

Université de Montréal

**Évaluation de l'unicité écologique à grande étendue spatiale à
l'aide de modèles de distribution d'espèces**

par

Gabriel Dansereau

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de

Maître ès sciences (M.Sc.)

en sciences biologiques

30 avril 2021

Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

Évaluation de l'unicité écologique à grande étendue spatiale à l'aide de modèles de distribution d'espèces

présenté par

Gabriel Dansereau

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Anne-Lise Routhier

(président-rapporteur)

Timothée Poisot

(directeur de recherche)

Pierre Legendre

(codirecteur)

Élise Filotas

(membre du jury)

Résumé

...sommaire et mots clés en français...

Abstract

...summary and keywords in english...

Table des matières

Résumé	5
Abstract	7
Liste des tableaux	11
Table des figures.....	13
Liste des sigles et des abréviations	15
Remerciements.....	17
Introduction.....	19
0.1. Mise en contexte	19
0.2. Biodiversité et diversité bêta.....	20
0.2.1. Développement de la diversité bêta	21
0.2.2. Utilisation comme mesure spatialement explicite.....	23
0.3. Modèles prédictifs.....	24
0.3.1. Modèles de distribution d'espèces	24
0.3.2. Extension des modèles aux communautés	26
0.4. Données	26
0.4.1. Développement de nouvelles bases de données	26
0.4.2. Science citoyenne	27
0.4.3. Le problème des données d'absence	28

0.5. Enjeux spatiaux	29
0.5.1. Relation avec la richesse spécifique et le nombre d'espèces rares	30
0.5.2. Utilité en conservation	31
First Article. Evaluating ecological uniqueness over broad spatial extents using species distribution modelling	33
1. Introduction	34
Bibliographie.....	39

Liste des tableaux

Table des figures

Liste des sigles et des abréviations

LCBD	Contributions locales à la diversité bêta (<i>Local contributions to beta diversity</i>)
SDM	Modèles de distribution d'espèces (<i>Species distribution models</i>)
BART	Arbres de régression additifs bayésiens (<i>Bayesian additive regression trees</i>)
RF	Forêts d'arbres décisionnels (<i>Random Forests</i>)
BRT	Arbres de régression fortifiés (<i>Boosted regression trees</i>)

Remerciements

...remerciements...

Introduction

0.1. Mise en contexte

L'identification des zones clés de biodiversité est l'une des priorités pour la conservation et la gestion des aires protégées. En particulier, il y a actuellement un besoin pour développer des méthodes permettant d'identifier les sites les plus importants pour la biodiversité de façon efficace sur de grandes étendues spatiales. Or, identifier de tels endroits implique plusieurs questions complexes. En premier, il est nécessaire de définir ce que constituent des zones clés de biodiversité. Plusieurs définitions et plusieurs mesures ont été suggérées à ce sujet, mais elles varient généralement quand à l'étendue spatiale ou aux régions ciblées. Ensuite, au-delà de la définition de la biodiversité, il est nécessaire de trouver des données qui permettent d'évaluer avec justesse le caractère unique ou exceptionnel de la biodiversité à des sites donnés. La récolte de données en écologie est parfois difficile à réaliser à certains endroits, notamment en région éloignée. Les connaissances actuelles des différents milieux ne sont pas équivalentes non plus, alors que certains endroits plus proches des villes ou d'intérêt écologique particulier sont beaucoup mieux connues. Lorsque nécessaire, les observations directes peuvent parfois être remplacées par des prédictions réalisées à partir de données plus générales. Par contre, une panoplie de méthodes prédictives existent et la plupart d'entre elles n'ont pas été évaluées spécifiquement avec certaines mesures de biodiversité. Finalement, il est également nécessaire d'adapter à la fois les mesures de biodiversité et les méthodes prédictives aux grandes étendues spatiales. La biodiversité varie parfois différemment en fonction des échelles. Il en est de même quand à la performance des mesures. Intégrer le tout peut donc s'avérer complexe et implique d'avoir une compréhension développée des définitions de la

biodiversité, des données et des méthodes disponibles, ainsi que des facteurs pouvant influencer la biodiversité en fonction des échelles spatiales.

Dans mon mémoire, je me suis intéressé à cette question en cherchant à vérifier l'applicabilité d'une mesure donnée, celle des contributions locales à la diversité bêta, pour identifier les zones de biodiversité exceptionnelle à grande étendue spatiale. De plus, j'ai cherché à vérifier si cette méthode pouvait être appliquée à des prédictions de distribution d'espèces produites à partir de données provenant de grandes bases de données citoyennes. Mon mémoire est donc divisé en trois sections. La première comporte une mise en contexte, ainsi qu'une revue de littérature présentant les concepts pertinents. La seconde partie consiste en un article scientifique présentant les résultats de mes travaux et analyses. La dernière partie consiste en un retour sur les résultats, en lien avec la mise en contexte présentée dans la première section.

0.2. Biodiversité et diversité bêta

La biodiversité peut difficilement être séparée de sa dimension spatiale vu la diversité des espèces en chaque endroit donné sur Terre. La diversité bêta, soit la variation dans la composition en espèces entre les sites d'une région géographique d'intérêt (Legendre et al., 2005), est donc une mesure essentielle de l'organisation de la biodiversité dans l'espace. En écologie des communautés, l'intérêt pour celle-ci est d'autant plus grand, puisque la variation spatiale dans la composition en espèces permet de tester des hypothèses portant sur les processus qui génèrent et maintiennent la biodiversité dans les écosystèmes (Legendre et De Cáceres, 2013).

Dans le cadre du présent mémoire, trois phases importantes sont à retenir du développement du concept de diversité bêta, soit une première phase portant sur la définition de la diversité bêta même, une deuxième sur son partitionnement et une troisième sur son utilisation comme mesure spatialement explicite pour évaluer l'unicité écologique de sites spécifiques. Ainsi, depuis les premières formulations des composantes de la diversité des espèces par Whittaker (1960), l'attention s'est progressivement tournée vers le partitionnement de ces composantes, menant entre autres à la formulation d'une mesure spatialement explicite par Legendre et De Cáceres (2013), puis à l'utilisation de celle-ci pour évaluer l'unicité écologique, notamment pour un très grand nombre de

sites (Niskanen et al., 2017) ou même sur des distributions d'espèces prédites (Vasconcelos et al., 2018). Dans cette section, j'effectuerai donc une revue du développement de ces trois phases en lien avec l'évaluation de l'unicité écologique à grande échelle spatiale, ce qui constitue l'objectif de mon mémoire.

