles est centraled mais il s'agit bien d'une théorie de la biogéogroahie. reflète aussi l'importance des îles dans l'édification d'une théorie isolation lux de migraotion simple / assemblage moins nombreux / conséquence d'une manipultion limité à l'île / 5% mais répétable ? / un oacth isolé et peut être que flux au île (Simberloff, 1974) Pourquoi les îles en fait isolé flux et gros contraste mailand - island alors qu'elles sontproches.. 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. Meilleur explication pour des arrangemnets spatiaux singuliers sont des processus temporels. Faire émerger des règles mon apport amener des interactions.

Preston 1962 a lié species abundance et => 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

### théorie de la niche

### La théorie des métapopulations

=> chapitre de Hanski

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

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

Oppositon à la niche.

(Chapitre 8 TIB first paragraph)

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

## Aller plus loin, Enjeux théoriques

L'effort théorique nécessaire en biogéographie porte sur l'intégration ordonnée de concepts clés issus de différents champs de l'écologie . Ainsi, alors que les conditions climatiques et plus généralement la géographie physique sont classiquement évoquées pour expliquer la répartition des espèces , les interactions entre espèces sont quant à elles souvent occultées. De même, bien que les processus évolutifs soient souvent évoqués comme déterminants majeurs de la diversité des espèces , leurs effets à court terme sont souvent ignorés dans les scénarios décrivant la biodiversité de demain . La difficulté principale est alors de produire des modèles (théoriques en première instance) qui intègrent l'ensemble des processus et les relations qu'ils 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.

différentes théories pour différentes échelles ??

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.

isolation / faune particulière des îles

# Le rôle des interactions dans la distribution des espèces

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

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

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

## Pourquoi les intéractions ne joue-t-elle pas un rôle majeur

### La théorie de la biogéograohie ne les nient pas bien au contraire

La théorie de la Biogéographie des îles (et il en va de même pour la théorie neutre) est certes une théorie qui ne s'articule pas sur les interactions et fais une forme d'équivalence écologique, les idées sont clairemnent oser que localemnt les raisons profindes de l'extinciton locale. La question que l'on peut alors se poser est de savoir si les c'est si on peut aller plus loin qu'une simple enonciation des proncipes tout en gardante une cohérence. Aiinsi i lsemble omportant que la théorie de la Biog.éogrpahie doit intégrer des résultats précis en terme de réseaux. Dans le premier chapitre j'ai poursuivi cette idées et est montré qu'une approche communait centrés pouvat être prpoposé. Ne pas considéere mdes espèces mais des aassembalges est une bonne échelle pour aborder des problèmes des conséquences écologques des transients. Il est aussi int.ressant que cela nous a fait glissé vers la compréhension des résulats qu'om doit avoir dans les données de co-occurrene.

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 changemment des interactiosn biotiques ets la voie privilégiée d'extintionciton dans un contexte de changement climatique.

chap 2 geographical ecology

il prend comme exemple la compétition entre oiseau et un manque de ressource pour une année 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 p

### Problème d'échelle

Oubli de ce facteur important de Ls SMDS...

Les interactions intra et inter spécifiques constituent un facteur rapidement pressenti comme responsable de la distribution spatiale des espèces . L'interdépendance des espèces conditionne, en effet, l'aspect favorable de l'environnement au sens large (biotique et abiotique). Ainsi Godsoe 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 .

### Un problème d'échelle ?

Comment les varitions démogrpahiques interactions se propagent-t-elle à travers les échelles spatiale.

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

We will never be able to predict the future with accuracy, but we need a strategy for using existing knowledge and bioclimatic modeling to improve understanding of the likely effects of future climate on biodiversity. (Araujo and Rahbek, 2006).

Les ranges comme un fait (wallace chap 2) des espèces avec des 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

orblème 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

## Faire un questionnement des intersections des ranges et des règles

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 vegetaiton 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.

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 interactions quelles pourrait être leur conséquence à large échelle ?

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

Cette id.e aussi est données par

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."

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

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

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

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.

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 qui explique celon les différentes besoin des espèces (principes de la niche) que besoin différemtes me répartition des espèces. Cette idées est

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

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.

-- conclure en repartant sur l'exemple détaillé. 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... Essyer de faire des cartes de risques plutôt que de constater après coup... Après avoir fait un retour sur plus de biologie je m,intergoge sur lesquelle dans la suiste Dépasser les questionnemnet sur les espèces la contrainte il me semble qu'une piste c'est aouverte avec des questions énergétique on se rencontre qu'il y a des base én.ergétiqe dcommunet et que c'est ancrage sit beaoup...

## Au dela desinteractioms

La bonne unité d'analyse ? D'où parti r? 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. Et pourquoi pas une pourquoi pas une espèce de taille ++

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)

Araujo, M.B., Rahbek, C., 2006. How Does Climate Change Affect Biodiversity? Science 313, 1396–1397. doi:[10.1126/science.1131758](https://doi.org/10.1126/science.1131758)

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

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)

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

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

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

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

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.

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)

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)

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)

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)

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., 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)

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)

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)

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)

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)

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)

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)