N°d'ordre NNT : 2017LYSE1072

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° ED 341
Évolution Écosystèmes Microbiologie Modélisation

Spécialité de doctorat : Science de la Terre
Discipline : Paléontologie

Soutenue publiquement le 17/05/2017, par :

Corentin Gibert Bret

Macroécologie et macroévolution des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord : analyse et modélisation

Devant le jury composé de :

Monnet Claude	Ingénieur de recherche	UniLille 1	Rapporteur
Pavoine Sandrine	Maître de conférences	MNHN	Rapporteure
Mattioli Emanuela	Professeur	UCBL	Examinatrice
Fara Emmanuel	Professeur	UniBourgogne	Examinateur
Dolédec Sylvain	Professeur	UCBL	Examinateur
Fritz Susanne	Maître de conférences	GoetFrankfurt	Invité
Escarguel Gilles	Maître de conférences	UCBL	Directeur de thèse

Résumé

L'étude de la biodiversité passée, de sa dynamique et des paramètres déterminant son évolution, est un préalable nécessaire à la compréhension de l'érosion de la biodiversité actuelle. En étudiant les conditions environnementales et historiques associées aux assemblages taxinomiques, il est possible d'inférer les liens dynamiques qui unissent les variations de l'environnement et de la biodiversité. Pour cela, un Système d'Information Géographique (SIG) a été développé à partir des compilations du registre fossile des mammifères terrestres cénozoïques d'Amérique du Nord publiées par Janis et al. (1998, 2008). Ce registre, s'étendant de la crise Crétacé/Paléogène (66 Ma) au Pléistocène inférieur (~1,8 Ma) et couvrant les territoires actuels des Etats-Unis, du Canada et du Mexique, est l'un des registres fossiles les mieux connus et les plus complets au monde. Sur la base de ces données d'occurrences géoréférencées, il devient possible de caractériser les patrons de distributions et d'observer les fluctuations temporelles et spatiales de plusieurs dimensions de la biodiversité (diversité taxinomique, disparité, diversité fonctionnelle,diversité phylogénétique…). L'observation de ces variations spatio-temporelles de biodiversité peut être réalisée à différentes échelles (locale à continentale) et pour différents types d'assemblages écologiques ou taxinomiques (communautés, métacommunautés, guildes trophiques, groupes de taille, espèces, genres, familles…), permettant en retour de tester différentes hypothèses à l'interface entre macroévolution et macroécologie. Ainsi, deux axes de recherche principaux ont pu être développés dans le cadre de ce travail. Le premier s'enracine dans une problématique centrale en macroévolution : l'impact de l'organisation chronologique des informations paléontologiques dans un système biozonal discret sur la reconstruction de séries temporelles de diversité et de taux d'évolution (apparitions et extinctions). A partir de simulations, l'effet de la discrétisation temporelle est estimé en fonction du registre fossile étudié ; un algorithme est développé afin d'en corriger les distorsions. Le second axe de recherche s'enracine dans une problématique centrale en macroécologie : comment caractériser *a posteriori*, sur la base de données d'occurrences taxinomiques échantillonnées au sein d'assemblages, la part relative des processus d'assemblage par la niche et par la dispersion dans la construction et le maintien de communautés et métacommunautés ? Afin de répondre à cette question, un nouvel outil analytique appelé « PER-SIMPER » est développé à partir de la méthode SIMPER (Clarke 1993). Dans un premier temps, la précision et la consistance de cette nouvelle méthode sont évaluées à l'aide de simulations basées sur des automates cellulaires. Dans un second temps, l'analyse PER-SIMPER de l'ensemble des biozones enregistrées au sein du SIG est réalisée ; les résultats obtenus sont discutés au regard des changements climatiques et environnementaux associés à l'histoire évolutive des mammifères cénozoïques nord-américains. Finalement, les résultats obtenus permettent d'identifier différentes perspectives de recherche à court, moyen et long termes, tant sur le plan analytique que méthodologique.

Abstract

The study of past biodiversity, its evolutionary dynamics and related control parameters is a fundamental prerequisite for understanding the ongoing global biodiversity loss. Considering the environmental and historical conditions related to taxonomical assemblages, the dynamic links associating environmental changes and biodiversity can be inferred. To achieve this, a Geographic Information System (GIS) has been developed based on Janis et al.'s (1998, 2008) compilations of the north-American Cenozoic mammal fossil record. Ranging from the Cretaceous/Paleogene crisis (66 Ma) to the early Pleistocene (~1.8 Ma), this fossil record covers extant United States, Canada, and Mexico territories; it is one of the best known and most complete fossil record in the World. Based on these georeferenced data of fossil occurrences, it becomes possible to characterize distribution patterns and to observe spatial and temporal variations of several aspects of biodiversity (taxonomical diversity, disparity, functional diversity, phylogenetic diversity…). The observation of spatial and temporal variations of biodiversity can be achieved at various geographical scales (local to continental) and for different types of ecological or taxonomical assemblages (communities, metacommunities, trophic guilds, size groups, species, genera, families…); in turn, these observations make possible testing various hypotheses at the interface between macroevolution and macroecology. In this way, two main research axes have been developed in this work. The first research axis roots into a central issue of macroevolutionary studies: the impact of the chronological organization of paleontological data within a discrete biozonation on the reconstruction of biodiversity and evolutionary rate (origination and extinction) time series. Based on simulations, the effect of time discretization is investigated; an algorithm is developed in order to correct the distorting effect induced by the time discretization process. The second research axis developed in this work roots into a central macroecological question: based on taxonomical occurrence data sampled within assemblages, how to characterize the relative contribution of niche- and dispersal-assembly processes in the building and conservation of communities and metacommunities? Building on Clarke's (1993) SIMPER method, a new analytical tool called "PER-SIMPER" has been developed in order to answer this question. First, the accuracy and consistency of this new method is evaluated through cellular automaton-like simulations. Then, the PER-SIMPER analysis of all biozones recorded within the GIS is achieved, and results are discussed with respect to the climate and environmental changes related to the evolutionary history of north-American Cenozoic mammals. Finally, the results obtained from both research axes allow the identification of several short, middle and long-term analytical as well as methodological research perspectives.

Table des matières

Résumé 3
Abstract 4

Préface et Introduction

I. La macroévolution, ou l'étude des tendances évolutives en temps profonds 15
II. La macroécologie, la biogéographie et leurs applications dans le registre fossile 18
III. L'étude des mammifères terrestres cénozoïques d'Amérique du Nord et objectifs de la thèse 22
A. Comment l'intégration de données paléontologiques au sein d'une biozonation discrète affecte-t-elle le signal de variation temporelle de diversité taxinomique ? 24
B. Processus d'assemblage par la niche et par la dispersion : quelles parts relatives dans les dynamiques d'assemblage des (méta)communautés de mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord ? 26

Chapitre 1 : Le Cénozoïque nord-américain

I. Contexte temporel et biochronologique NALMA - North American Land Mammal Ages 31
II. Contexte paleogéographique et tectonique 34
A. Paléogène 34
B. Néogène 36
III. Contexte paléoclimatique et environnemental 37
A. Contexte à grande échelle temporelle et spatiale 37
B. Contexte à l'échelle régionale et événements climatiques ponctuels 39
(i) Paléocène 39
(ii) Eocène 40
(iii) Oligocène 43
(iv) Néogène 44
IV. Evolution des faunes de mammifères 47
A. Evolution des mammifères et climat 47
B. Six strates fauniques successives 51
(i) Composition des guildes écologiques au cours du Cénozoïque : 53
(ii) Première strate faunique : la faune Paléocène 54
(iii) Seconde strate faunique : Maximum Thermique Paléocène-Eocène (PETM)-Optimum climatique de l'Eocène moyen (MECO) 56
(iv) Troisième strate faunique : Optimum climatique de l'Eocène inférieur (EECO)-limite Eocène/Oligocène 57
(v) Quatrième strate faunique : Oligocène 60
(vi) Cinquième strate faunique : Miocène 61
(vii) Sixième strate faunique : Pliocène-Pléistocène 65
V. La base de données des mammifères nord-américains 67
A. Aspect général de la base de données : 68
B. Etat d'avancement de la base de données 69
C. Structure et organisation de la base de données : 71
D. Recherches conditionnelles & recherches conditionnelles croisées : 73
E. Extractions de données : 75

Chapitre 2 : Macroévolution

I. Exploration du registre fossile : les variations de la biodiversité en temps profonds.....81
II. Les biais du registre fossile et les corrections établies : 83
A. Biais dépendant du temps..... 83
B. Biais indépendant du temps..... 86
III. Article 1 92
A. Résumé étendu de l'article 1 – Gibert & Escarguel, accepté à Paleobiology..... 92
B. Article 1 : Evaluating the accuracy of biodiversity changes through geological times: from simulation to solution..... 95
(i) Introduction..... 96
(ii) Material & methods..... 98
(iii) Results.....106
(iv) Discussion.....117
(v) Conclusion.....122
C. Application de l'algorithme de correction développé dans l'article 1 sur les courbes de variation temporelle de la richesse taxinomique à l'échelle des régions biogéographiques au sein de la base de données des mammifères cénozoïques nord-américains.....129
(i) Variation de la richesse spécifique :.....130

Chapitre 3 : Macroécologie

I. Les niches écologiques et la dispersion 137
A. La niche écologique et son utilisation dans les théories des assemblages taxinomiques.....137
B. La compétition comme mécanisme régulateur de la coexistence des espèces et de la composition des communautés.....140
C. Le recul des approches pan-déterministes et l'essor des théories neutralistes, de MacArthur à Hubbell.....143
D. Critique des modèles neutres au regard de leur capacité à expliquer les patrons empiriques de distribution d'abondance des espèces au sein de communautés.....146
E.Les différentes hypothèses de coexistence des espèces.....147
II. La méthode SIMPER.....149
III. Les biais de la méthode SIMPER.....152
IV. Article 2 : PER-SIMPER – a new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences.....153
A. Résumé étendu de l'article 2 – Gibert & Escarguel, en cours.....153
B.Article 2: PER-SIMPER – a new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences.....156
(i) Introduction.....157
(ii) Material and methods.....159
(iii) Results.....167
(iv) Discussion.....171
(v) Conclusion.....175
C. Application de la méthode PER-SIMPER sur les métacommunautés de mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord: analyse de la base de données.....183
(i) Paleocène.....183
(ii) Eocène.....185
(iii) Oligocène.....186
(iv) Miocène.....187
(v) Interprétation des résultats de PER-SIMPER pour l'ensemble des intervalles de temps cénozoïques analysés, à la lumière de la discussion sur le Barstovien et le Blancien.....189

Synthèse, Conclusions & Perspectives

I. Synthèse & Conclusion.....195
II.Perspective.....200

Références.....205

Annexes

ANNEXE 1 : Informations supplémentaires associées à l'article 1 accepté à Paleobiology.....243
ANNEXE 2 : Informations supplémentaires associées à l'article 1 accepté à Paleobiology.....257
ANNEXE 2.2 : Courbe de diversité originale et reconstruite.....264
ANNEXE 3 : Informations supplémentaires associées à l'article 2 en préparation.....267

Remerciements

Préface et Introduction

« Nothing in biology makes sense except in the light of evolution »

Dobzhansky, 1972

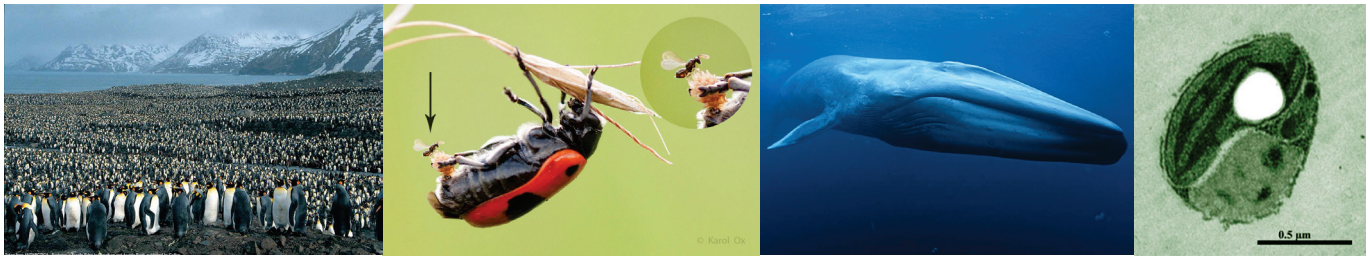


Illustration de la biodiversité - Manchot empereur - Guêpe chalcidoïde - Baleine bleue - Algue Ostreococcus

En 1973, le biologiste et généticien russe Theodosius Dobzhansky abandonne le langage policé et technique habituellement développé dans toute communication scientifique pour affirmer son émerveillement devant l'extraordinaire diversité des formes de vie. Emerveillement en termes de nombre : il est estimé que ~8.7 millions d'espèces eucaryotes existent actuellement sur Terre (IUCN 2016 ; Ceballos & Ehrlich 2002 ; Barnosky et al. 2011 ; Mora et al. 2011) et que plusieurs centaines de millions d'entre elles ont existé avant que l'Homme ne cherche à les décompter (Teichert 1956 ; Valentine 1970). Emerveillement aussi en termes de taille et de forme : sept ordres de grandeurs séparent le plus petit du plus grand eucaryote, du genre d'algues *Ostreococcus* mesurant moins d'un micromètre (0.8 µm, Grimsley et al. 2010) au plus grand mammifère ayant jamais existé, la titanesque baleine bleue dépassant les 30 m de long (Yochem & Leatherwood 1985). En outre, la diversité du vivant implique une immense variété de milieux colonisés et de processus biologiques nécessaires à la reproduction, l'alimentation et la survie des espèces, des espèces les plus cosmopolites comme l'homme ou le rat brun, aux parasites hyperspécialisés comme les guêpes Chalcidoides (Sullivan 1987 ; Kaiser & Boucot 1996). Mais cette impression que coucha Dobzhansky sur le papier ne se limitait pas à la reconnaissance de l'immense complexité du vivant, il s'attarda également sur l'unicité de ce dernier, constitué des mêmes composants chimiques élémentaires : de la bactérie à l'homme, l'information génétique est portée par les mêmes molécules, l'ARN et l'ADN

(Watson & Crick 1953 ; Holley 1965). Cette unicité des êtres vivants fut également constatée et étudiée à un autre niveau dès le XVIème siècle par Pierre Belon, à travers l'étude des caractères homologues entre les squelettes d'oiseaux et d'humains ; puis elle continua à se révéler à travers la pratique de l'anatomie comparée (Cuvier 1805) et par le biais de la comparaison des stades ontogénétiques par Ernst Haeckel (Haeckel 1866 ; Gould 1977). Enfin l'unicité de tous les êtres vivant fut et demeure aujourd'hui le principe fondateur de toute classification du vivant (Linné 1735 ; Field et al. 1988).

C'est précisément en faisant ce double constat de la diversité et de l'unicité du vivant, que le titre de Dobzhansky, « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution », prend tout son sens. Sans la théorie de l'évolution, l'accumulation d'observations ne mène qu'à la constitution d'un gigantesque registre aussi disparate que chaotique. En découvrant que la diversité du vivant a évolué en relation avec la diversité des environnements de notre planète, en une chaine continue d'êtres transmettant leurs caractères à leur descendance, Charles Darwin, Alfred Russel Wallace (Wallace 1871 ; Darwin 1872 ; Kyrpides & Ouzounis 1999) et tous les scientifiques marchant depuis sur leurs pas ont fourni un cadre explicatif pour l'ensemble de la vie peuplant notre planète. Alors avec ce nouveau cadre, tout s'explique et sans lui rien n'a de sens (Ayala 1977).