0.2.1. Développement de la diversité bêta

Whittaker (1960) a détaillé trois composantes de la diversité des espèces au sein des communautés écologiques : 1) la diversité alpha, soit la richesse en espèce d'un site ou d'une communauté donnée, 2) la diversité beta, qui représente le degré de différenciation dans la composition des communautés au sein d'un environnement (ou d'un gradient), et 3) la diversité gamma, soit la richesse en espèces des communautés d'un environnement une fois regroupées (ou d'un ensemble de communautés). La diversité gamma est donc le résultat (ou la conséquence) à la fois des diversités alpha et beta. Sous cette formulation initiale, la diversité bêta peut être mesurée comme $\beta = \gamma / \bar{\alpha}$, soit le ratio entre la diversité gamma et la diversité alpha moyenne des sites d'un échantillon, autrement dit le ratio entre le nombre d'espèces totales et le nombre d'espèces moyen (Whittaker, 1960, 1972). Elle peut également être mesurée à partir de mesures de similarité d'échantillons, comme le coefficient de communauté, le pourcentage de similarité ou une distance statistique (Whittaker, 1972). De cette façon, la diversité bêta représente une seule valeur pour l'ensemble des sites visés, plutôt qu'une mesure pour chacun d'entre eux. Cette mesure est donc utile pour comparer des ensembles de sites, mais pas pour analyser la variation entre les sites eux-même.

Suite à cette formulation par Whittaker, la diversité bêta a été utilisée et mesurée de différentes façons, menant Koleff et al. (2003) à dire qu'une nouvelle mesure est dérivée pour chaque nouvelle utilisation du concept. Selon Vellend (2001) et Anderson et al. (2011), deux concepts sont à cependant à distinguer et ont parfois été confondus : la variation dans la composition en espèces indépendamment de la position spatiale, une mesure non directionnelle, et le renouvellement en espèces (*species turnover*) le long de gradients spatiaux ou environnementaux, une mesure directionnelle impliquant l'existence d'une certaine structure entre les parcelles. En révisant les mesures de diversité bêta pouvant être utilisées sur des données de présence-absence, Koleff et al. (2003)

ont soulevé deux distinctions fondamentales similaires, soit entre les mesures au sens large (*broad sense measures*), utilisées pour les gradients de richesse, et les mesures au sens étroit (*narrow sense measures*), axées sur les différences de composition indépendantes des gradients (et particulièrement sur les espèces partagées sans égard aux espèces qui diffèrent, d'où le qualificatif étroit). Koleff et al. (2003) ont également reformulé les mesures de diversité bêta pour effectuer des comparaisons par paires, en fonction de trois composantes de concordance ou de non-concordance. Ainsi, pour une comparaison entre deux quadrats, a est le nombre d'espèces partagées par les deux quadrats, b est le nombre d'espèces absentes du quadrat focal, mais présentes dans le quadrat voisin, et c est le nombre d'espèces présentes dans le quadrat focal, mais absentes dans le quadrat voisin. La recherche d'une valeur seule permettant de quantifier la variation a également mené à d'autres mesures, notamment les mesures additives et multiplicatives de Jost (2007) et de Chao et al. (2012).

Legendre et al. (2005) ont ensuite légèrement reformulé la définition originale de Whittaker ainsi : la diversité bêta est la variation de la composition en espèces entre les sites d'une région géographique d'intérêt. En suivant cette définition, la variance de la matrice de composition des communautés est une mesure juste de la diversité bêta, dont la variation spatiale peut être partitionnée en composantes environnementales et spatiales par partitionnement canonique (Legendre et al., 2005). Bâtissant sur cette approche, Legendre et De Cáceres (2013) ont ensuite montré que la diversité bêta peut être calculée de deux façons, soit par le calcul de la somme des carrés de la matrice des communautés ou par une matrice de dissimilarité. Cette approche remplit un critère important suggéré par Ellison (2010), soit de développer une formule de la diversité bêta qui soit indépendante des diversités alpha et gamma, comme dans la formulation originale de Whittaker. De plus, cette mesure offre l'avantage de pouvoir partitionner la variation pour tester des hypothèses sur l'origine et le maintien de la diversité bêta au sein des écosystèmes (Legendre et De Cáceres, 2013).

0.2.2. Utilisation comme mesure spatialement explicite

Un aspect important de la mesure suggérée par Legendre et De Cáceres (2013) est qu'elle de dériver une mesure pour évaluer l'unicité écologique pour des sites précis, donc de façon spatialement explicite. Ainsi, la diversité bêta totale au sein d'une communauté peut, lorsque calculée comme la variance de la matrice de communautés, être décomposée en contributions locales à la diversité bêta (*local contributions to beta diversity*, LCBD), ce qui permet d'identifier les sites possédant une composition en espèces exceptionnelle, donc une biodiversité unique. Par illustrer leur utilité, Legendre et De Cáceres (2013) ont calculé les LCBD pour montrer les sites les plus unique parmi des communautés de poissons échantillonnées à intervalles le long d'une rivière.

Plusieurs études ont donc repris cette mesure des LCBD pour évaluer l'unicité écologique de sites précis, généralement dans un contexte similaire à l'étude originale. La plupart d'entre elles l'ont utilisée à échelle locale, donc sur des étendues spatiales restreintes, et sur un petit nombre de sites (da Silva et Hernández, 2014; Heino et al., 2017; Heino et Grönroos, 2017; Legendre et De Cáceres, 2013). Quelques études ont utilisé la mesure des LCBD sur de plus grandes étendues spatiales, donc comportant potentiellement une plus forte hétérogénéité spatiale, mais ces études comportaient un nombre de sites encore assez faible (Poisot et al., 2017; Taranu et al., 2020; Yang et al., 2015). Quelques études récentes l'ont utilisée sur des données arrangées en grille, donc couvrant uniformément le territoire (D'Antraccoli et al., 2020; Legendre et Condit, 2019; Tan et al., 2017; Tan et al., 2019). Cependant, celles-ci portaient également sur des échelles spatiales restreintes. Ainsi, dans la plupart des cas, la mesure des LCBD est utilisée sur de petites étendues spatiales et sur un petit nombre de sites

Un enjeu potentiel pouvant être soulevé pour l'utilisation de la mesure des LCBD est la nécessité est le besoin de données appropriées. Les exemples précédents montrent l'utilité de la mesure des LCBD pour évaluer l'unicité écologique dans différentes situations, y compris sur de grandes étendues spatiales. Par contre, ces études sur de grandes étendues n'ont pas porté sur un grand nombre de sites. Une raison potentielle est le manque de données appropriées à une telle situation, puisque le calcul des LCBD nécessite une matrice de communautés complète, donc que la composition en espèces de chaque site soit connue précisément. Or, il est difficile de connaître

la composition précise des communautés en couvrant à la fois une grande étendue spatiale et un grand nombre de sites.