I. La macroévolution, ou l'étude des tendances évolutives en temps profonds

Lorsque l'on désire étudier l'évolution des espèces, deux paradigmes correspondant à deux types d'objets d'études se distinguent : la micro- et la macroévolution. Le premier type d'étude se consacre à l'observation des variations de fréquences alléliques au sein de populations, classiquement de bactéries ou d'insectes au temps de génération très bref, contrôlée en laboratoire (Filipchenko 1927 ; Dobzhansky 1937 ; Lenski & Travisano 1994 ; Falush 2009). Ce type de protocole permet de mesurer, au sein des populations observées, l'influence de différentes pressions de sélections ou de différents mécanismes évolutifs : on observera par exemple l'effet de la sélection naturelle en modifiant la quantité et la nature des ressources disponibles (Dykhuizen 1990). Il sera aussi possible d'observer le temps nécessaire à la fixation d'un nouvel allèle par dérive génétique (Kimura 1983 ; Hallatschek et al. 2007) ainsi que de mesurer les taux et types de mutations qui apparaitront au sein d'une population exposée ou non à des agents mutagènes (Lenski et al. 1991 ; Sniegowski et al. 1997 ; Barrick et al. 2009). La poursuite de ces expériences permettra aussi d'interroger le processus de spéciation lorsque les mutations se seront suffisamment accumulées au sein des populations observées (Irwin et al. 2001).

La spéciation, mais surtout le passage de l'étude de populations à l'étude d'espèces dans leur ensemble, de plusieurs espèces différentes ou d'ensembles taxinomiques de plus haut rang, vont caractériser la macroévolution, par opposition à la microévolution (Simpson 1944 ; Gould 1982 ; Stanley 1979 ; Levinton 2001 ; Mayr 2002). Cette distinction peut sembler triviale, et pourtant la macroévolution est un objet d'étude vaste (Mayr 2002) permettant notamment d'étudier l'apparition de nouvelles espèces et de nouveaux clades (Stanley 1979 ; Cracraft, 1982 ; Mayr 1982 ; Gould 1982 ; Janis et al. 1998, 2002, 2008 ; Prothero & Foss 2007), ou encore de nouveaux caractères, comme dans le cas typique de l'évolution de la famille des Equidae (Fig. 1 ; Simpson 1951 ; MacFadden 1994, 2005 ; Gunnell 1998 ; Janis 1998). La macroévolution recouvre aussi les études quantitatives du registre fossile, comme celles retraçant les variations de la diversité taxinomique au cours du temps (Fig. 2 ; Phillips 1860 ; Harland et al. 1967 ; Raup 1972, 1991 ; Ager 1976 ; Sepkoski 1978, 1993, 2002 ; Sepkoski et al. 1981 ; Raup & Sepkoski 1982 ; Benton 1993 ; Foote 2001 ; Jablonski 2005 ; Alroy et al. 2008 ; Barnosky et al. 2011), ou de certains facteurs biologiques clefs comme la longévité des taxons (Fig. 3 ; Van Valen 1973 ; Levinton & Ginzburg 1984 ; Liow 2007), leur abondance (Van Valen 1964 ; McKinney 1996), leur stratégie écologique (MacArthur 1960 ; Levinton 1970 ; Luo & Wible 2005), leur aire de répartition (Valentine 1969 ; Pearson & Dawson 2003 ; Nogues-Bravo 2009), ou encore le fractionnement et le type d'habitat qu'ils exploitent (MacArthur 1958 ; Pianka 1974, 1981 ; Valentine 1969 ; Rosenzweig & Winakur 1969 ; Hooker 1992 ; Rosenzweig 1995 ; Fahrig 1997, 2003 ; Janis et al. 2004 ; Davis 2005 ; Wiens & Graham 2005). La mise en place de nouveaux types morphologiques (Gould 1991 ; Janis et al. 1998, 2008 ; Levinton 2001), la détermination de la nature des pressions de sélection (Bock & Wahlert 1965 ; Hunt 1998 ; Brakefield 2006), les contraintes de développement (Thompson 1917 ; Turing 1952 ; Goodwin 1994 ; Chirat et al. 2001, 2013 ; Levinton 2001),

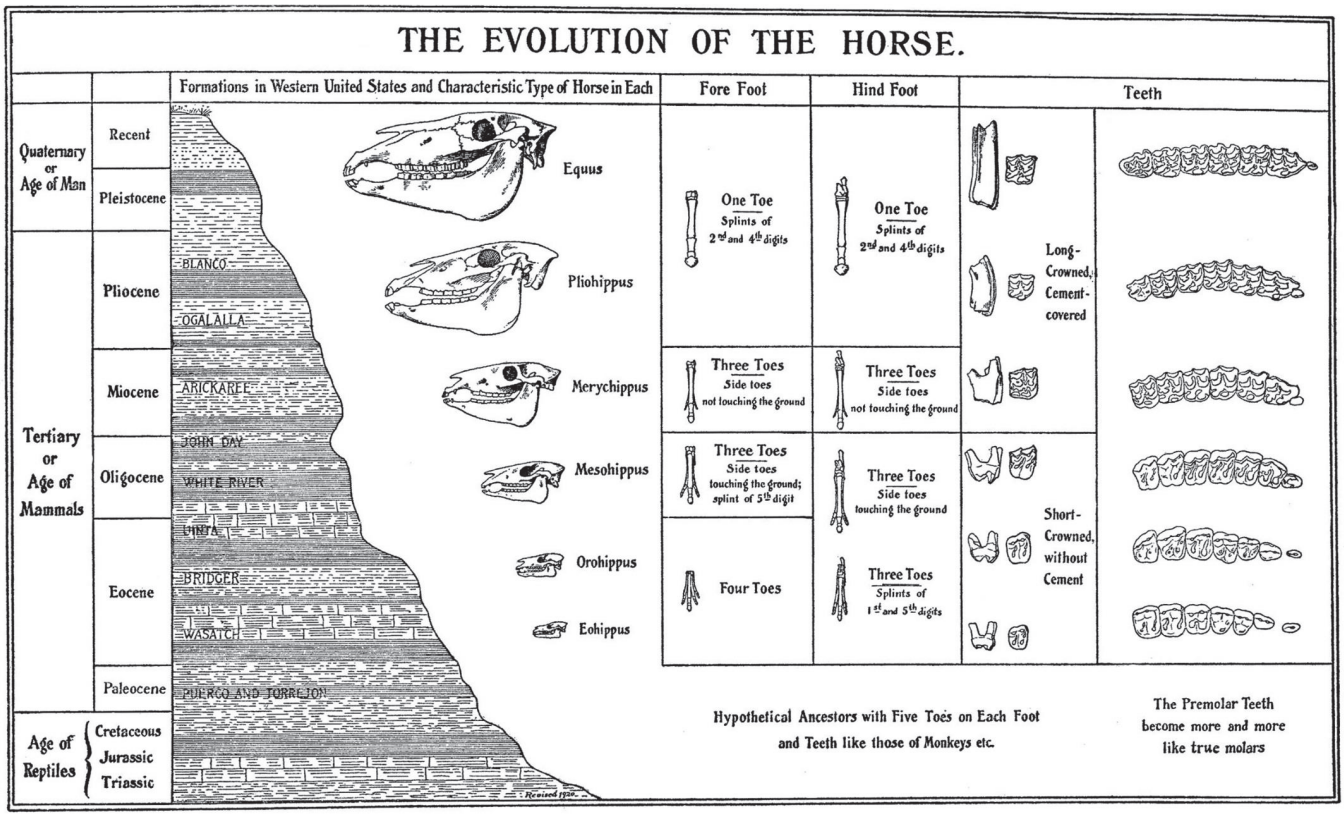


Figure 1. Planche récapitulative de l'évolution de la famille du cheval (Equidae) en Amérique du Nord (d'après MacFadden 1994 et Matthew 1903, 1926)

la variation temporelle de la diversité morphologique (i.e. disparité ; Gould 1991 ; Foote 1994 ; Gerber et al. 2007, 2008) et de la taille corporelle (Depéret 1907 ; MacFadden 1986 ; Alroy 1998) sont aussi des champs de recherche situés au-delà de l'espèce et appartenant donc à la macroévolution. De la même manière, la recherche des liens de parentés entre les espèces à travers la reconstruction de phylogénies constitue un axe majeur de la macroévolution, s'appuyant autant sur le travail de biologistes (Field et al.

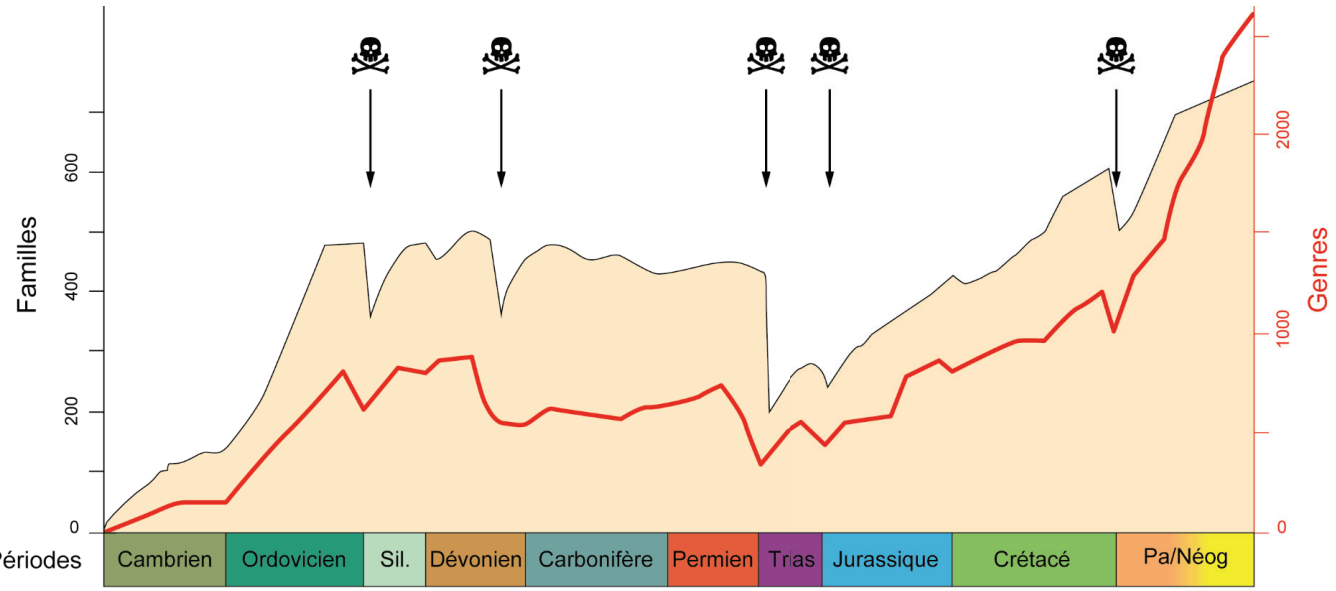


Figure 2. Evolution de la diversité taxinomique des familles (en noire) et des genres (en rouge) de vertébrés et d'invertébrés marins à travers le Phanérozoïque (modifié d'après Raup & Sepkoski 1982 et Alroy et al. 2008). Abréviations : Sil. : Silurien ; Pa.: Paléogène ; Néog. : Néogène. Tête de mort : Extinction de masse.

1988 ; Eizirik et al. 2001) que de paléontologues (Gingerich 1979 ; Luckett & Hartenberger 1985 ; Janis et al. 1998, 2008). Enfin, certains débats majeurs animant les sciences de l'évolution trouvent leur place au sein de la macroévolution, comme par exemple la théorie des équilibres ponctués d'Eldredge & Gould (1972), contestant et complétant la vision gradualiste des néo-darwiniens (Huxley 1942). L'intensité des extinctions (Raup & Sepkoski 1982 ; Barnosky et al. 2011 ; Escarguel et al. 2011), leurs rythmes (Eldredge 1976) et la potentielle cyclicité de ces rythmes (Raup & Sepkoski, 1984 ; Raup 1992 ; Levinton 2001), et surtout la nature des processus conduisant aux extinctions des espèces à un rythme « normal » (Van Valen 1977 ; Flessa 1985 ; Boyajian 1986 ; Barnosky 2001), ou lors d'événements de crises majeures, constitue aussi un débat vivace (Alvarez et al. 1979 ; Bond & Wignall 2014). Ce débat apparait cependant plus que nécessaire au vue changements globaux actuels provoqués par les modes de production des énergies et des biens de consommations de l'être humain, précipitant la destruction de nombreuses espèces et de leurs habitats (Barnosky et al. 2011). Finalement, ces nombreuses questions formant le cœur de la macroévolution ont toutes pour point commun d'étudier l'évolution, non pas à travers le spectre de populations indépendantes (microévolution), mais en intégrant l'histoire phylogénétique et écologique des taxons (Stanley 1979). Cette vision de l'évolution, d'abord adoptée par les paléontologues, les systématiciens et les généticiens, implique aujourd'hui aussi bien des physiciens et mathématiciens (Turing 1952 ; Goodwin 1994 ; Chirat et al. 2001, 2013 ; Hammer & Bucher 2005 ; Urdy et al. 2010) que des biologistes de la conservation. Ces derniers s'intéressent en particulier à la compréhension de la nature des stimuli intrinsèques et/ou extrinsèques (Barnosky 2001 ; Benton 2009) à l'origine des grandes crises d'extinction de la biodiversité identifiées dans le registre fossile (Raup & Sepkoski, 1982) afin d'empêcher le XXIème siècle de devenir le siège de la 6ème crise biologique (Barnosky et al. 2011).

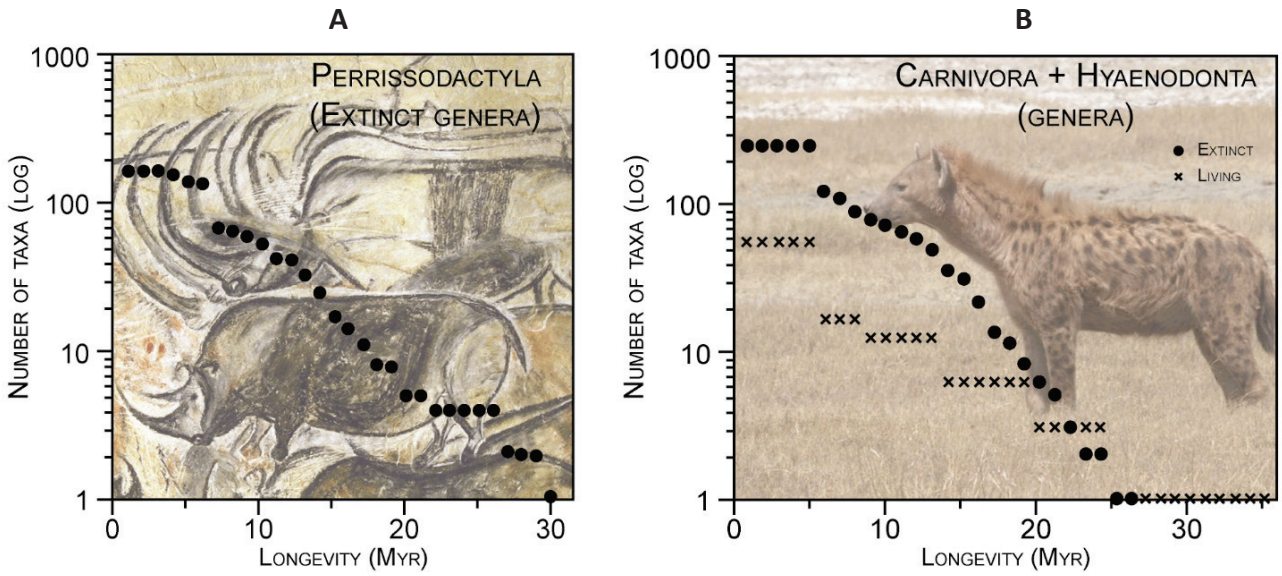


Figure 3. (A) Nombre de genres (fossiles) de Périssodactyles en fonction de leur longévité en millions d'années. (B) Nombre de genres (fossiles et existants) de carnivores (incluant les Hyaenodontidae) en fonction de leur longévité en million d'années (modifié d'après Van Valen 1973) Illustration A : carverndupontdarc.fr ; Illustration B : Photographie de Pierre-Yves Vaucher.