Deux études récentes ont cependant développé de nouvelles approches prédictives qui pourraient ouvrir la voie à de nouvelles utilisations des LCBD sur de plus grandes étendues spatiales. En premier, Niskanen et al. (2017) ont utilisé la mesure sur un très grand nombre de sites (plus de 25 000) et sur des données arrangées en grille. Pour ce faire, ils ont utilisé des modèles prédictifs pour prédire les valeurs de LCBD et de trois autres mesures de diversité (des mesures alternatives pour identifier des sites importants en conservation) directement en fonction des conditions environnementales. Ensuite, Vasconcelos et al. (2018) ont de leur côté utilisé des modèles pour prédire la niche écologique des espèces en fonction des conditions climatiques (actuelles et suivant des scénarios de changements climatiques), puis ont calculé les LCBD sur les communautés prédites. Cette approche s'apparente à l'utilisation originale de la mesure, puisqu'elle implique une matrice de communautés. Par contre, leur utilisation s'est restreinte à la forêt Atlantique et au Cerrado au Brésil, ainsi qu'à environ 20 000 occurrences disponibles pour leur modèle d'études (les anoures). Or, avec les développements récents des bases de données massives, il existe des espèces et des bases de données pour lesquelles nous possédons beaucoup plus d'occurrences sur des étendues spatiales encore plus grandes, dont il serait intéressant de tirer parti. Je suggère donc de s'inspirer de leur démarche et de passer à un autre niveau, tout en cherchant à comprendre l'unicité écologique montrée par la mesure des LCBD à grande étendue spatiale.

0.3. Modèles prédictifs

0.3.1. Modèles de distribution d'espèces

Le type de modèles utilisés par Vasconcelos et al. (2018) font partie de la grande famille des modèles de distribution d'espèces (*species distribution models*, ci-après SDM) (Guisan et Thuiller, 2005), qui servent notamment à prédire la distribution des espèces en fonction des conditions environnementales et d'observations déjà réalisées. Les assises théoriques derrière ces types de modèles remontent aux premières formulations de la niche écologique (Grinnell, 1917a, 1917b,

1924). Ils reposent également sur l'idée de l'hypervolume de Hutchinson (1957, 1959) selon laquelle les tolérances environnementales d'une espèce forment un hypervolume au sein duquel la présence de l'espèce est possible. L'un des premiers SDM, le modèle d'enveloppe climatique BIOCLIM (Nix, 1986), illustre particulièrement bien cette dépendance. Selon le modèle, la distribution potentielle des espèces devrait être contrainte au sein de l'étendue des conditions bioclimatiques où des observations ont été réalisées (Booth et al., 2014 ; Franklin, 2010). Le modèle classe les sites observés selon leur rang centile pour chaque variable bioclimatique fournie, puis attribue le score le plus élevé à la médiane, considérée comme l'endroit où les conditions conviennent le mieux à l'espèce (Hijmans et al., 2017). La valeur minimale parmi toutes les variables environnementales est ensuite interprétée comme la probabilité d'occurrence de l'espèce au site. Bien qu'il illustre assez simplement la relation entre les SDM et les concepts de niche et d'hypervolume, le modèle BIOCLIM est toutefois peu performant en comparaison avec des modèles plus récents (Elith et al., 2006).

MAXENT (Phillips et al., 2017 ; Phillips et al., 2006 ; Phillips et Dudík, 2008), basé sur le principe d'entropie maximale, est l'un des modèles les plus utilisés dans le domaine des SDM (Booth et al., 2014). Plusieurs méthodes d'intelligence artificielle sont également performantes et très utilisées (Elith et al., 2006), notamment les forêts d'arbres décisionnels (*Random Forests*, RF) (Breiman, 2001) et les arbres de régressions fortifiés (*Boosted Regression Trees*, BRT) (Elith et al., 2008). Carlson (2020) ont récemment suggéré d'utiliser les arbres de régression additifs bayésiens (*Bayesian Additive Regression Trees*, BART) (Chipman et al., 2010) pour les SDM, une alternative prometteuse aux RF et BRT permettant d'obtenir de meilleurs résultats en réduisant le sur-ajustement, tout en permettant d'évaluer l'incertitude sous une formulation bayésienne. Les modèles bayésiens ont jusqu'ici peu été utilisés parmi les SDM (Carlson, 2020), or ils pourraient constituer une avenue pertinente considérant les différents appels à propager efficacement l'incertitude associée aux prédictions (Hortal et al., 2015 ; Poisot et al., 2016 ; Pollock et al., 2020).

0.3.2. Extension des modèles aux communautés

Plusieurs méthodes ont été suggérées afin de réaliser des prédictions au niveau de la communauté à partir de SDM. La méthode la plus simple consiste à réaliser des prédictions séparées pour chaque espèce présente dans la communauté, puis à superposer les prédictions (*stacked SDM*, S-SDM), de façon à connaître la composition en espèces pour chaque site d'une région d'intérêt (Ferrier et al., 2002 ; Ferrier et Guisan, 2006). Des méthodes plus complexes ont également été suggérées, notamment par Guisan et Rahbek (2011), Pollock et al. (2014), Ovaskainen et al. (2017) et Staniczenko et al. (2017). Ces modèles ont l'avantage de prendre en compte plusieurs facteurs supplémentaires affectant la distribution des espèces, comme la co-occurrence entre les espèces, mais ils sont cependant plus complexes à réaliser. Malgré leur simplicité, les S-SDM offrent toutefois des résultats comparables aux autres modèles quant aux prédictions de valeurs concernant les communautés (Norberg et al., 2019 ; Zurell et al., 2020).

0.4. Données

0.4.1. Développement de nouvelles bases de données

De grandes bases de données sur la biodiversité fournissent des informations écologiques à exploiter, notamment eBird, GBIF et iNaturalist. En même temps, nous disposons désormais de données de plus en plus précises sur les conditions environnementales partout sur le globe. Par exemple, WorldClim et CHELSA fournissent des données climatiques, alors que Copernicus et EarthEnv fournissent des informations sur l'utilisation du territoire. Dans les deux cas, ces informations sont parfois disponibles à des échelles spatiales très fines.

La situation particulière des LCBD s'apparente à celle décrite par Poisot et al. (2016), selon qui le test d'hypothèse pour des systèmes à grande échelle est limité, de façon inhérente, par la disponibilité de jeux de données adéquats. Ainsi, nos connaissances sur la biodiversité souffrent de nombreuses lacunes. Hortal et al. (2015) a identifié 7 catégories de déficits, notamment sur la distribution des espèces (déficit Wallacéen), leur niche abiotique (déficit Grinellien) et leurs interactions biotiques (déficit Eltonien). Plusieurs méga-projets de collecte et assemblage de données ont cours

en ce moment et offriront de grandes opportunités d'avancement, mais ceux-ci devront toutefois s'accompagner d'une évaluation critique des déficits et de l'incertitude (Hortal et al., 2015).