II. La macroécologie, la biogéographie et leurs applications dans le registre fossile

Le développement des études macroévolutives, décrivant et intégrant l'histoire phylogénétique et écologique des espèces, permet d'observer des phénomènes évolutifs qui seraient restés indétectables à l'échelle populationnelle (Mayr 2002). Cette dichotomie entre macro- et microévolution existe aussi en écologie. A partir des premiers travaux de Grinnell (1917) et de Elton (1927) sur les niches écologiques, l'effort de la communauté scientifique s'est focalisé sur la description et la compréhension d'événements et d'interactions à l'échelle des assemblages locaux afin d'expliquer l'organisation et le fonctionnement des systèmes écologiques à de plus grandes échelles (communauté, métacommunauté, écosystème ; Gause 1934 ; Hutchinson 1957 ; Whittaker et al. 1973 ; Pianka 1974, 1981 ; Ricklefs 1987 ; Leibold 1995 ; Chase & Leibold, 2003). Dans les années 1960, ce réductionnisme fut remis en question par la formulation de la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur & Wilson (Fig. 4 ; MacArthur & Wilson 1963, 1967 ; Brown & Maurer 1989 ; Ricklefs & Schluter 1993). Suivant ces auteurs, la structure de la biodiversité des îles ne dépend pas de l'identité des espèces présentes au sein de ces communautés, et a fortiori de leurs interactions, mais uniquement du taux d'immigration, d'extinction, et de la nature du « réservoir » de diversité formé par le continent ou les îles proches. McArthur et Wilson venaient de franchir une étape majeure vers la reconnaissance de la macroécologie en formulant l'hypothèse que les individus et les espèces étaient des entités similaires et interchangeables au regard des dynamiques de biodiversité à grande échelle.

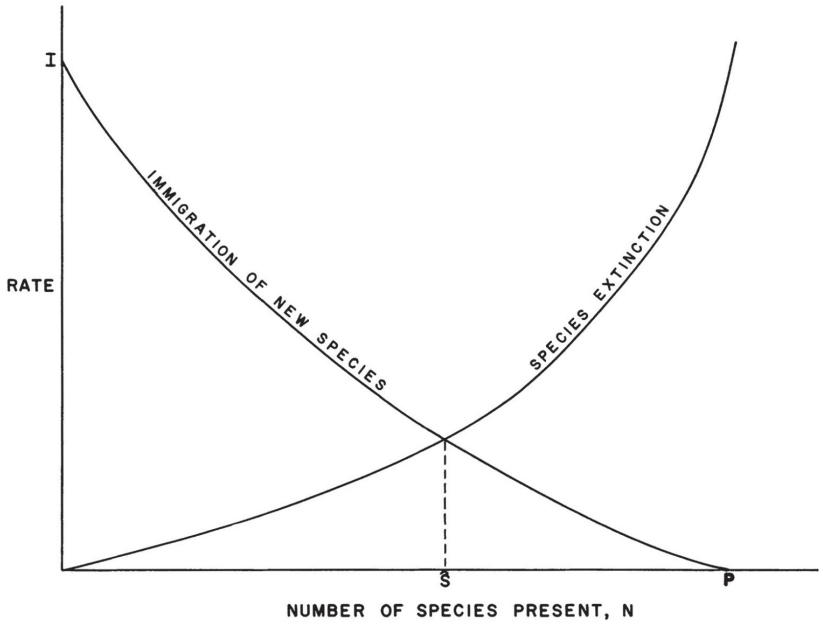


Figure 4. Modèle d'équilibre dynamique d'une faune insulaire (d'après MacArthur & Wilson 1963). I : taux d'immigration ; P : toutes les espèces du continent ont envahi l'île ; S : équilibre où le nombre d'espèce insulaire est stabilisé.

Aujourd'hui, la macroécologie se définit comme l'étude des patrons de distributions et d'abondances des espèces à grande échelle spatiale et temporelle (Blackburn & Gaston 1998 ; Maurer 1999 ; Gaston & Blackburn 1999, 2000 ; Blackburn & Gaston 2003 ; Keith et al. 2012). C'est Brown & Maurer (1989) qui la définissent pour la première fois comme une discipline se consacrant à la description et à l'explication statistique de la distribution de variables écologiques au sein d'un large nombre de « particules » écologiques, ces particules pouvant désigner des individus au sein d'une espèce ou des populations au sein d'une communauté (Blackburn & Gaston 2003). Ces définitions, et notamment celle faisant référence à Brown & Maurer (1989), s'appuient sur un principe avancé par MacArthur (1972) : « La plupart des scientifiques croient que les propriétés d'un système sont une conséquence du comportement et des interactions de ses composantes. Pourtant la compréhension d'un ensemble ne commence pas toujours par l'étude de ses parties. Il est aussi possible de découvrir des motifs constituant cet ensemble qui seraient restés impossible à détecter en observant séparément ses composants ». De fait, la macroécologie se fonde sur cette observation partagée par de nombreuses sciences comme la physique, où la compréhension d'un ensemble ne peut se résumer à l'étude de ses différentes parties. Pour vulgariser cette idée à l'écologie, Brown (1995) utilise deux métaphores illustrant l'avantage de délaisser les détails idiosyncratiques et de s'intéresser uniquement aux généralités d'un système pour en comprendre son fonctionnement. Si l'on cherche à étudier un gaz, il serait très difficile d'en comprendre son comportement en étudiant uniquement la nature et les propriétés intrinsèques des molécules le constituant. Pour saisir la dynamique d'un gaz il faut procéder à une étude statistique des patrons de distributions de l'ensemble des particules le constituant. Ainsi, les physiciens purent établir des lois qui se vérifient pour l'ensemble des gaz, quelque soient leurs composants (Blackburn & Gaston 2003). Le deuxième exemple proposé par Brown (1995) se veut plus parlant pour sa communauté. Il explique que tenter de comprendre la dynamique d'un écosystème dans son ensemble, en concentrant nos observations sur la description des niches écologiques de ses composants, équivaut à la perspective d'un promeneur observant avec détail les arbres l'entourant pour tenter de comprendre leur distribution à l'échelle du bois tout entier. Pourtant, c'est uniquement en prenant de la distance comme en le survolant en hélicoptère par exemple, qu'apparaitrait alors sous ses yeux des motifs répétitifs (des patrons) qui lui auraient échappé en restant à l'intérieur (Brown 1995). Que l'on se réfère à la métaphore du gaz ou du bois, c'est ainsi que l'approche macroécologique procède : en observant, en modélisant et en expliquant les propriétés statistiques des patrons de distributions et d'abondance à grande échelle.

L'émergence de la macroécologie à la fin du XXème siècle ne doit pas éclipser une science qui l'a précédée dans sa volonté de description des patrons de distributions des espèces: la biogéographie. Dès le XIXème siècle, la biogéographie ambitionne de décrire et comprendre les patrons de distribution des animaux (zoogéographie) et des végétaux (phytogéographie), à la fois passés (biogéographie historique) et actuels (biogéographie écologique) (Von Humboldt 1807 ; Bergmann 1847 ; Wallace 1859, 1876 ; Brown & Lomolino 1998). Dans ce contexte, des questionnements proches de ceux de la macroécologie furent abordés. A titre d'exemple, quel est le rôle des facteurs abiotiques (climat, topographie, etc.) et biotiques

(interactions entre les espèces) sur la distribution géographique des espèces ? Existe-t-il une relation entre l'aire de répartition d'une espèce ancestrale et celle de ses descendants ? En plus de ces axes de recherche, des patrons souvent commentés en macroécologie comme les gradients latitudinaux (Fischer 1960) et altitudinaux de biodiversité furent déjà observés et discutés par les biogéographes (Brown & Lomolino 1998). Cependant la macroécologie ne peut pas être considérée uniquement comme une sous-discipline de la biogéographie (Fisher 2002 ; Blackburn & Gaston 2002). En effet, la macroécologie est avant tout une méthode de recherche, par l'observation et/ou la modélisation de relations statistiques entre les organismes et leurs environnements dans le but de comprendre les processus à l'origine de ces relations (Brown 1995 ; Blackburn & Gaston 2003).

Ces relations statistiques sont liées à différentes variables biotiques et abiotiques telles que les caractéristiques des habitats (Whittaker et al. 2001 ; Hawkins et al. 2003 ; Currie et al. 2004), la latitude (Gradient Latitudinal de Diversité ; Stevens 1989 ; Rosenzweig, 1995 ; Roy et al. 1998 ; Gaston 2000 ; Willig et al. 2003 ; Hillebrand 2004 ; Brayard et al. 2005 ; Jablonski et al. 2006 ; Mittelbach et al. 2007 ; Weir & Schluter 2007 ; Beaugrand et al. 2013 ; Letten et al. 2013 ; Gross & Snyder-Beattie 2015), l'altitude (Sanders 2002 ; McCain 2004, 2005, 2007), la taille des habitats (Cain 1938 ; Gaston 1994, 1998, 2003 ; Blackburn & Gaston 1996 ; Böhning-Gaese et al. 2006 ; Gaston & Fuller 2009), leur fractionnement (Harrison & Bruna 1999 ; Fahrig 2003 ; Pardini et al. 2005), leur stabilité (Paine 1966 ; Tilman & Downing 1996), leur productivité (Rosenzweig 1995 ; Mittelbach et al. 2001 ; Whittaker 2010) ou encore leur hétérogénéité (Barnosky et al. 2001 ; Rodriguez & Arita 2004 ; Davis 2005). Les patrons de distribution observés peuvent aussi être comparés aux caractéristiques des espèces comme leur taille (Legendre et al. 1991 ; Jablonski 1997 ; Roy & Martien 2001 ; Roy et al. 2002 ; Kozłowski & Gawelczyk 2002 ; Freckleton 2003 ; Clauset & Erwin 2008 ; Cooper & Purvis 2010 ; Fritz & Purvis 2010), leur niveau d'endémisme (Kerr 1997 ; Whittaker et al. 2003 ; Woodward & Kelly 2003 ; Sandel et al. 2011), ou encore leur histoire et dynamique évolutive (Gaston 1998 ; Jablonski & Roy 2003 ; Davis 2005 ; Mittelbach et al. 2007 ; Foote 2012).

La macroécologie est une discipline en plein essor, cependant la majorité des études menées en écologie le sont encore à des échelles temporelles et spatiales très réduites. L'échelle spatiale qui reste la plus couramment utilisée est le quadrat d'un mètre carré (Fig. 5a ; Blackburn & Gaston 2003), tandis que la durée moyenne des études se limite à une ou plusieurs saisons et s'étend rarement au-delà de plusieurs années (Fig. 5b ; Blackburn & Gaston 2003).

Afin de contraindre la mise en place de patrons de distribution à grande échelle géographique, il est nécessaire de connaitre l'histoire évolutive à grande échelle temporelle des groupes et des caractéristiques écologiques observés. Par exemple, l'hypothèse du conservatisme de niche (Peterson et al. 1999 ; Wiens & Donoghue 2004 ; Wiens et al. 2005 ; Buckley et al. 2010 ; Pearman 2011), l'exploration des relations phylogénétiques (Jablonski 1987 ; Gaston & Blackburn 1997 ; Hunt et al. 2005 ; Zacaï et al. travail en cours), ainsi que l'intégration d'événements évolutifs majeurs comme les épisodes d'extinction massive (Raup & Sepkoski 1982 ; Raup 1992 ; Alroy 2008) et de radiations adaptatives (Erwin et al. 1987 ; Benton 1995 ;

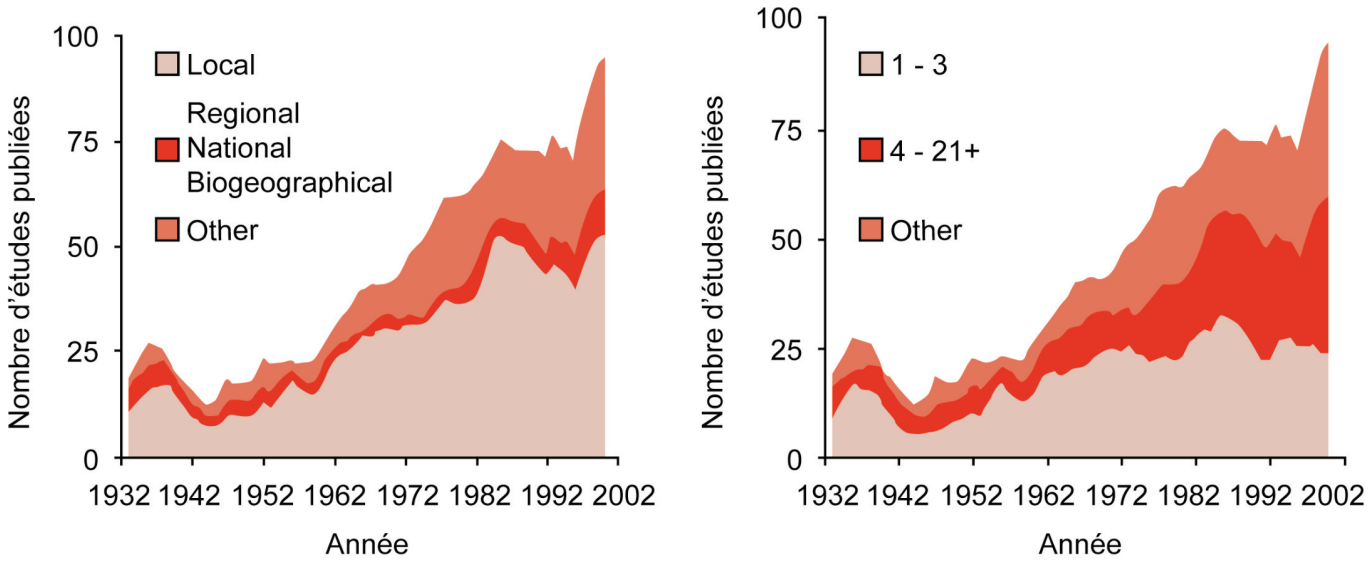


Figure 5. Evolution de la quantité d'études publiées dans Journal of Animal Ecology entre 1931 et 2001 à différentes échelles spatiales (A) et différentes échelles temporelles (B). Local : études limitées à un site d'échantillonnage ou un ensemble de sites proches ; Biogeographical : études à l'échelle continentale ou globale ; Other : études dont l'échelle spatiale/temporelle n'est pas considérée (modifié d'après Blackburn & Gaston 2003)

Sepkoski 1998) sont des injections nécessaires de l'histoire évolutive en temps profond dans l'analyse des patrons de distributions des espèces.

La nécessité d'intégrer l'histoire des clades et de leurs caractères s'ajoute à la nécessité de tenir compte de l'histoire des environnements et du climat, via l'étude de la paléogéographie et des paléoenvironnements (Janis 1993 ; Fraser 1998 ; Alroy et al. 2000 ; Blois & Hadly 2009 ; Fraser et al. 2015). Enfin, la nécessité en macroécologie d'associer grandes échelles spatiales et temporelles résulte du fait que ces deux dimensions sont intrinsèquement liées (Rosenzweig 1995 ; Escarguel et al. 2011). En effet, la formation des patrons de distributions à grande échelle géographique est la conséquence de processus à grande échelle temporelle (Fig. 6, Jablonski et al. 2003). De ce fait, la dimension moyenne des études en écologie (Fig. 5a, b, Blackburn & Gaston 2003) témoigne non pas d'une mauvaise volonté de la communauté à tester

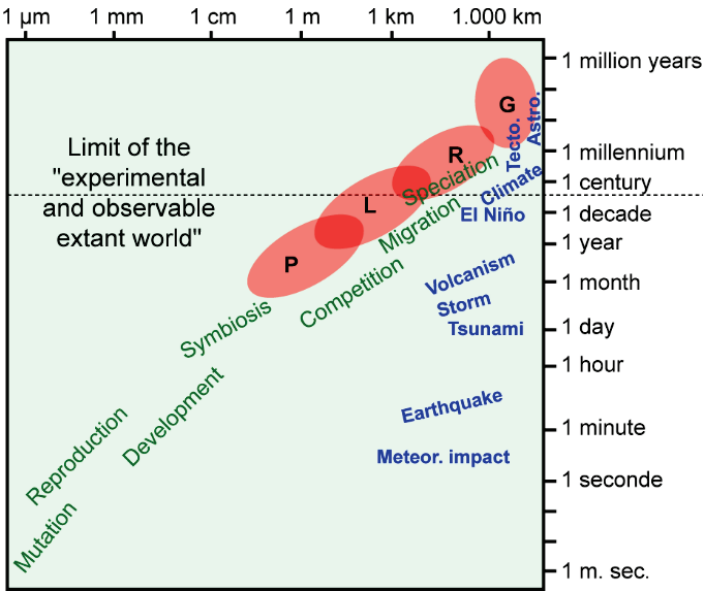


Figure 6. Relations spatio-temporelles entre les événements géologiques/physiques (en bleu) et biologiques (en vert) selectionnés (d'après Escarguel et al. 2011). P : Diversité d'un habitat unique et homogène (comme la diversité d'un échantillon) ; L : Diversité d'une communauté (diversité α) ; R : Diversité d'une métacommunauté (diversité γ) ; G : Diversité globale ; Tecto. : Tectonique des plaques ; Astro. : Cycles astronomiques.

des processus écologiques à de larges échelles, mais d'une limite pratique du monde expérimentable et observable (Escarguel et al. 2011), limite imposée par des raisons éthiques, la finitude des moyens humains et financiers et, in fine, parce que pour l'immense majorité des êtres vivants (Lenski et al. 1991), les processus évolutifs se déroulent à une échelle temporelle différente de la longévité humaine. Ainsi, le registre fossile apparait comme une excellente alternative pour dépasser cette limite. Ce dernier conserve partiellement plus de 500 millions d'années d'histoire des écosystèmes complexes (Conway Morris 1989) ponctués d'événements biotiques (radiations et extinctions massives ; Raup & Sepkoski 1982) et abiotiques (e.g. changements climatiques: Zachos et al. 2008 ; changements tectono-eustatiques : Windley 1984 ; Bird 1988 ; ou chute d'un bolide : Alvarez et al. 1979). La prise en compte du registre fossile permet alors un suivi temporel des patrons de distributions et d'abondance en lien avec ces événements majeurs (Brayard et al. 2006, 2010 ; Brühwiler et al. 2010). Le registre fossile est donc une source d'information propice à l'intégration d'une perspective historique aux théories développées en macroécologie (Jablonski et al. 2003). Il rend possible les aller-retour entre les patrons décrits actuellement par les écologues et ceux appartenant au passé décrits par les paléontologues. Néanmoins, il subsiste des difficultés à surmonter pour que l'utilisation du registre fossile devienne une habitude en macroécologie. Premièrement, les deux communautés (écologues et paléontologues) sont relativement imperméables, mais les choses changent comme en témoignent la publication récente d'articles intégrant des données paléontologiques dans des revues de macroécologie/écologie (e.g. Cecca et al. 2005 ; Kiessling & Aberhan 2007 ; Maridet et al. 2007 ; Jones et al. 2009 ; Fritz et al. 2013). Deuxièmement, les écologues conservent une vision très critique de la validité du registre fossile qui se fonde sur trois points précis : (1) les lacunes et biais d'enregistrement sont divers, mais comme expliqué dans le Chapitre 2 il existe de nombreuses manières de tenter de les corriger ; (2) la résolution temporelle du registre fossile est trop faible ; et (3) le registre fossile marin est bien plus complet (temporellement et géographiquement) que le registre continental, or la majorité de la littérature en macroécologie se concentre à ce jour (Witman & Roy 2009) sur les plantes et les animaux terrestres d'Europe et d'Amérique du Nord (Jablonski et al. 2003).

En étudiant les propriétés statistiques des patrons de distributions des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord ce travail de thèse s'inscrit dans cette démarche croisée à l'interface entre macroécologie et macroévolution.

III. L'étude des mammifères terrestres cénozoïques d'Amérique du Nord et objectifs de la thèse

Afin d'émettre et de tester des hypothèses à l'interface entre macroévolution et macroécologie, un Système d'Information Géographique (une base de données dynamique d'occurrences taxinomiques géoréférencées) a été développé à partir des compilations du registre fossile des mammifères terrestres cénozoïques d'Amérique du Nord établies par Janis et al. (1998, 2008) (Chapitre 1). Le choix de cet objet d'étude est justifié par trois raisons : (1) cette base de données unique est le résultat de plus de deux

siècles de recherches intensives (découvertes de terrain et paléontologie systématique) faisant du registre fossile nord-américain un des registres fossiles terrestres les mieux connus et les plus complets au monde ; (2) il s'étend sur une très grande période temporelle, depuis la crise Crétacé/Paléogène (66 Ma) jusqu'au Pléistocène inférieur (~1.8 Ma) ; et (3) il couvre une vaste surface physiographiquement et climatiquement contrastée et à l'histoire cénozoïque bien connue, surface qui englobe les territoires actuels des Etats-Unis, du Canada et du Mexique (Fig. 7). En organisant ce registre fossile au sein d'un SIG (Chapitre 1.V), il devient

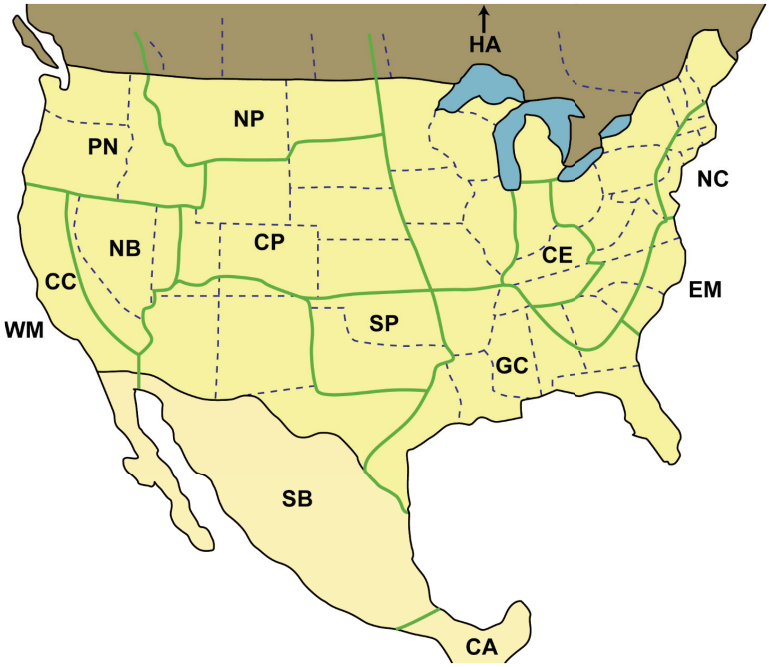


Figure 7. Carte de l'Amérique du Nord et des régions biogéographiques établies par Tedford (1987) (modifié d'après Janis et al. 2008). CA : Amérique centrale ; CC : Côte californienne ; CE : Région centrale de l'Est ; CP : Grandes plaines centrales ; EM : Région marine de l'Est ; GC : Côte du golfe du Mexique ; HA : Hautes altitudes ; NB : Nord du Grand Bassin ; NC : Côte nord-est ; NP : Nord des grandes plaines ; PN : Région nord-ouest et côte pacifique ; SB : Sud du Grand Bassin ; SP : Sud des grandes plaines ; WM : Région marine de l'Ouest.

possible d'exploiter cette source d'information unique afin de caractériser les patrons de distributions (Davis 2005) et d'observer les fluctuations temporelles et spatiales de plusieurs dimensions de la biodiversité telles que la diversité taxinomique (Alroy 1996 ; Alroy et al. 2000), la disparité (Jernvall et al. 1996 ; Alroy 1999), la diversité d'habitus (Krause 1986) ou encore la diversité phylogénétique (Purvis et al. 2000 ; Fritz & Purvis 2010 ; Davies & Buckley 2011). L'observation de ces variations spatio-temporelles de biodiversité peut être réalisée à différentes échelles (locale, régionale et continentale) et pour différents assemblages écologiques ou taxinomiques (communautés, metacommunautés, guildes trophiques, groupes de taille, espèces, genres, familles, etc…). Finalement, à l'aide de cette base de données dont la construction est détaillée dans le Chapitre 1.V, deux axes de recherche principaux ont pu être développés dans le cadre de ce travail, à l'interface entre macroévolution et macroécologie en temps profond :

- le premier (Chapitres 2) s'enracine dans une problématique centrale en macroévolution, bien que restée étonnamment peu étudiée à ce jour : l'impact de l'organisation chronologique des informations paléontologiques dans un système biozonal discret sur la reconstruction de séries

temporelles de diversité et de taux d'évolution (apparitions et extinctions) ;

- le second aborde (Chapitre 3) une des principales questions macroécologiques discutées durant ces 15 dernières année : comment caractériser a posteriori, sur la base de données échantillonnées d'occurrences taxinomiques, la part relative des processus d'assemblage par la niche et par la dispersion dans la construction et le maintien de communautés et métacommunautés ?

A. Comment l'intégration de données paléontologiques au sein d'une biozonation discrète affecte-t-elle le signal de variation temporelle de diversité taxinomique ? (Chapitre 2)

A partir de la fin des années 1970, le registre fossile marin a été utilisé afin de retracer les fluctuations de diversité taxinomique au cours des temps géologiques (Fig. 2 ; Raup 1972, 1991 ; Sepkoski 1978, 1993 ; Sepkoski et al. 1981, 2002 ; Raup & Sepkoski 1982 ; Alroy et al. 2008). Les conclusions tirées de ces études mirent en lumière l'existence de plusieurs grandes crises du vivant entrainant la disparition de la majorité des espèces alors existantes (Raup & Sepkoski 1982). En parallèle de la publication de ces analyses quantitatives du registre fossile, une étude critique de ces approches fut développée (Raup 1976 ; Koch 1978 ; Signor & Lipps 1982 ; Benton 2003 ; Alroy et al. 2008, 2010). Celle-ci mit en exergue les nombreux biais de différentes natures qui affectent le registre fossile, tels que la préservation différentielle des roches et des fossiles à travers le temps (Foote 2001 ; Smith et al. 2001 ; Crampton et al. 2003), ou le nombre de spécialistes et de systématiciens différents par groupes taxinomique et par époque (Alroy et al. 2008 ; Benton 2010 ; Benton et al. 2011), générant de fortes hétérogénéité dans l'intensité d'échantillonnage et la complétude du registre fossile en résultant.

La reconstruction d'un signal de variation temporelle de la biodiversité à partir du registre fossile requiert un simple comptage des taxons présents au sein de chacune des unités temporelles successives segmentant la durée totale couverte par le registre exploré. Ces unités ou biozones sont établies afin d'optimiser les possibilités et la fiabilité des corrélations temporelles (Oppel 1856-1858 ; Buckman 1893 ; Cope 1993, 1994) entre gisements fossilifères, dans la plupart des cas à des échelles géographiques continentales/océaniques à globales. Ainsi, les biozones sont délimités à l'aide d'événements globaux (apparitions, extinctions ou coexistences de taxons ; Fig. 8 ; Harland 1976 ; Hedberg 1976; Cope 1993, 1994; Rey 1997; Woodburne 2012) qui affectent des taxons-indices idéalement abondants et cosmopolites (e.g., les ammonoïdes et les foraminifères pour les registres marins, les rongeurs et les pollens d'angiospermes sur les continents). Cette segmentation, ou discrétisation du temps, va artificiellement augmenter les longévités des taxons ; elle va surtout affecter l'âge exact d'apparition et de disparition des taxons au sein du registre fossile (Fig. 9). En effet, Au terme de l'intégration des données paléontologiques au sein d'une biozonation, l'âge d'apparition d'un taxon sera assimilé à la limite inférieure (ou « plancher ») de la biozone la plus ancienne où il est enregistré, et inversement son âge d'extinction sera assimilé à la limite supérieure

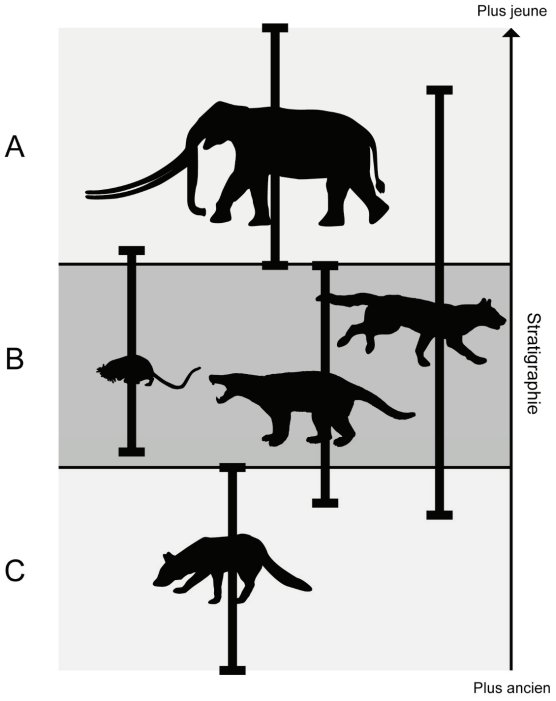


Figure 8. Schéma illustrant différents types de biozones. A et C : Zone d'extension (définit par l'apparition et/ou la disparition d'un taxon spécifique) ; B : Zone d'association (définit par la coexistence de plusieurs taxons spécifiques)

(ou « toit ») de la dernière biozone où il est enregistré.