Par contre, de plus en plus de données sont disponibles en ligne, massivement, et s'accompagnent d'un développement des méthodes computationnelles. Mouquet et al. (2015) ont parlé de « *Datavalance* » pour décrire la prévalence des données qui modifie la façon de faire de la recherche en écologie. Poisot et al. (2019) ont de leur côté suggéré de passer à des approches dirigées par les données disponibles dans une optique de synthèse, ce qui offre le potentiel de générer de nouvelles informations écologiques à partir de données existantes, en particulier en vue d'une application aux problèmes complexes et pour faire le lien entre les données réelles et modèles. Devant l'ampleur jeux de données maintenant disponibles, Pollock et al. (2020) ont mentionné qu'il est nécessaire d'intégrer la modélisation de la biodiversité et la conservation. Selon eux, les déficits de connaissances persistent malgré l'augmentation des collectes de données et de nombreuses initiatives mondiales d'assemblage de données de types variés, ce que les modèles de biodiversité offrent la possibilité de changer. Il existe deux types de modèles : les modèles d'imputation, pour les données manquantes, et les modèles spatiaux prédictifs, qui visent à prédire différentes mesures pour des endroits non échantillonnés (Pollock et al., 2020). Les SDM, ce que soit les modèles à espèces simples (i-SDM), les modèles superposés (s-SDM) ou les modèles conjoints (JSDM), font justement partie de cette catégories de modèles. Ces modèles peuvent notamment traiter des jeux de données complexes avec de nombreuses dimensions, qui peuvent rapidement s'avérer difficiles à analyser (Poisot et al., 2019 ; Pollock et al., 2020). Pollock et al. (2020) ont également appelé à utiliser la diversité bêta en tant que mesure indicatrice pouvant capter des patrons non représentés dans des mesures centrées sur les espèces seules.

0.4.2. Science citoyenne

Les développements de la science citoyenne permettent maintenant de disposer de données pouvant être utilisées dans de tels modèles. Le nombre cumulatifs de projets de science citoyenne a augmenté exponentiellement de 10% par année de façon constante entre 1987 et 2015 (Pocock et al., 2017). Le type de projets de science citoyenne a également changé avec le temps de façon

directionnelle, passant de surveillance systématique à une participation de masse, puis d'approches élaborées à des approches plus simples. Ce faisant, la diversité des projets en cours a augmenté avec le temps, même si les nouveaux projets démarrés ne sont pas plus diversifiés (Pocock et al., 2017). La science citoyenne implique de très nombreux volontaires et génèrent énormément de données, notamment sur de grandes étendues spatiales et sur des durées plus longues que la durée moyenne de financement académique (**Theobald2015GloCha**). Celles-ci sont cependant peu utilisées pour produire des articles scientifiques, malgré leurs données vérifiées, standardisées et accessibles en ligne, ce que **Theobald2015GloCha** qualifient d'opportunité manquée pour la science et la société.

Par contre, l'incertitude géographique associée aux observations dans les bases de données publiques peuvent mener à des évaluations erronées des patrons de diversité et à une surestimation de la richesse spécifique dans les régions pauvres (alors que l'effet des incertitudes taxonomiques est moindre) (Maldonado et al., 2015). De plus, augmenter l'étendue spatiale ne semblent pas régler ces problèmes et la précision est variable selon la provenance des données. Il a cependant quelques avantages, notamment le fait que plus d'institutions fournissent des données à GBIF (il y a donc plus de données), que cela sauve du temps et de l'argent et que les données sont plus uniformes (Maldonado et al., 2015). Les données issues de collectes volontaires et citoyennes sont biaisées de différentes façons : l'échantillonnage spatial et temporel, l'effort d'échantillonnage par visite et la détectabilité sont tous inégaux (Isaac et Pocock, 2015). **Beck2014SpaBia** ont cependant montré que sous-échantillonner et réduire le nombre d'observations pour éliminer les biais spatiaux, sans toutefois réduire l'étendue spatiale visée, permet d'obtenir de meilleurs modèles prédictifs, même si ceux-ci sont basés sur moins de données.

0.4.3. Le problème des données d'absence

Plusieurs de ces méthodes SDM mentionnées plus tôt représentent toutefois des méthodes d'apprentissage supervisé, de sorte qu'elles ont besoin d'être entraînées sur des données déjà étiquetées. La principale conséquence au niveau des SDM est donc le besoin de disposer de données

d'absence, en plus de données de présence, afin de pouvoir entraîner les algorithmes. Or, les données d'absence sont plus difficiles à obtenir, notamment en raison du problème du double-zéro (Legendre et Legendre, 2012).

La base de données *eBird* comporte toutefois un avantage à ce sujet, puisqu'il s'agit d'une base de données semi-structurée contenant des listes complètes (Johnston et al., 2020). Les données (et donc les observations) y sont structurées par listes d'observations. En rapportant leurs observations, les utilisateurs doivent déclarer si celles-ci constituent une liste complète des espèces détectées lors de leur échantillonnage. Ainsi, cela permet un peu plus justement d'inférer la non-détection d'autres espèces (Johnston et al., 2020). Les enjeux liés aux listes complètes ont été discutées en détails par Isaac et Pocock (2015). Leur utilisation se défend selon l'idée du contenu d'information (*information content*) d'une observation. Ainsi, selon la pyramide d'information croissante, les listes complètes contiennent plus d'informations que les registres d'incidence, puisqu'elles contiennent des informations au sujet de non-détections (Isaac et Pocock, 2015). À l'inverse, elles en contiennent moins que les sondages systématiques (qui impliquent un protocole structuré), que les visites à des sites fixés (plus faciles à comparer dans le temps) et que les visites répétées (qui permettent d'estimer directement la détectabilité). Suivant le principe du contenu d'informations, il est possible de comprendre l'incidence des comportements et des types d'observations, d'améliorer le contenu d'informations total avec des mesures ciblées, ainsi que de les prendre en compte dans les modèles prédictifs. Une autre façon d'améliorer l'information est de prendre en compte des métadonnées sur le processus d'échantillonnage (Isaac et Pocock, 2015), ce que permet notamment *eBird* (Johnston et al., 2020).

0.5. Enjeux spatiaux

Jusqu'à maintenant, j'ai montré comment la mesure des LCBD peut être utilisée pour évaluer l'unicité écologique, et ce, sur de grandes étendues spatiales à l'aide de modèles de distribution d'espèces et de données citoyennes massives. Cependant, les déterminants d'une forte unicité telle que mesurée à grande échelle spatiale restent à évaluer. Bien que plusieurs études aient cherché à comprendre ces déterminants, peu d'entre elles les ont étudiés spécifiquement pour de grandes

étendues spatiales et un très grand nombre. Cette étape pourrait avoir une grande importance quant à l'utilité de la mesure en conservation et pour la gestion des aires protégées.

0.5.1. Relation avec la richesse spécifique et le nombre d'espèces rares

Selon la formulation initiale de Legendre et De Cáceres (2013), les LCBD devraient normalement identifier les sites les plus uniques, que ce soit en raison de leur nombre d'espèces élevé ou faible, d'une composition en espèces particulière dans une région ou en raison de la présence d'espèces rares. Leur exemple initial a montré une relation négative entre la richesse spécifique et la valeur d'unicité (Legendre et De Cáceres, 2013). Ainsi, les sites les plus pauvres ressortent comme les plus uniques. Cette relation négative a également été observée dans la plusieurs ayant repris la mesure des LCBD (da Silva et Hernández, 2014 ; Heino et al., 2017 ; Heino et Grönroos, 2017), mais d'autres études ont montré que la relation pouvait également être positive dans certaines circonstances (Kong et al., 2017 ; Teittinen et al., 2017 ; Yao et al., 2021). Qiao et al. (2015) ont montré une relation négative avec le nombre d'espèces communes, mais également une relation positive avec le nombre d'espèces rares. Pour expliquer ces différences, da Silva et al. (2018) ont avancé que la proportion d'espèces rares et communes dans les communautés pourraient déterminer si la relation sera globalement positive, négative ou non significative. Yao et al. (2021) ont confirmé cette hypothèse en montrant que la force et la direction de la relation est effectivement reliée à la proportion d'espèces rares. Ainsi, les sites ayant une faible proportion d'espèces rares montrent une relation négative entre la richesse et la valeur de LCBD, alors que les sites ayant une proportion élevée montrent plutôt une relation positive.

Par contre, la rareté est complexe à définir, en particulier en lien avec la diversité bêta, car toutes deux dépendent de l'échelle spatiale considérée. Par exemple, sur de grandes étendues spatiales, certaines espèces peuvent être très communes à échelle locale dans une région donnée, mais rares pour l'ensemble de la région, ce qui pourrait influencer la relation richesse-LCBD. Différentes définitions de rareté peuvent donc être utilisées. Yao et al. (2021) ont repris la définition de rareté utilisée par De Cáceres et al. (2012), où les espèces rares sont celles qui se retrouvent dans moins de 40% des sites, alors que Qiao et al. (2015) ont considéré comme rares les espèces comptant

moins de 25 individus. De plus, la diversité bêta totale augmente avec l'étendue spatiale (Barton et al., 2013) et dépend de l'échelle, notamment en raison de l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale, ainsi qu'en raison du recoupement de bassins d'espèces locaux différents (Heino et al., 2015). Ainsi, l'effet des espèces rares sur l'unicité écologique devrait également être étudié en fonction de l'échelle spatiale, de même que sur des groupes taxonomiques différents.

0.5.2. Utilité en conservation

La relation entre la richesse spécifique et la valeur d'unicité écologique a également une importance quant à l'utilisation de la mesure des LCBD en conservation. Legendre et De Cáceres (2013) ont indiqué que les LCBD pourraient être utiles pour identifier des sites ayant une grande valeur de conservation, ayant besoin de restauration, ayant subi des invasions écologiques ou ayant besoin d'être étudiés plus amplement. Certaines études ont interprété la relation négative comme une indication de l'importance de conserver les sites pauvres en espèces en plus des sites les plus riches, notamment puisqu'ils pourraient contenir des espèces rares (da Silva et al., 2018 ; Heino et al., 2017). Landeiro et al. (2018) ont noté que les sites à forte unicité, malgré leur faible richesse, contribuent au maintien de la diversité bêta dans des régions hyperdiversifiées, et sont importants à conserver de façon à préserver des habitats représentatifs de la diversité actuelle. Considérant les ressources limitées en conservation, un compromis intéressant pourrait être de conserver une combinaison de sites à forte unicité écologique et de sites riches en espèces (Heino et Grönroos, 2017). Yao et al. (2021) ont supporté cette approche, ajoutant qu'il faut également s'intéresser à la diversité bêta, puisque celle-ci est peut varier différemment de l'unicité écologique et est affectée différemment par les facteurs environnementaux. Dubois et al. (2020) ont également supporté cette approche de conservation, montrant le compromis à conserver les sites les plus uniques, les sites les plus riches et les sites contenant des espèces rares. Selon eux, il faut donc porter attention à la composition en espèces lorsque la mesure des LCBD est utilisée et idéalement la compléter avec d'autres de critères de conservation avant de déterminer quels sites protéger. Une hypothèse pour aller plus loin a été avancée par da Silva et al. (2018), qui ont souligné que les notions de renouvellement et d'emboîtement peuvent aider à distinguer comment les sites pauvres diffèrent des profils

généraux au sein d'une communauté. Par contre, ces auteurs ont également noté ces deux notions entraînent des stratégies de conservation différentes.

L'utilisation des LCBD en conservation s'inscrit dans une approche plus générale visant à prendre en compte la diversité bêta. Socolar et al. (2016) ont montré l'importance générale de la diversité bêta en conservation. Les LCBD, et donc le principe d'unicité écologique, peuvent être contrastés avec d'autres approches visant insistant plutôt sur l'équitabilité et sur la dissimilarité entre les sites (Ricotta, 2017). D'un tel point de vue, Ricotta (2017) ont justement critiqué la mesure de diversité bêta par la variance totale. Chao et Ricotta (2019) ont montré comment quantifier l'équitabilité et faire le lien avec la diversité bêta. L'endémisme des espèces pourrait également être une approche alternative à prendre en compte, ainsi que l'unicité (*uniquity*) (Ejrnæs et al., 2018).

First Article.

Evaluating ecological uniqueness over broad spatial extents using species distribution modelling

by

Gabriel Dansereau¹, Pierre Legendre¹, and Timothée Poisot¹

(¹) Département de sciences biologiques, Université de Montréal
1375 avenue Thérèse-Lavoie-Roux, Montréal, QC, Canada H2V 0B3

This article will be submitted in Global Ecology and Biogeography.

The main contributions of Gabriel Dansereau for this articles are presented.

- Developed and performed the analyses;
- Wrote the first version of the manuscript;

Timothée Poisot developed a preliminary version of the analyses.

Pierre Legendre and Timothée Poisot provided guidance on the analyses and interpretation of the results and revised the manuscript.

All authors read and approved the manuscript.

RÉSUMÉ. Le résumé en français.

Mots clés : Mots clés

ABSTRACT. The english abstract.

Keywords: Key words

1. Introduction

Beta diversity, defined as the variation in species composition among sites in a geographic region of interest (Legendre et al., 2005), is an essential measure to describe the organization of biodiversity through space. Total beta diversity within a community can be partitioned into local contributions to beta diversity (LCBD) (Legendre & De Cáceres, 2013), which allows the identification of sites with exceptional species composition, hence unique biodiversity. Such a method, focusing on specific sites, is useful for both community ecology and conservation biology, as it highlights areas that are most important for their research or conservation values. However, the use of LCBD indices is currently limited in two ways. First, LCBD indices are typically used on data collected over local or regional scales with relatively few sites, for example on fish communities at intervals along a river or stream (Legendre & De Cáceres, 2013). Second, LCBD calculation methods require complete information on community composition, such as a community composition matrix Y ; thus, they are inappropriate for partially sampled sites (e.g. where data for some species is missing), let alone for unsampled ones. Accordingly, the method is of limited use to identify areas with exceptional biodiversity in regions with sparse sampling. However, predictive approaches are increasingly common given the recent development of computational methods, which often uncover novel ecological insights from existing data (Poisot et al., 2019), including in unsampled or lesser-known locations, as well as larger spatial scales. Here, we examine whether the LCBD method can assess ecological uniqueness over broad and continuous scales based on predictions of species distributions and evaluate whether this reveals novel ecological insights regarding the identification of exceptional biodiversity areas.