Dans cette première étude (Gibert & Escarguel accepté), des courbes de variation en temps continu de la diversité (richesse taxinmoqies et taux d'apparition et d'extinction) sont simulées informatiquement. Ces courbes en temps continu sont ensuite discrétisées à l'aide d'une échelle chronostratigraphique. L'effet de la discrétisation temporelle sur la forme originale du signal de diversité en temps continu est ensuite analysé (corrélation entre le signal original et le signal discrétisé, ratio entre le signal original et le signal discrétisé) en fonction du registre fossile étudié. Un vaste spectre de registres fossiles différents est simulé en faisant varier plusieurs paramètres de contrôles comme la durée moyenne des biozones, la longévité moyenne des taxons ou le nombre total de taxon simulé. Enfin, l'effet positif d'un algorithme développé afin de corriger les distorsions engendrées par la discrétisation du registre fossile est décrit et discuté. Cet algorithme est accessible sous forme d'une fonction R à l'adresse suivante : DRYAD - Annexe 2-

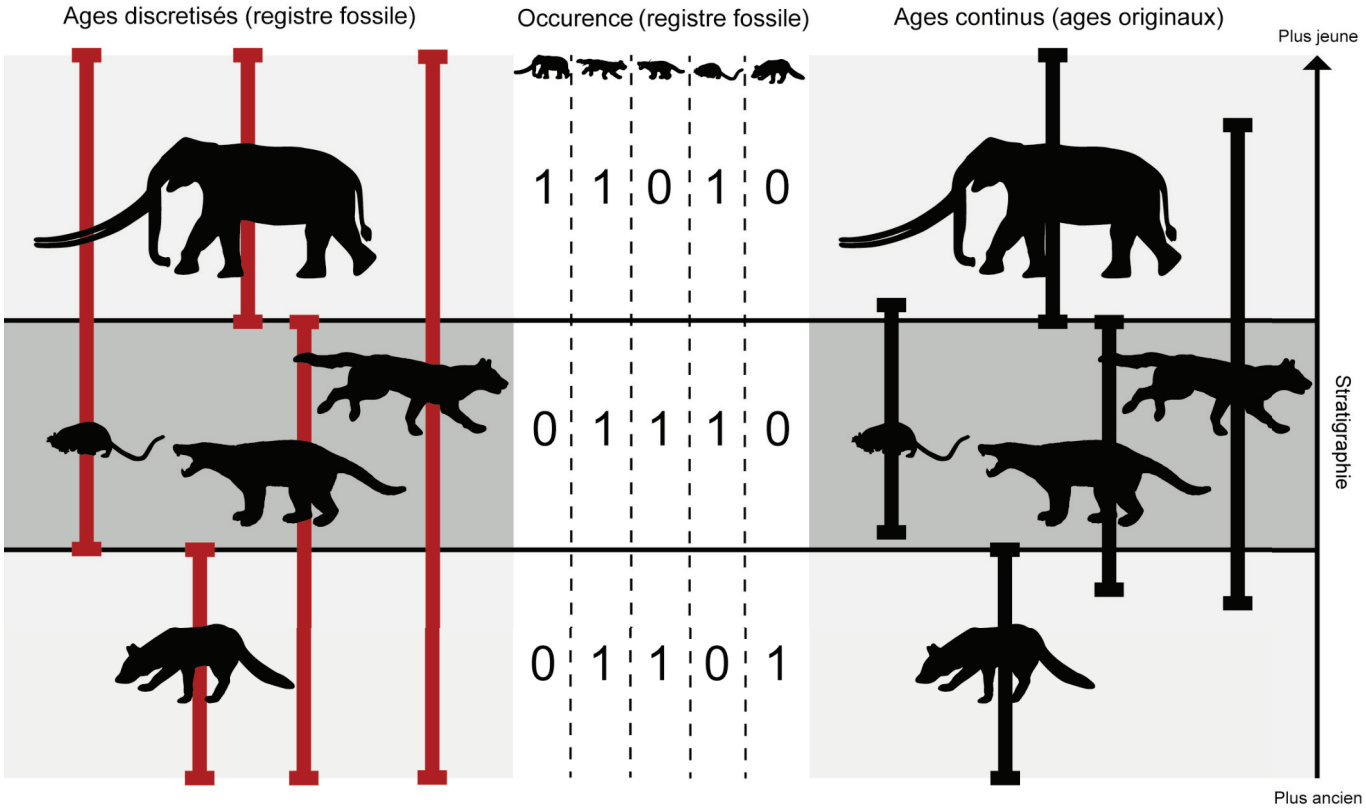


Figure 9. Schéma illustrant l'effet de la discrétisation des longévités au sein du registre fossile. Les barres noires représentent les longévités réelles, en temps continue. Les barres rouges représentent les longévités discrétisés au soin du registre fossile. 0 : absence ; 1 : présence.

B. Processus d'assemblage par la niche et par la dispersion : quelles parts relatives dans les dynamiques d'assemblage des (méta)communautés de mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord ?

Jusqu'à la publication de MacArthur et Wilson (1963), la théorie des niches écologiques servait de base pour expliquer la formation des assemblages d'espèces dans la nature. Si la répartition géographique de chaque espèce dépend de sa niche écologique, alors la composition des assemblages d'espèces est elle aussi contrainte par l'étendue (« niche breadth ») et le taux de recouvrement (« niche overlap ») des niches écologiques entre et au sein des écosystèmes (Colwell & Futuyma 1971 ; Pianka 1974, 1981). Contribuant à la vigueur de cette théorie, de nombreuses hypothèses furent formulées afin d'expliquer la coexistence de deux ou plusieurs espèces (Tilman 1982 ; Chase & Leibold 2003) et les conséquences de cette coexistence sur les niches écologiques réalisées des espèces (Miller 1967 ; Pianka 1981 ; Chesson 2000).

Une seconde théorie va émerger à partir de la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur & Wilson (1963, 1967). Cette fois-ci, ce ne sont plus les caractéristiques intrinsèques de l'environnement et des espèces ainsi que les interactions entre espèces qui vont déterminer leur répartition et donc la composition des assemblages, mais uniquement la probabilité de dispersion (distance île ↔ source) et d'extinction (surface de l'île) des espèces, maintenant le nombre d'espèces N vivant sur l'île autour d'un équilibre dynamique est ultimement contrôlé par le taux de colonisation de l'île (= immigration réussie, inversement dépendant de N) (Fig. 4). Ce nouveau paradigme neutraliste sera approfondi et formalisé par Hubbell (2001) sous le nom de dérive écologique (« ecological drift »). Ce nouveau concept, s'inspirant de la dérive génétique (Kimura 1968), permet de prédire de nombreuses relations déjà bien connues comme les distribution d'abondance des espèces (Järvinen & Sammalisto 1976 ; Brown 1984 ; Gaston 1996 ; Gaston et al. 1997 ; Bell 2001) ou la relation aire-espèce (Preston 1960, 1962 ; Simberloff 1972 ; Connor & McCoy 1979 ; Gaston 1994 ; Bell 2001), en invoquant uniquement la dispersion ainsi que les apparitions et extinctions aléatoires d'individus équivalents en termes de sélection naturelle (neutralisme). Ces deux paradigmes, souvent opposés dans la littérature (Hubbell 2001), sont aujourd'hui conçus comme les deux extrémités d'un gradient d'explications de la distribution des espèces et de la constitution des assemblages (Tilman 2004 ; Bell 2005 ; Adler et al. 2007 ; Mouillot et al. 2007 ; Chase & Myers 2011 ; Chust et al. 2013 ; Rominger et al. 2015).

Dans cette seconde étude (Gibert & Escarguel, à soumettre), un nouvel outil analytique est développé à partir de la méthode SIMPER (Clarke 1993) afin de déterminer quel processus (interactions issues des niches écologiques et/ou dispersion aléatoire des individus) contrôle au premier ordre la composition d'assemblages taxinomiques (Chapitre 3). Utilisée dans un premier temps afin d'analyser et comparer des assemblages de mammifères nord-américains au cours de deux intervalles temporels fortement échantillonnées et climatiquement et environnementalement bien contrastées : le Barstovien (Miocène moyen, 16-13,6 M.a.) et le Blancien (Pliocène-Pléistocène inférieur, 4,8-1,9 Ma) (Woodburne

2012), ce nouvel outil appelé « PER-SIMPER » est ensuite appliqué à l'ensemble de la base de données, biochron après biochron (Chapitre 3.IV.C).

Chapitre 1 : Le Cénozoïque nord-américain

La base de données analysée dans ce travail est constituée des informations de présence de l'ensemble des espèces fossiles de mammifères terrestres nord-américains (Fig. 7) du Cénozoïque décrites et compilées au sein de deux ouvrages de référence (Janis et al. 1998, 2008), organisées dynamiquement au sein d'un Système d'Information Géographique (SIG) développé sous FileMaker Pro 13 (Annexe numérique 1). Dans ce chapitre, le contexte temporel puis le contexte évolutif des taxons et des environnements sont développés. Ces informations fournissent le cadre à la construction des hypothèses et à la formulation des interprétations présentées aux chapitres 2 et 3.

I. Contexte temporel et biochronologique NALMA - North American Land Mammal Ages

L'intervalle temporel couvert par la base de données exploitée dans ce Mémoire est une longue période de l'histoire des écosystèmes terrestres, même à l'échelle des temps géologiques. En effet, l'évolution des mammifères va être illustrée sur la quasi-intégralité du Cénozoïque. Cette ère géologique débute à la crise Crétacé-Paléogène, il y a 66 millions d'années (Renne et al. 2013), et s'étend jusqu'à nos jours (Cohen et al. 2013 ; Lewis & Maslin 2015). Elle est entre autre caractérisée par la radiation des mammifères (Kurten 1971). En effet le Cénozoïque est l'ère qui voit les mammifères prendre l'importance qu'ils occupent aujourd'hui dans les écosystèmes (Kurten 1971 ; Alroy 1998 ; Hartenberger 2001 ; Rose & Archibald 2005 ; Bininda-Emonds 2007) . Leur nombre, leurs formes et leurs rôles écologiques (MacFadden 1994 ; Alroy 1996, 2000 ; Blois & Hadly 2009 ; Smith et al. 2010) vont se multiplier sur une Terre vidée d'une partie de ses anciens occupant, les dinosaures non aviens (Fastovsky & Sheehan 2005 ; Xing et al. 2016).

Les ouvrages de référence de Janis et al. (1998, 2008) utilisés comme point de départ taxinomiquement homogène à la construction de la base de données ne s'étendent pas sur l'intégralité du Cénozoïque. La description des occurrences des mammifères au sein des localités fossilifères débute après la crise Crétacé-Paléogène et s'étend jusqu'au début du Pléistocène (Blancien supérieur-Irvingtonien inférieur ; ~1.75 Ma dans l'échelle biochronologique de référence des mammifères tertiaires nord-américains). Cette échelle biochronologique, nommée échelle « NALMA » pour « North American Land Mammal Ages » (Fig. 10 ; Woodburne 2012), est, comme toute échelle biochronologique, utilisée pour corréler temporellement les différentes formations et localités fossilifères décrites par les paléontologues à l'échelle continentale (Archibald et al. 1987 ; Maas et al. 1995 ; Janis et al. 1998, 2008 ; Barnosky et al. 2002 ; Woodburne et al. 2009).

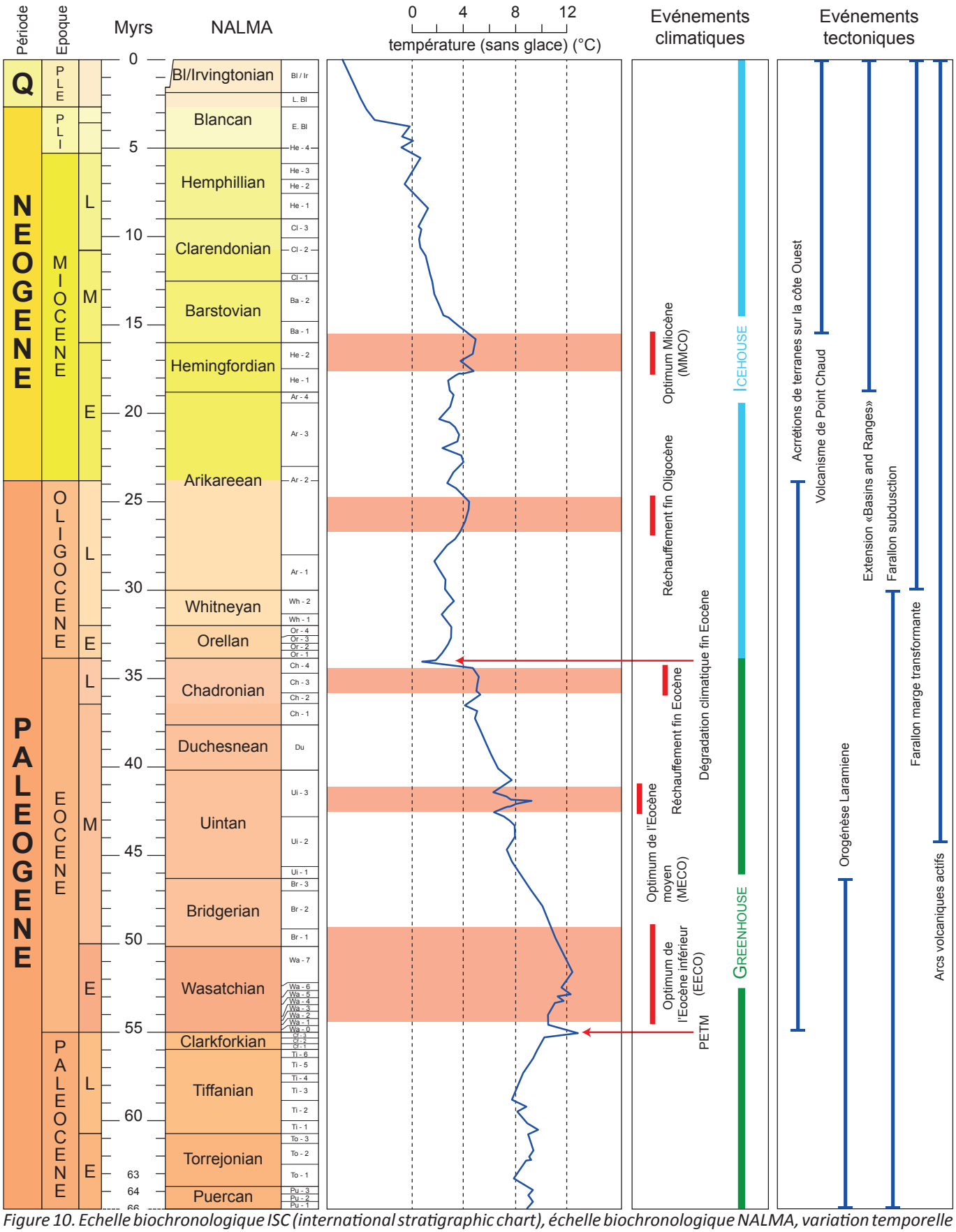


Figure 10. Echelle biochronologique ISC (international stratigraphic chart), échelle biochronologique NALMA, variation temporelle des paléotempératures moyenne calculées à partir des isotopes de l'oxygène et événements climatiques et tectoniques majeurs (modifié d'après Zachos et al. 2008 ; Woodburne 2012 ; Cohen et al. 2016). PETM : Maximum thermique de la limite Paléocène-Eocène ; EECO ; Early Eocene Climatic Optimum ; MECO : Middle Eocene Climatic Optimum ; MMCO : Middle Miocene Climatic Optimum