Species distribution models (SDMs) (Guisan & Thuiller, 2005) can bring a new perspective to LCBD studies by filling in gaps and performing analyses on much broader scales. In a community matrix Y , such as required for LCBD calculation, ecological communities are abstracted as assemblages of species present at different sites. Viewing communities as such opens the perspective of predicting community composition from predictions of individual species, which is precisely the aim of SDMs. Community-level modelling from SDMs is not an especially novel idea (Ferrier et al., 2002; Ferrier & Guisan, 2006), but it is increasingly relevant with the advent of large-scale, massive, and open data sources on species occurrences, often contributed by citizens, such as eBird and GBIF. At their core, SDMs aim at predicting the distribution of a species based on information about where the species was previously reported, matched with environmental data at those locations, and then make predictions at other (unsampled) locations based on their respective environmental conditions. However, going from single-species SDMs to a whole community is not a trivial task, and many solutions have been suggested, such as stacked species distribution models (S-SDMs) (Ferrier & Guisan, 2006), spatially explicit species assemblage modelling (SESAM) (Guisan & Rahbek, 2011), joint species distribution models (JSDMs) (Pollock et al., 2014), and hierarchical modelling of species communities (HMSC) (Ovaskainen et al., 2017). These alternative methods all have different strengths, but even S-SDM, in a sense the most simple and less community-specific method, has been shown to provide reliable community predictions (Norberg et al., 2019; Zurell et al., 2020). This is important, as in the context of large-scale studies with a high number of sites and species, reducing the model complexity with a simpler yet efficient model such as an S-SDM can reduce the number of computations in an important way. Regardless of the method used, community-level analyses can be applied to the resulting community prediction, but this has been lacking for community measures other than species richness (Ferrier & Guisan, 2006). Notably, the LCBD framework has, to our knowledge, never been applied to SDM results. The computation of local contributions to beta diversity (LCBD) on SDM predictions, however, raises the issue of calculating the uniqueness scores on much larger community matrices than on the typical scales on which it has been used.

The total number of sites will increase (1) because of the continuous scale of the predictions, as there will be more sites in the region of interest than the number of sampled sites, and (2) because of the larger spatial extent allowed for the SDM predictions. A high number of SDM-predicted sites with a large extent opens up the possibility of capturing a lot of variability of habitats and community composition, but also many very similar ones, which could change the way that exceptional sites contribute to the overall variance in the large-scale community. LCBD scores have typically been used at local or regional scales with relatively few sites (da Silva & Hernández, 2014; Heino et al., 2017; Heino & Grönroos, 2017; Legendre & De Cáceres, 2013). Some studies did use the measure over broader, near-continental extents (Poisot et al., 2017; Taranu et al., 2020; Yang et al., 2015), but the total number of sites in these studies was relatively small. Recent studies also investigated LCBD and beta diversity on sites distributed in grids or as pixels of environmental raster layers, hence continuous scales, but these did not cover large extents and a high number of sites (D’Antraccoli et al., 2020; Legendre & Condit, 2019; Tan et al., 2017; Tan et al., 2019). Niskanen et al. (2017) predicted LCBD values of plant communities (and three other diversity measures) on a continuous scale and a high number of sites (> 25 000) using Boosted Regression Trees (BRTs). However, they modelled the diversity measures directly instead of modelling species distributions first, as we are suggesting here. They obtained lower predictive accuracy for LCBD than for their other diversity measures, mentioning that it highlighted the challenge of predicting LCBD specifically. They also computed LCBD indices at a regional scale, not a continental one, while using a fine spatial resolution (1 km x 1 km). Therefore, the distribution of LCBD values at broad, continuous scales with a high number of sites and predicted species assemblages remains to be investigated.

Measuring ecological uniqueness from LCBD indices on extended continuous scales also raises the question of which sites will be identified as exceptional and for what reason. The method intends that sites should stand out and receive a high LCBD score whenever they display an exceptional community composition, be it a unique assemblage of species that may have a high conservation value or a richer or poorer community than most in the region (Legendre & De Cáceres,

2013). Both the original study and many of the later empirical ones have shown a negative relationship between LCBD scores and species richness (da Silva & Hernández, 2014; Heino et al., 2017; Heino & Grönroos, 2017; Legendre & De Cáceres, 2013), although other studies observed both negative and positive relationships at different sites (Kong et al., 2017) or quadrats (Yao et al., 2021). Therefore, this relationship should still be investigated, especially at broad continuous scales, where LCBD indices have not yet been used. Total beta diversity increases with spatial extent (Barton et al., 2013) and is strongly dependent on scale, notably because of higher environmental heterogeneity and sampling of different local species pool (Heino et al., 2015), which could potentially add some variation to the relationship. Neither the previous studies at broad spatial extents (Poisot et al., 2017; Taranu et al., 2020; Yang et al., 2015), on spatially continuous data (D’Antraccoli et al., 2020; Tan et al., 2019), or on a high number of sites (Niskanen et al., 2017) have specifically measured the variations of the richness-LCBD relationship according to different regions and spatial extents. These studies brought forward relevant elements which now need to be combined.

This study shows that species distribution modelling offers relevant LCBD and community-level predictions on broad spatial scales, similar to those obtained from occurrence data and providing uniqueness assessments in poorly sampled regions. Our results further highlight a changing relationship between site richness and LCBD values depending on (i) the region on which it is used, as species-poor and species-rich regions display different uniqueness profiles; and on (ii) the scale at which it is applied, as increasing the spatial extent can merge the uniqueness profiles of contrasting subregions to create a new, distinct one at a broader scale. Hence, our method could prove useful to identify beta diversity hotspots in unsampled locations on large spatial scales, which could be important targets for conservation purposes.

Bibliographie

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C. et Swenson, N. G. (2011). Navigating the Multiple Meanings of β Diversity : A Roadmap for the Practicing Ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Barton, P. S., Cunningham, S. A., Manning, A. D., Gibb, H., Lindenmayer, D. B. et Didham, R. K. (2013). The Spatial Scaling of Beta Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 639-647. <https://doi.org/10.1111/geb.12031>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R. et Hutchinson, M. F. (2014). BIOCLIM : The First Species Distribution Modelling Package, Its Early Applications and Relevance to Most Current MaxEnt Studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine learning*, 45(1), 5-32.
- Carlson, C. J. (2020). Embarcadero : Species Distribution Modelling with Bayesian Additive Regression Trees in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(7), 850-858. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13389>
- Chao, A., Chiu, C.-H. et Hsieh, T. C. (2012). Proposing a Resolution to Debates on Diversity Partitioning. *Ecology*, 93(9), 2037-2051. <https://doi.org/10.1890/11-1817.1>
- Chao, A. et Ricotta, C. (2019). Quantifying Evenness and Linking It to Diversity, Beta Diversity, and Similarity. *Ecology*, 100(12), e02852. <https://doi.org/10.1002/ecy.2852>
- Chipman, H. A., George, E. I. et McCulloch, R. E. (2010). BART : Bayesian Additive Regression Trees. *Annals of Applied Statistics*, 4(1), 266-298. <https://doi.org/10.1214/09-AOAS285>