En paléontologie, la construction d'échelles biochronostratgraphiques est une nécessité afin de dater et comparer temporellement des fossiles découverts dans différentes localités (Smith 1816 ; d'Orbigny 1842-1849 ; Oppel 1856-1858 ; Cope 1980a, 1980b, 1993, 1994). Ces échelles sont constituées d'unités biostratigraphiques discrètes et consécutives, indépendantes d'autres unités stratigraphiques (par exemple, litho- ou chemio-stratigraphiques), appelées biozones. Leurs limites inférieures (planchers) ou supérieures (toits) sont définies à partir d'événements biotiques globaux, comme par exemple l'apparition ou la disparition d'un (« Zone d'extension ou Taxon-range zones » ; Fig. 8a et 8c) ou de plusieurs taxons (« Zone d'extension concomitante ou Concurrent-range Zones ») ; l'apparition ou l'existence d'un nouveau « segment » d'une lignée anagénétique (« Zone de lignage ou Lineage Zones ») ; la présence en abondance d'un taxon (« Zone d'abondance ») ; la coexistence de plusieurs taxons (« Zone d'association » ; Fig. 8b) ; enfin une biozone peut aussi être définit comme une unité comprise entre deux autres biozones (« Zone d'intervalle ») (Hedberg 1976 ; Cope 1993, 1994 ; Rey 1997 ; Woodburne 2012). Dans un second temps, quelle que soit la méthode utilisée afin d'établir les limites (début et fin) de ces biozones, celles-ci sont dans la mesure du possible datées de façon absolue, contraignant alors la datation relative des gisements dans un cadre chronologiquement daté. Dans le cadre de l'échelle NALMA, les limites des biozones sont principalement établies à partir de la coexistence observée de 3 taxons ou plus ; ce sont des biozones d'assemblage. Par exemple, le Barstovien 1 (Ba1) se caractérise par l'apparition et la coexistence du genre Plithocyon avec le genre Zygolophodon qui disparaitra pendant cet intervalle. La coexistence des rongeurs Perognathus, Peridiomys et Mojavemys caractérise aussi l'intervalle Ba1, au côté des canidés Cynarctus et Paratomarctus ainsi que d'une dizaine d'autres taxons d'équidés, de pécaris et de camélidés (Woodburne 2012). Les âges absolues obtenus pour le début et la fin du Barstovien (16.3 Ma et 13.6 Ma, respectivement) et de leurs sous-divisions sont des âges radiométriques établies à partir de mesures de concentrations relatives des rapport isotopiques $^{40}K/^{40}Ar$ et $^{40}Ar/^{39}Ar$ sur des tuffs et des cendres volcaniques.

Que ce soit dans le cadre des mammifères nord-américains ou dans celui de tout autre faune terrestre (Legendre et al. 1997 ; Franzen 2005), la nature lacunaire de la sédimentation continentalle en comparaison des séries sédimentaires marines plus continues, va faire de la construction des corrélations entre gisements une tâche à la fois ardue et nécessaire pour l'interprétation de l'histoire des mammifères. La base de données ainsi que les études décrites dans le reste du manuscrit se basent sur l'échelle biochronologique NALMA et son découpage le plus fin (la sous-division du biochron, ex : Ba1 ; Fig. 10). La seconde étude présentée dans le Chapitre 3 se concentre notamment sur deux biochrons en particulier : le Barstovien au Miocène et le Blancien au Pliocène/Pléistocène (Fig. 10).

II. Contexte paleogéographique et tectonique

La partie qui suit présente un résumé de l'évolution géographique et tectonique de l'Amérique du Nord durant le Cénozoïque, nécessaire à la discussion des résultats du Chapitre 3.

A. Paléogène

L'évolution de la paléogéographie nord-américaine au Paléocène (66-56 Ma) s'inscrit dans la continuité d'événements débutés au Mézosoïque (Janis et al. 1998 ; Prothero 1998). Le mouvement de la plaque Farallon, suivant celui de la plaque Kula au Mésozoïque (Fig. 11A), est responsable de la majeure partie des événements tectoniques que connaitra le continent nord-américain au Cénozoïque, depuis la surrection des Rocheuses séparant les Grandes Plaines de la côte Ouest (Fig. 11B ; Fig. 7 : NP, CP, SP) jusqu'à l'extension de la région des Grands Bassins (Fig. 11 ; Fig. 7 : NB, SB) (Bird 2002 ; Schellart et al. 2010). Durant le Paléocène, la seule région animée d'une importante activité tectonique est la partie Ouest des grandes plaines américaines. L'orogénèse laramienne succédant aux orogénèses mésozoïques (Sevier et Nevada) continue d'ériger les montagnes Rocheuses parcourant l'Amérique du Nord, des Grandes Plaines Centrales

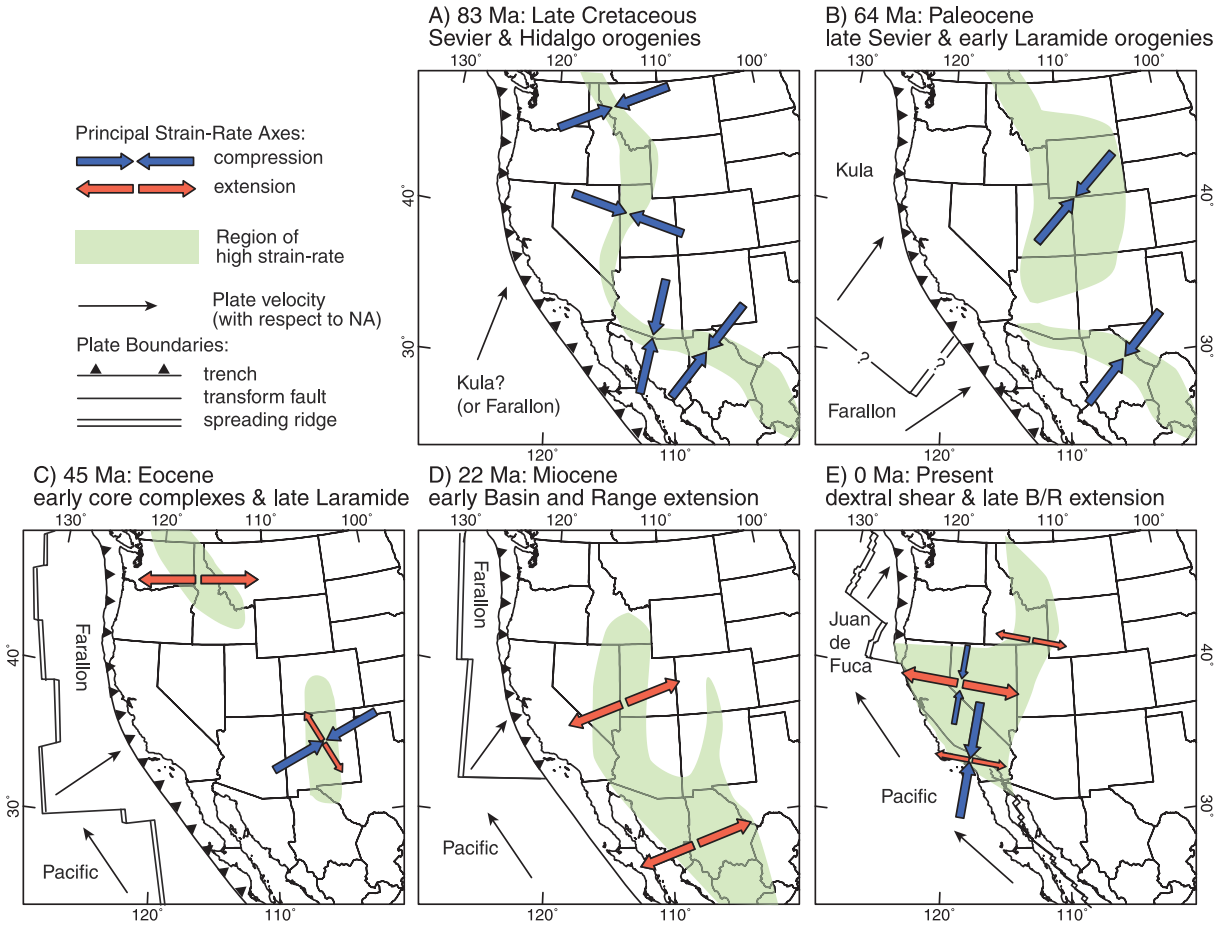


Figure 11. Schéma explicatif de l'activité tectonique en Amérique du Nord lié à la subduction de la plaque Kula, puis Farallon et Pacifique sous la plaque Nord-Américaine, du Crétacé supérieur (Campanien) à aujourd'hui (modifié d'après Bird 2002). B/R : Région «Basin & Range»

(CP) à l'Ouest du Canada (Fig. 11 ; Bird 1988 ; Bird 2002 ; Schellart et al. 2010). Les dernières traces de la grande mer épicontinentale intérieure « Western Interior Seaway » couvrent encore une majorité du Montana et du Dakota du Nord (Cherven & Jacob 1985 ; Dickinson et al. 1988) au tout début du Paléocène (Fig. 12). Vers 60 Ma, celle-ci s'est totalement retirée (Prothero 1998 ; Graham 1999 ; Woodburne 2012). Au Paléocène, la côte Ouest est encore parsemée de nombreux bassins marins et d'îles isolées, la côte actuelle étant constituée de terranes non accrétés (Prothero 1998). Enfin, la côte Est étant une marge passive, le reste du continent américain est tectoniquement stable durant le Paléocène.

L'Eocène est une période de stabilité tectonique en Amérique du Nord. L'orogénèse laramienne continue mais l'écran formé par la plaque Farallon sous la plaque nord-américaine disparaît et l'activité d'arc interrompue à la fin du Maastrichtien reprend le long de la côte Ouest (Lipman et al. 1972 ; Geist & Richards 1993 ; Prothero 1998), comme en témoignent les dépôts éruptifs des formations Clarno, Challis

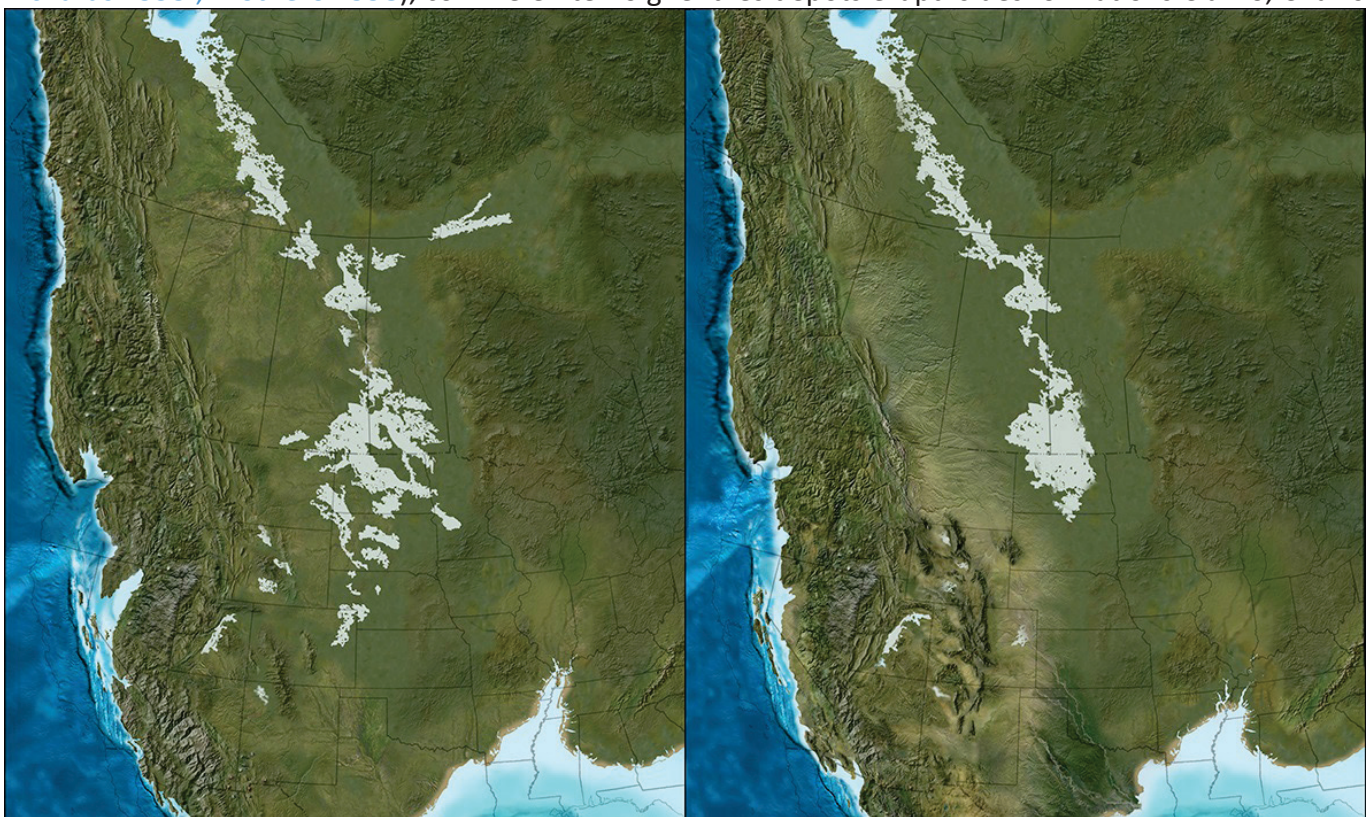


Figure 12. Carte de la grande mer épicontinentale de l'Ouest : A gauche au Maastrichtien supérieur (~67 Ma.) ; A droite : Carte de la grande mer à la limite Crétacé/Paléogène (~66 Ma.) (d'après les travaux de Ron Blakey : http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/)

et Absaroka (respectivement en Oregon, en Idaho et au Wyoming). Tandis que la plaque Farallon s'enfonce sous la côté Ouest, son slab (partie de la lithosphère océanique engagée dans une subduction) amincit débute une phase de roll-back (le slab s'enfonce avec un angle de plus en plus élevé et se détache de la plaque sous laquelle il est engagé) qui s'intensifie au cours du Cénozoïque. Ce phénomène va entrainer au Miocène l'ouverture des grands bassins ou «Basin and Range» (Fig. 13 ; Schellart et al. 2010). Hormis la reprise de l'activité volcanique et la poursuite de l'orogénèse laramienne, les températures moyennes élevées de l'Eocène vont provoquer la montée du niveau marin et l'immersion du Golfe du Mexique et de

la côte Est (Prothero 1998 ; Zachos et al. 2008).