- da Silva, P. G. et Hernández, M. I. M. (2014). Local and Regional Effects on Community Structure of Dung Beetles in a Mainland-Island Scenario. *PLOS ONE*, 9(10), e111883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111883>
- da Silva, P. G., Hernández, M. I. M. et Heino, J. (2018). Disentangling the Correlates of Species and Site Contributions to Beta Diversity in Dung Beetle Assemblages. *Diversity and Distributions*, 24(11), 1674-1686. <https://doi.org/10.1111/ddi.12785>
- D'Antraccoli, M., Bacaro, G., Tordoni, E., Bedini, G. et Peruzzi, L. (2020). More Species, Less Effort : Designing and Comparing Sampling Strategies to Draft Optimised Floristic Inventories. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 45, 125547. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125547>
- De Cáceres, M., Legendre, P., Valencia, R., Cao, M., Chang, L.-W., Chuyong, G., Condit, R., Hao, Z., Hsieh, C.-F., Hubbell, S., Kenfack, D., Ma, K., Mi, X., Noor, M. N. S., Kassim, A. R., Ren, H., Su, S.-H., Sun, I.-F., Thomas, D., ... Et He, F. (2012). The Variation of Tree Beta Diversity across a Global Network of Forest Plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1191-1202. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00770.x>
- Dubois, R., Proulx, R. et Pellerin, S. (2020). Ecological Uniqueness of Plant Communities as a Conservation Criterion in Lake-Edge Wetlands. *Biological Conservation*, 243, 108491. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108491>
- Ejrnæs, R., Frøslev, T. G., Høye, T. T., Kjøller, R., Oddershede, A., Brunbjerg, A. K., Hansen, A. J. et Bruun, H. H. (2018). Uniquity : A General Metric for Biotic Uniqueness of Sites. *Biological Conservation*, 225, 98-105. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.034>
- Elith, J., Leathwick, J. R. et Hastie, T. (2008). A Working Guide to Boosted Regression Trees. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802-813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. M., Peterson, A. T., ... Et Zimmermann, N. E. (2006). Novel Methods Improve Prediction of Species' Distributions

- from Occurrence Data. *Ecography*, 29(2), 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Ellison, A. M. (2010). Partitioning Diversity. *Ecology*, 91(7), 1962-1963. <https://doi.org/10.1890/09-1692.1>
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G. et Watson, G. (2002). Extended Statistical Approaches to Modelling Spatial Pattern in Biodiversity in Northeast New South Wales. II. Community-Level Modelling. *Biodiversity & Conservation*, 11(12), 2309-2338. <https://doi.org/10.1023/A:1021374009951>
- Ferrier, S. et Guisan, A. (2006). Spatial Modelling of Biodiversity at the Community Level. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 393-404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x>
- Franklin, J. (2010). *Mapping Species Distributions : Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602>
- Grinnell, J. (1917a). Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist*, 51(602), 115-128. <https://doi.org/10.1086/279591>
- Grinnell, J. (1917b). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, 5(3), 225-229. <https://doi.org/10.2307/1929447>
- Guisan, A. et Rahbek, C. (2011). SESAM – a New Framework Integrating Macroecological and Species Distribution Models for Predicting Spatio-Temporal Patterns of Species Assemblages. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1433-1444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02550.x>
- Guisan, A. et Thuiller, W. (2005). Predicting Species Distribution : Offering More than Simple Habitat Models. *Ecology Letters*, 8(9), 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Heino, J., Bini, L. M., Andersson, J., Bergsten, J., Bjelke, U. et Johansson, F. (2017). Unravelling the Correlates of Species Richness and Ecological Uniqueness in a Metacommunity of

- Urban Pond Insects. *Ecological Indicators*, 73, 422-431. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.10.006>
- Heino, J. et Grönroos, M. (2017). Exploring Species and Site Contributions to Beta Diversity in Stream Insect Assemblages. *Oecologia*, 183(1), 151-160. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3754-7>
- Heino, J., Melo, A. S., Bini, L. M., Altermatt, F., Al-Shami, S. A., Angeler, D. G., Bonada, N., Brand, C., Callisto, M., Cottenie, K., Dangles, O., Dudgeon, D., Encalada, A., Göthe, E., Grönroos, M., Hamada, N., Jacobsen, D., Landeiro, V. L., Ligeiro, R., ... Et Townsend, C. R. (2015). A Comparative Analysis Reveals Weak Relationships between Ecological Factors and Beta Diversity of Stream Insect Metacommunities at Two Spatial Levels. *Ecology and Evolution*, 5(6), 1235-1248. <https://doi.org/10.1002/ece3.1439>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J. et Elith, J. (2017). dismo : Species Distribution Modeling. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M. et Ladle, R. J. (2015). Seven Shortfalls That Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523-549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145-159. <https://doi.org/10.1086/282070>
- Isaac, N. J. B. et Pocock, M. J. O. (2015). Bias and Information in Biological Records. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(3), 522-531. <https://doi.org/10.1111/bij.12532>
- Johnston, A., Hochachka, W. M., Strimas-Mackey, M. E., Gutierrez, V. R., Robinson, O. J., Miller, E. T., Auer, T., Kelling, S. T. et Fink, D. (2020). Analytical Guidelines to Increase the Value of Citizen Science Data : Using eBird Data to Estimate Species Occurrence. *bioRxiv*, 574392. <https://doi.org/10.1101/574392>

- Jost, L. (2007). Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Koleff, P., Gaston, K. J. et Lennon, J. J. (2003). Measuring Beta Diversity for Presence–Absence Data. *Journal of Animal Ecology*, 367-382. [https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x@10.1111/\(ISSN\)1365-2656.BIODIV](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x@10.1111/(ISSN)1365-2656.BIODIV)
- Kong, H., Chevalier, M., Laffaille, P. et Lek, S. (2017). Spatio-Temporal Variation of Fish Taxonomic Composition in a South-East Asian Flood-Pulse System. *PLOS ONE*, 12(3), e0174582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174582>
- Landeiro, V. L., Franz, B., Heino, J., Siqueira, T. et Bini, L. M. (2018). Species-Poor and Low-Lying Sites Are More Ecologically Unique in a Hyperdiverse Amazon Region : Evidence from Multiple Taxonomic Groups. *Diversity and Distributions*, 24(7), 966-977. <https://doi.org/10.1111/ddi.12734>
- Legendre, P., Borcard, D. et Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing Beta Diversity : Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435-450. <https://doi.org/10.1890/05-0549>
- Legendre, P. et Condit, R. (2019). Spatial and Temporal Analysis of Beta Diversity in the Barro Colorado Island Forest Dynamics Plot, Panama. *Forest Ecosystems*, 6(1), 7. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0164-4>
- Legendre, P. et De Cáceres, M. (2013). Beta Diversity as the Variance of Community Data : Dissimilarity Coefficients and Partitioning. *Ecology Letters*, 16(8), 951-963. <https://doi.org/10.1111/ele.12141>
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (Third English edition). Elsevier. <http://www.sciencedirect.com/science/bookseries/01678892/24>
- Maldonado, C., Molina, C. I., Zizka, A., Persson, C., Taylor, C. M., Albán, J., Chilquillo, E., Rønsted, N. et Antonelli, A. (2015). Estimating Species Diversity and Distribution in the Era of Big Data : To What Extent Can We Trust Public Databases ? *Global Ecology and Biogeography*, 24(8), 973-984. <https://doi.org/10.1111/geb.12326>

- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., Jabot, F., Jarne, P., Joly, D., Julliard, R., Kéfi, S., Kergoat, G. J., Lavorel, S., Gall, L. L., Meslin, L., ... Et Loreau, M. (2015). REVIEW : Predictive Ecology in a Changing World. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1293-1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12482>
- Niskanen, A. K. J., Heikkinen, R. K., Väre, H. et Luoto, M. (2017). Drivers of High-Latitude Plant Diversity Hotspots and Their Congruence. *Biological Conservation*, 212, 288-299. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.019>
- Nix, H. A. (1986). A Biogeographic Analysis of Australian Elapid Snakes. *Atlas of elapid snakes of Australia*, 7, 4-15.
- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., ... Et Ovaskainen, O. (2019). A Comprehensive Evaluation of Predictive Performance of 33 Species Distribution Models at Species and Community Levels. *Ecological Monographs*, 89(3), e01370. <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Blanchet, F. G., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T. et Abrego, N. (2017). How to Make More out of Community Data ? A Conceptual Framework and Its Implementation as Models and Software. *Ecology Letters*, 20(5), 561-576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E. et Blair, M. E. (2017). Opening the Black Box : An Open-Source Release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887-893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. et Schapire, R. E. (2006). Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. *Ecological Modelling*, 190(3), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

- Phillips, S. J. et Dudík, M. (2008). Modeling of Species Distributions with Maxent : New Extensions and a Comprehensive Evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Pocock, M. J. O., Tweddle, J. C., Savage, J., Robinson, L. D. et Roy, H. E. (2017). The Diversity and Evolution of Ecological and Environmental Citizen Science. *PLOS ONE*, 12(4), e0172579. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172579>
- Poisot, T., Gravel, D., Leroux, S., Wood, S. A., Fortin, M.-J., Baiser, B., Cirtwill, A. R., Araújo, M. B. et Stouffer, D. B. (2016). Synthetic Datasets and Community Tools for the Rapid Testing of Ecological Hypotheses. *Ecography*, 39(4), 402-408. <https://doi.org/10.1111/ecog.01941>
- Poisot, T., Guéveneux-Julien, C., Fortin, M.-J., Gravel, D. et Legendre, P. (2017). Hosts, Parasites and Their Interactions Respond to Different Climatic Variables. *Global Ecology and Biogeography*, 26(8), 942-951. <https://doi.org/10.1111/geb.12602>
- Poisot, T., LaBrie, R., Larson, E., Rahlin, A. et Simmons, B. I. (2019). Data-Based, Synthesis-Driven : Setting the Agenda for Computational Ecology. *Ideas in Ecology and Evolution*, 12. <https://doi.org/10.24908/iee.2019.12.2.e>
- Pollock, L. J., O'Connor, L. M. J., Mokany, K., Rosauer, D. F., Talluto, M. V. et Thuiller, W. (2020). Protecting Biodiversity (in All Its Complexity) : New Models and Methods. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(12), 1119-1128. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.015>
- Pollock, L. J., Tingley, R., Morris, W. K., Golding, N., O'Hara, R. B., Parris, K. M., Vesk, P. A. et McCarthy, M. A. (2014). Understanding Co-Occurrence by Modelling Species Simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 5(5), 397-406. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180>
- Qiao, X., Li, Q., Jiang, Q., Lu, J., Franklin, S., Tang, Z., Wang, Q., Zhang, J., Lu, Z., Bao, D., Guo, Y., Liu, H., Xu, Y. et Jiang, M. (2015). Beta Diversity Determinants in Badagongshan, a Subtropical Forest in Central China. *Scientific Reports*, 5(1), 17043. <https://doi.org/10.1038/srep17043>

- Ricotta, C. (2017). Of Beta Diversity, Variance, Evenness, and Dissimilarity. *Ecology and Evolution*, 7(13), 4835-4843. <https://doi.org/10.1002/ece3.2980>
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E. et Edwards, D. P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Staniczenko, P. P. A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K. B. et Pearson, R. G. (2017). Linking Macroecology and Community Ecology : Refining Predictions of Species Distributions Using Biotic Interaction Networks. *Ecology Letters*, 20(6), 693-707. <https://doi.org/10.1111/ele.12770>
- Tan, L., Fan, C., Zhang, C., von Gadow, K. et Fan, X. (2017). How Beta Diversity and the Underlying Causes Vary with Sampling Scales in the Changbai Mountain Forests. *Ecology and Evolution*, 7(23), 10116-10123. <https://doi.org/10.1002/ece3.3493>
- Tan, L., Fan, C., Zhang, C. et Zhao, X. (2019). Understanding and Protecting Forest Biodiversity in Relation to Species and Local Contributions to Beta Diversity. *European Journal of Forest Research*, 138(6), 1005-1013. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01220-3>
- Taranu, Z. E., Pinel-Alloul, B. et Legendre, P. (2020). Large-Scale Multi-Trophic Co-Response Models and Environmental Control of Pelagic Food Webs in Québec Lakes. *Oikos*, n/a(n/a). <https://doi.org/10.1111/oik.07685>
- Teittinen, A., Wang, J., Strömgaard, S. et Soininen, J. (2017). Local and Geographical Factors Jointly Drive Elevational Patterns in Three Microbial Groups across Subarctic Ponds. *Global Ecology and Biogeography*, 26(8), 973-982. <https://doi.org/10.1111/geb.12607>
- Vasconcelos, T. S., do Nascimento, B. T. M. et Prado, V. H. M. (2018). Expected Impacts of Climate Change Threaten the Anuran Diversity in the Brazilian Hotspots. *Ecology and Evolution*, 8(16), 7894-7906. <https://doi.org/10.1002/ece3.4357>
- Vellend, M. (2001). Do Commonly Used Indices of β -Diversity Measure Species Turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12(4), 545-552. <https://doi.org/10.2307/3237006>
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Yang, J., Sorte, F. A. L., Pyšek, P., Yan, P., Nowak, D. et McBride, J. (2015). The Compositional Similarity of Urban Forests among the World's Cities Is Scale Dependent. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12), 1413-1423. <https://doi.org/10.1111/geb.12376>
- Yao, J., Huang, J., Ding, Y., Xu, Y., Xu, H. et Zang, R. (2021). Ecological Uniqueness of Species Assemblages and Their Determinants in Forest Communities. *Diversity and Distributions*, 27(3), 454-462. <https://doi.org/10.1111/ddi.13205>
- Zurell, D., Zimmermann, N. E., Gross, H., Baltensweiler, A., Sattler, T. et Wüest, R. O. (2020). Testing Species Assemblage Predictions from Stacked and Joint Species Distribution Models. *Journal of Biogeography*, 47(1), 101-113. <https://doi.org/10.1111/jbi.13608>