Au cours de l'Oligocène, le refroidissement global marqué débuté à la transition Eocène/Oligocène va provoquer le phénomène inverse : le Golfe du Mexique et la côte Est seront alors à nouveau émergés et pourront s'éroder (Olsson et al. 1980 ; Galloway et al. 1991). Le long de la côte Ouest le volcanisme d'arc débuté à la fin de l'Eocène continue durant l'Oligocène. L'activité volcanique sera parfois très violente, comme dans les Needles Ranges où des coulées se superposent au fil du temps sur plus de 35 000 km² entre les grandes plaines (Fig. 7 : CP, NP, SP) et les grands bassins (Fig. 7 : NB, SB) (Armstrong et al. 1969

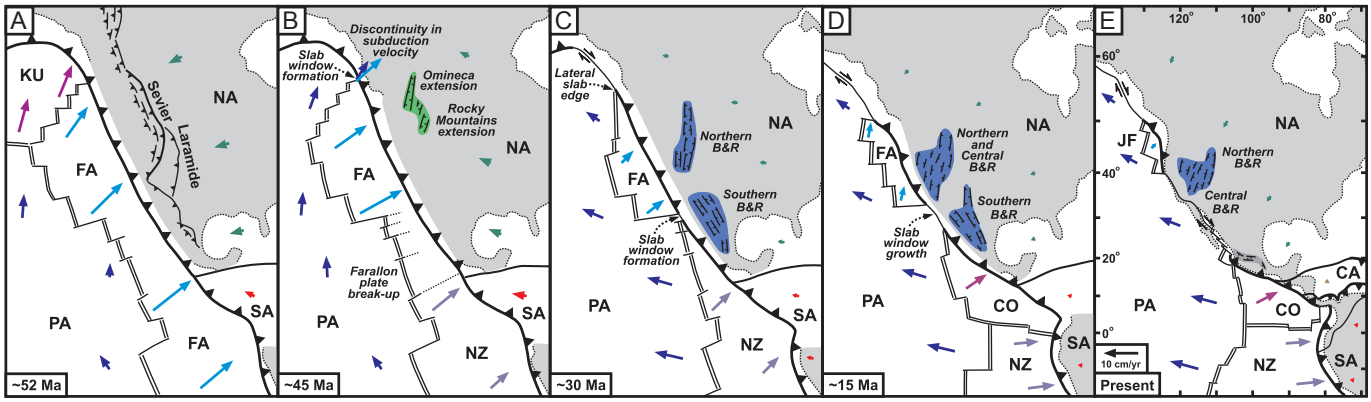


Figure 13. Schéma explicatif de l'activité tectonique en Amérique du Nord lié à la subduction de la plaque Kula, puis Farallon et Pacifique sous la plaque Nord-Américaine, de l'Eocène inférieur à aujourd'hui (modifié d'après Schellart et al. 2010). Abréviations (plaque tectonique) : PA : Pacifique ; FA : Farallon ; KU : Kula ; NA : nord-américaine ; SA : sud-américaine ; NZ : Nazca ; CO : Cocos ; CA : Caraïbes. B&R : Bassin & Ranges.

; Lipman et al. 1972 ; Snyder et al. 1976). Vers 30 Ma, la ride séparant la plaque pacifique et la plaque Farallon subducte sous la plaque nord-américaine (Fig. 13). A cette période, la côte ouest-américaine devient une marge transformante (Atwater 1970 ; Dickinson & Snyder 1979) et la faille de San Andreas commence à modifier la paléogéographie californienne. Ces mouvements coulissants du Sud vers le Nord vont entrainer des terranes comme le bloc Salinien : initialement proche du Golfe du Mexique, ce terrane sera déplacé jusqu'au sud-ouest des Etats-Unis (Luyendyk et al. 1980 ; Beck 1983 ; Luyendyk 1991). La faille de San Andreas constitue encore aujourd'hui une des principales zones d'activité sismique du Globe (Sieh 1978).

B. Néogène

Au Miocène (vers 17 Ma), le roll-back du slab de la plaque Farallon, initié à l'Eocène, s'intensifie et va permettre l'extension d'une partie de la plaque nord-américaine (Figs. 11D, 13D). Au sud-ouest, le Grand Bassin commence son ouverture (Nolan 1943 ; Stewart 1971 ; Eaton 1980, 1982). Le roll-back du slab et le retrait de la fosse va étirer la lithosphère sous le Grand Bassin, d'abord au Sud au cours du Miocène moyen, puis au Nord vers 8 Ma, (Fig. 11, 13, Schellart et al. 2010). Cet amincissement de la lithosphère est précédé d'une très forte activité volcanique (Eaton 1980, 1982), comme en témoignent les épanchements basaltiques à l'Est de la Sierra Nevada (Guffanti & Weaver 1988). Au cours de l'ouverture du Grand Bassin, des séries de horsts et grabens orientées Nord-Sud entaillent la région (Stewart 1971).

Ces structures seront comparées à « une armée de chenille marchant vers Mexico » par le géographe Clarence Dutton (Prothero 1998).

L'autre événement majeur du Miocène nord-américain est le volcanisme de point chaud aujourd'hui encore actif à Yellowstone. Des éruptions à l'Est de l'Oregon et de l'état de Washington vont déverser d'importantes quantités de lave en 3,5 millions d'années sur une surface de 300.000 km² (Waters 1961 ; Prothero 1998). Certaines vallées enregistrent 4000 m d'épaisseur de basalte. Entre chaque éruption, des sols se reforment et la flore se réinstalle, comme en témoignent les forêts pétrifiées de l'état de Washington (Beck 1945 ; Borgardt & Pigg 1999). Ce volcanisme est responsable de nombreuses formations basaltiques, comme celle de la rivière Columbia (Miocène) ou les écoulements de la rivière Snake (Pliocène).

La dérive à l'Ouest de la plaque nord-américaine entraine un mouvement relatif du point chaud vers l'Est, le situant actuellement dans le parc national de Yellowstone (Suppe et al. 1975 ; Geist & Richards 1993). Enfin, il y a 2,7 Ma (Stehli & Webb 1985 ; Webb 2006 ; Cody et al. 2010 ; Woodburne 2010, 2012), à la fin du Blancien, l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud cessent d'être isolées lorsque l'isthme de Panama émerge. Ce phénomène permet alors aux faunes des deux Amériques de migrer vers de nouveaux territoires. Une étude de Willis & Davis (2015) repousse la formation de l'isthme au Miocène moyen (12~15 Ma) sans pour autant contester la datation à 3 Ma pour le grand échange interaméricain. La dispersion des espèces est donc encore limitée par la configuration géographique de l'isthme au Miocène mais deviendra propice à la migration 10 m.a. plus tard, comme en témoignent les échanges limités de flores et de faunes datés du Miocène (Weir & Bermingham 2009 ; Willis et al. 2013).

Finalement, à l'échelle du Cénozoïque, deux événements tectoniques majeurs vont potentiellement affecter la dynamique évolutive et écologique à grande échelle des faunes de mammifères d'Amérique du Nord : (1) la surrection des Rocheuses : Crétacé-Eocène inférieur (Barnosky & Shabel 2005 ; Cushman & Landguth 2012) et (2) l'ouverture du Grand Bassin : Miocène moyen-Quaternaire (Davis 2005 ; Waltari and Guralnick 2009). Ces deux évènements résultent de la subduction de la plaque Farallon sous la plaque nord-américaine.

III. Contexte paléoclimatique et environnemental

A. Contexte à grande échelle temporelle et spatiale

Sur le long terme des temps géologiques, l'histoire de la Terre et de son climat est celle d'une planète chaude, aux températures moyennes bien plus élevées que de nos jours. Ce climat global que l'on nomme greenhouse (pour « effet de serre ») est caractérisé par des concentrations en CO_2 atmosphérique très élevées (Hawort et al. 2005 ; Kent & Muttoni 2013). Seulement trois fois dans son histoire (Hoffman & Schrag 2000 ; Smith & Pickering 2003), il y a 2,5-2,1 Ga, 800-630 Ma et 320-280 Ma, la Terre a connu des

intervalles froids appelés icehouse en raison de la présence de glace sur une large partie des continents. Depuis 34 millions d'années, à la suite du refroidissement à la transition Eocène/Oligocène, la Terre connait sa quatrième période de glaciation (Zachos et al. 2001, 2008).

A l'échelle du Cénozoïque, l'histoire climatique des 66 derniers millions d'années est celle du passage d'un climat chaud et humide (greenhouse) hérité du Mésozoïque – parfois entrecoupé de brèves phases de glaciations - (Hallam 1985 ; Prothero 1998 ; Zachos et al. 2001, 2008 ; Royer et al. 2004 ; Fletcher et al. 2008) à celui d'un climat froid et aride (icehouse) à partir de l'Oligocène (Berggren & Prothero 1992 ; Zachos et al. 2001 ; Jenkyns 2003). Ce refroidissement débute après l'Optimum climatique éocène (Fig. 10) lorsque le sous-continent indien entre dans sa première phase de collision avec la plaque eurasiatique, il y a 50 Ma (Powell & Conaghan 1973 ; Ali & Aitchison 2008). Avant cette collision, la limite entre la plaque indienne et eurasiatique est une zone de subduction responsable d'un fort enrichissement de l'atmosphère en CO_2. En effet, la croute océanique téthysienne était recouverte d'une épaisseur importante de sédiments riches en carbonates. Ces derniers se sont déposés durant la migration du continent indien à travers la ceinture tropicale et furent recyclés lors de la subduction. Ce recyclage est responsable d'une forte émission de CO_2 dans l'atmosphère (Caldeira 1992 ; Kent & Muttoni 2008). Ce phénomène explique en partie les fortes températures de la première moitié du Paléogène (Caldeira 1992 ; Kent & Muttoni 2008 ; Zachos et al. 2008). L'érosion des épanchements basaltiques des Trapps du Deccan va à l'inverse séquestrer de grandes quantités de CO_2 et ainsi jouer un rôle majeur dans la mise en place du refroidissement au cours du Tertiaire (Dessert et al. 2001 ; Das et al. 2005).

La collision entre l'Inde et l'Asie met fin à la subduction et à une source majeure de CO_2 atmosphérique. Ainsi à la fin de l'optimum éocène, le refroidissement de la Terre commence (Fig. 10). Ce phénomène est amplifié par l'érosion des basaltes des Trapps du Deccan (Caldeira 1992 ; Kent & Muttoni 2008) et la surrection de la chaine himalayenne et des Andes (Caldeira 1992 ; Raymo & Ruddiman 1992). L'injection massive de silicates dans la circulation océanique augmente la productivité des consommateurs primaires siliceux (McGowran 1989 ; Berggren & Prothero 1992), diminuant d'autant la concentration en CO_2 atmosphérique par photosynthèse (Ruddiman et al. 1997). Ce phénomène de refroidissement global va connaitre une accélération à la limite Eocène/Oligocène avec l'ouverture d'un passage océanique entre l'Antarctique et le continent Australien (Détroit de Tasmanie), puis entre l'Antarctique et l'Amérique du Sud (passage de Drake). Un courant circumpolaire va alors se mettre en place autour du continent Antarctique, coupant ses anciens apports de chaleur océanique en provenance des basses latitudes de l'hémisphère Nord (Zachos et al. 2001 ; Smith & Pickering 2003 ; Scher & Martin 2008) et entrainant finalement la formation d'une calotte polaire équivalente à 50 % de la calotte actuelle dès le début de l'Oligocène (Hambrey et al. 1991).

La mise en place de cette calotte polaire marque le début d'une nouvelle phase de glaciation sur Terre. Néanmoins, ce résumé est une vision à très grande échelle temporelle, la présence de glace continentale étant déjà avérée en moindre quantité dès la fin de l'optimum Eocène (Berggren & Prothero

1992 ; Ehrmann & Mackensen 1992), et la Terre connaissant d'autres réchauffements durant ce nouvel intervalle glaciaire dès la fin de l'Oligocène et au Miocène moyen (Zachos et al. 2001, 2008).

B. Contexte à l'échelle régionale et événements climatiques ponctuels

Les études de macroévolution visant à relier les changements climatiques globaux avec des variations de différentes facettes de la biodiversités, comme la richesse taxinomique ou la disparité, échouent à découvrir une relation lorsque les échelles d'observations utilisées ne sont pas adaptées (Prothero 1992, 2012 ; Alroy 1996 ; Prothero & Heaton 1996 ; Alroy et al. 2000 ; Zachos et al. 2001, 2008 ; Escarguel et al. 2011). Par exemple un changement des températures globales, calculé à partir d'une courbe de $\delta^{18}O$, aura des conséquences hétérogènes au sein d'un même continent ; ainsi, la comparaison d'une courbe de paléotempérature globale avec celle de la diversité d'un continent entier ne pourra mener qu'à la conclusion qu'il n'existe pas de relation entre ces deux variables (Alroy et al. 2000). La description de l'évolution du climat et des environnements doit donc être réalisée à l'échelle d'unités géographiques climatiquement homogènes. Dans cette partie, l'évolution cénozoïque des climats et des flores des quatre grands ensembles climatiques nord-américains est détaillée. Seront distingués : (1) La côte Est et le Golfe du Mexique ; (2) La côte Ouest ; (3) Le Nord des régions à l'Est des Rocheuses ; (4) Le Sud des régions à l'Est des Rocheuses.

(i) Paléocène

Au Paléocène, les Grandes Plaines (Fig. 7 ; SP, CP, NP) et l'Est du continent (Fig. 7 : GC) sont couverts de vastes forêts tropicales et de marécages au sein d'un important système fluviatile (Tschudy 1973, 1975 ; Dickinson 1988 ; McClammer & Crabtree 1989 ; Crane et al. 1990 ; Johnson & Hickey 1990) où vivent une faune et une flore adaptées à ces environnements (Wing 1998). Au Nord du continent, au-delà de 50° de latitude, les forêts sont composées d'un mélange d'espèces sempervirentes et décidues (Smith et al. 1981) et elles sont dominées par des conifères comme le cyprès chauve (Taxiodaceae décidu) adaptés à l'ennoiement. Cette flore marécageuse s'étend jusqu'à la côte arctique (Wolfe 1985 ; Sweet & Braman 1992). Plus au Sud, on trouve essentiellement des palmiers, des fougères et des prêles (Brown 1962) ; les Taxodiaceae y sont moins nombreux et seule 1 à 2 % de la paléopalynoflore du registre fossile est constituée de conifères (Fleming & Pierce 1994). Durant la première moitié du Paleocène, la diversité de la flore va augmenter, puis diminuer au cours de la seconde moitié du Paléocène (Wing 1998). La grande mer épicontinentale (« Western Interior Seaway ») recouvrant la quasi-totalité des Grandes Plaines (Fig. 12) au Crétacé n'a pas encore totalement disparu au début du Paléocène (« Cannonball seaway »). Elle disparaitra définitivement 6 millions d'années après la crise Crétacé/Tertiaire (Wing 1998 ; Boyd & Lillegraven 2011). Après le retrait de la Cannonball seaway, ne persistent à l'Est des rocheuses que des lacs salés et des marécages (McGrew 1963 ; Flores 1981, 1983). A l'Ouest des Rocheuses, la flore constituée de fougères

et de palmiers présente une forte affinité avec celle du golfe du Mexique (Axelrod 1979 ; Gaponoff 1984).

Le maximum thermique à la limite Paléocène-Eocène (PETM ; Paleocene-Eocene Thermal Maximum) est le réchauffement climatique global le plus rapide et le plus intense du Cénozoïque (Wolfe 1978 ; Miller et al. 1987 ; Wing et al. 1991 ; Zachos et al. 2001, 2008). Ce dernier est responsable de la migration des zones floristiques vers le Nord. Il est associé à une augmentation de la diversité florale et à une diminution du gradient latitudinal de température et de la saisonnalité (Wing 1998). Durant 30 à 100 k.a. (Zachos et al. 2003, 2005, 2008) la Terre va retrouver des conditions climatiques au moins équivalentes à celles du Crétacé moyen (Fig. 10). En ~1000 ans, la température des eaux de surface va augmenter de 4°C à 5°C aux tropiques et de 9°C aux hautes latitudes (Zachos et al. 2003, 2005) tandis qu'en profondeur, cette augmentation est limitée à 5°C. Cette hausse importante et rapide des températures associée à une excursion négative majeure des isotopes stables de l'oxygène et du carbone (Zachos et al. 2008) est la conséquence du relargage de ~2.10^{12} m^3 de carbone dans l'atmosphère (Zachos et al. 2005). Afin d'expliquer cette injection massive de carbone, plusieurs hypothèses sont invoquées : un dégazage massif de la province ignée de l'Atlantique Nord (NIP ; Eldholm & Thomas 1993) ; la déstabilisation de réservoirs de méthanes péricontinentaux (Dickens et al. 1995, 1997) ; la présence de couches sédimentaires très enrichies en carbonates et en matière organique à l'aplomb d'une large province ignée (Svensen et al. 2004 ; Higgins & Schrag 2006) ; la combustion simultanée des tourbières mondiales durant 10 à 30 ka (Kurtz et al. 2003) ; l'impact d'un bolide extra-terrestre (Deming 1999 ; Cramer & Kent 2005) ; ou encore la respiration par des bactéries d'une mer épicontinentale asséchée (Higgins & Schrag 2006). Quelle que soit l'hypothèse retenue pour expliquer le PETM, cet événement climatique est avant tout extrêmement rapide et intense, voir même « instantané » à l'échelle des temps géologiques (ODP 690 ; Thomas et al. 2002). En outre, il va provoquer une acidification des océans et une remontée de la CCD (Profondeur de compensation des cabonates ; Zachos et al. 2005). Dans l'échelle biochronologique NALMA, la limite Paléocène-Eocène correspond à la limite Clarkforkian-Wasatchian ; le biochron suivant, nommé Wa-0 (d'une durée d'environ 100.000 ans), permet l'étude et la corrélation du PETM à travers l'ensemble des formations fossilifères nord-américaines (Fig. 10 ; Clyde & Gingerich 1998 ; Gingerich 2006 ; Smith et al. 2006 ; Janis et al. 2008).

(ii) Eocène

Au début de l'Eocène, le climat montre une tendance au réchauffement, et ce jusqu'à la fin de l'optimum climatique de l'Eocène inférieur (EECO ; Early Eocene Climatic Optimum) vers ~49 million d'années (Fig. 10 ; Zachos et al. 2008). Le Paléocène et la première partie de l'Eocène constituent donc, à l'échelle globale, une période chaude de l'histoire de la Terre. Comme expliqué plus haut (Chapitre 1.III), après l'EECO, la Terre débute un nouveau cycle de refroidissement qui atteint son paroxysme à la limite Eocène-Oligocène et se poursuit jusqu'à la période préindustrielle (Fig. 10). La distribution des flores, ou zones floristiques, va donc être modifiée en fonction de ces changements climatiques (Fig. 14). Jusqu'à

la fin de l'EECO, les forêts paratropicales de feuillus sempervirents sont installées jusqu'à 60° de latitude et les Taxodiaceae décidus sont retrouvés au-delà du cercle polaire, jusqu'aux îles Ellesmere et Heiberg (80° de Latitude ; Mckenna 1980 ; Wing 1998). Cette migration des distributions des espèces de feuillus sempervirents et décidus va permettre de nombreux échanges entre les flores de l'Asie, de l'Europe et de l'Amérique du Nord (Tiffney 1985). A l'Est, dans la région du Golfe du Mexique et du delta du Mississippi, la diversité taxinomique des assemblages augmente pendant la première partie de l'Eocène. Ces flores sont constituées de palmiers (Wing & Greenwood 1993) et de taxons subtropicaux ou tropophiles (Wolfe 1978, 1985). Après l'EECO, la diversité des assemblages va diminuer en parallèle de la diminution des températures moyennes (Frederiksen 1994 ; Zachos et al. 2008). Ainsi, des herbacées, des buissons et des taxons xérophytes (adaptés à l'aridité) vont faire leur apparition dans les paléopalynoflores observées (Frederiksen 1994). Du Nord au Sud des Grandes Plaines, ainsi que dans les régions montagneuses des Rocheuses, les assemblages floraux témoignent des mêmes changements au cours de l'Eocène. D'abord dominées par des Taxiodaceae, les plaines sont composées, comme au Paléocène, de marécages et de vastes systèmes fluviatiles au sein de forêts tropicales. Après l'EECO, un mélange de conifères et de feuillus s'installe dans les plaines du Montana (Becker 1966) alors que plus au Sud, dans le Wyoming, des pins et des taxons xérophytes font leur apparition (Wing 1998). A l'Est des Rocheuses, les changements des assemblages floraux ne sont pas dus uniquement au refroidissement global suivant l'EECO mais également à l'action couplée du refroidissement diminuant le niveau de précipitation global et de l'ombre pluviométrique mise en place par la surrection des Montagnes Rocheuses (Fig. 11A, 11B). Il en résulte une région (aujourd'hui composée du Montana, de l'Idaho, du Wyoming, du Colorado, de l'Utah, de l'Arizona et du Nouveau-Mexique ; SP, CP, NP ; Fig. 7) aride et sèche dont l'étude des paléosols permet de retracer l'évolution du climat. Les précipitations annuelles sont estimées à 1000 mm durant l'Eocène moyen (Duchesnean), entre 900 et 500 mm à l'Eocène terminal (Chadronian), et à 500 mm pendant l'Oligocène (Retallack 1992 ; Berggren & Prothero 1992). A titre de comparaison, l'Utah reçoit aujourd'hui environ 150 mm de précipitations par an, la région Lyonnaise ~500 mm et le Mexique ~758 mm (www.banquemondiale.org).

L'Eocène est l'époque géologique qui accueille la dernière transition climatique d'une Terre greenhouse vers une Terre icehouse (Berggren & Prothero 1992). Les flores d'Amérique du Nord vont mécaniquement être affectées par cette nouvelle tendance à l'aridification, mais au-delà de ce changement de tendance climatique global, l'Eocène connait trois événements climatiques majeurs : (1) un premier optimum climatique à l'Eocène inférieur entre le Wasatchien et le Bridgerien ; (2) un deuxième à l'Eocène moyen, au Uintien, nommé MECO (Middle Eocene Climatic Optimum) ; et (3) un refroidissement majeur à la limite Eocène-Oligocène.

Le réchauffement de l'Eocène inférieur (EECO), dure entre 5 et 6 m.a. et débute à partir de 54 Ma (Zachos et al. 2008). Cet optimum est associé à un très faible gradient latitudinal de températures et à une forte concentration de CO_2 dans l'atmosphère (Zachos et al. 2008). En effet, l'étude des stomates de Ginkgo dans une formation fossilifère du Canada révèle une pCO_2 deux fois supérieure à celle de l'aire

préindustrielle (Smith et al. 2010). Ce réchauffement, perçu comme la continuité du réchauffement Paléocène (Wing 1998), a été discuté dans de nombreuses études (Zachos et al. 2008 ; Thrasher & Sloan 2009 ; Huber & Caballero 2011 ; Hollis et al. 2012 ; Lunt et al. 2012) ; malgré cela, la cause première de

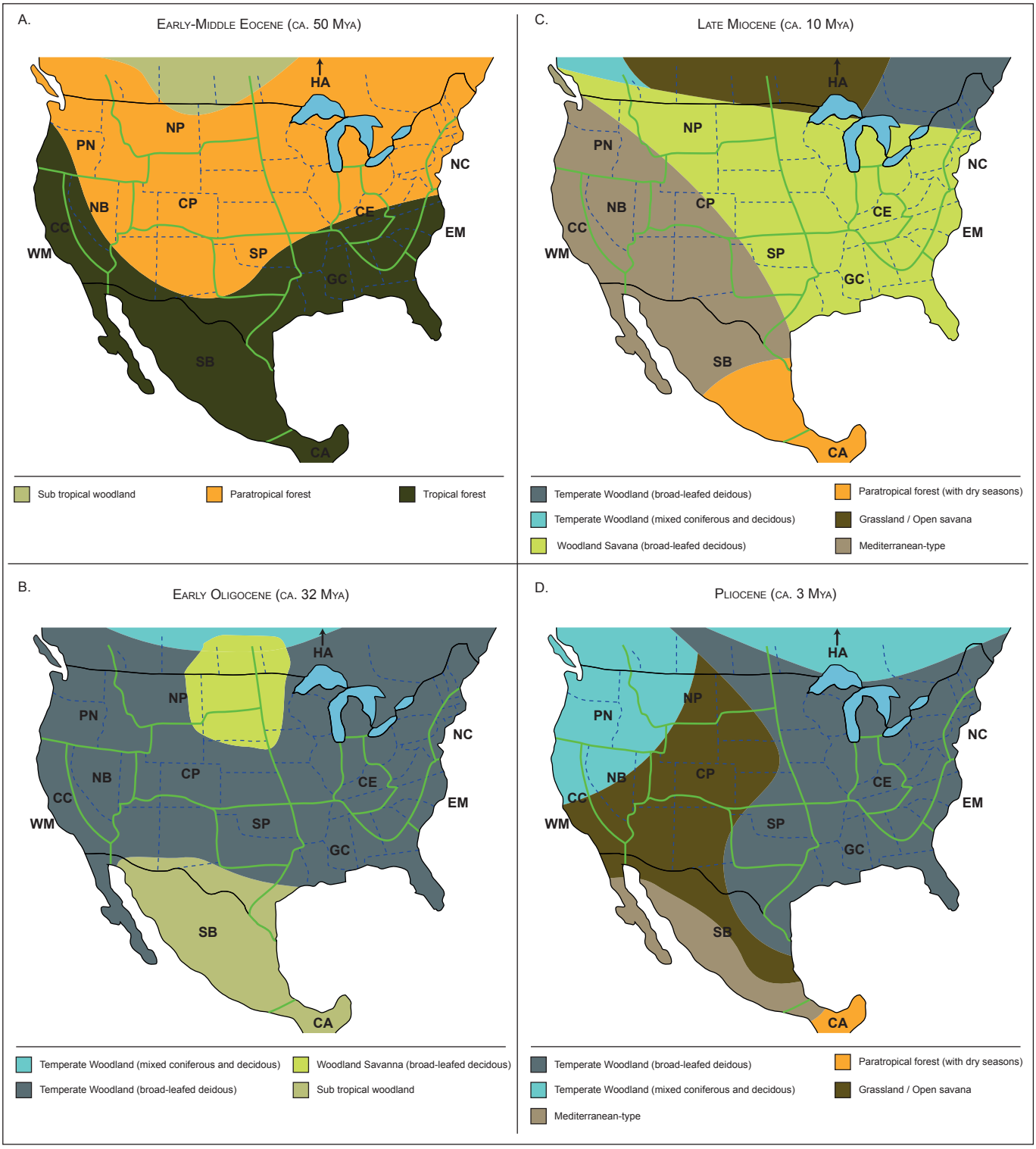


Figure 14. Evolution de la distribution des zones floristiques de l'Eocène au Pliocène (A, B, C modifié d'après Wolfe 1985 et Janis 1993 ; D modifié d'après Dowsett et al. 1999)

l'augmentation massive de la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère reste incertaine (Kent & Muttoni 2008 ; Hyland et al. 2013). Deux hypothèses s'affrontent pour expliquer le réchauffement continu et dégressif (Turner et al. 2014) de l'EECO : (1) l'injection d'un grand volume de méthane via la déstabilisation

de réservoirs péricontinentaux s'amenuisant au fil du temps, et (2) l'influence de paramètres orbitaux semblables à ceux contrôlant le réchauffant du Miocène moyen (Pälike et al. 2006 ; Holbourn et al. 2007).

Le second optimum climatique de l'Eocène (MECO) s'étend seulement sur 2 à 3 m.a., à partir de 43 Ma. Ce réchauffement estimé à ~4°C sur une durée de 600 ka interrompt la tendance au refroidissement débutée après l'EECO et est associé à une excursion négative du $\delta^{13}C$ de 1 ‰ datée à 41.5 Ma (Bohaty & Zachos 2003). Afin d'expliquer cet optimum climatique, plusieurs hypothèses ont été formulées. Cette fois-ci, le relargage de méthane épicontinental peut-être écarté car le réchauffement est relativement limité comparé à celui du PETM. Trois hypothèses peuvent alors expliquer une injection de gaz carbonique en plus faible quantité : (1) une augmentation de la vitesse d'écartement des plaques australienne et antarctique (Royer & Sandwell 1989 ; Bohaty & Zachos 2003) ; (2) une augmentation du volcanisme d'arc associée aux magnétochrons C20-C19 (46-41 Ma) ; (3) un pulse orogénique himalayen augmentant la quantité de CO_2 injecté dans l'atmosphère par métamorphisme des sédiments océaniques carbonatés lors de la subduction de la plaque indienne sous la plaque eurasiatique (Bohaty & Zachos 2003).

Enfin, à la limite Eocène-Oligocène, la tendance globale au refroidissement va être amplifiée par la mise en place du courant circumpolaire antarctique. Le continent centré sur le pôle Sud est désormais isolé de l'Amérique du Sud (passage de Drake), de l'Australie et de ses anciens apports en chaleur océanique (Zachos et al. 2001 ; Smith & Pickering 2003). Néanmoins, d'après DeConto & Pollard (2003), la mise en place du courant circumpolaire n'a joué qu'un rôle secondaire dans le refroidissement Eocène-Oligocène en comparaison de la baisse tendancielle du CO_2 atmosphérique débutée il y a 50 Ma lors de la collision entre les plaques indienne et asiatique (Chapitre 1.III.A). Dès le début de l'Oligocène, l'isolation de l'Antarctique couplée à la tendance à la baisse des températures globales démarrée à la fin de l'EECO va permettre la mise en place d'une calotte polaire équivalente à 50 % de la calotte actuelle (Hambrey et al. 1991). Cette calotte polaire va en retour stabiliser la Terre dans un climat icehouse.

(iii) Oligocène

A l'Oligocène, les assemblages floraux sont affectés par l'intense refroidissement initié à la limite Eocène/Oligocène (Wolfe 1978) qui augmente l'aridité et la saisonnalité des biotopes. Néanmoins, même si ce refroidissement est global, la réponse des assemblages floraux n'est pas homogène à l'échelle des différentes régions biogéographiques (Fig. 7 ; Wolfe 1978, 1992). Des changements radicaux sont visibles au Nord du continent nord-américain où les forêts tropicales et paratropicales sont remplacées par des forêts de conifères et d'espèces décidues. A l'inverse, les flores continentales les plus méridionales semblent moins affectées par ce changement rapide du climat (~ 1 Ma Wolfe 1987, 1992).

Le long de la côte Est et dans la région du Golfe du Mexique, une phase d'extinction mineure est observée au sein des assemblages floraux (Wolfe 1978, 1992). Les proportions de pollens de chêne augmentent au sein des paléopalynoflores examinées (Frederiksen 1981), appuyant l'hypothèse d'un

refroidissement ; néanmoins, certains sites fossilifères contiennent encore des palmiers (région GC : Fig. 7 ; Wing 1998). Les gelées hivernales restent donc encore limitées dans le temps et/ou en intensité. Dans les Grandes Plaines et les régions montagneuses des Rocheuses, une flore essentiellement constituée de conifères et datée de l'Orellien (Oligocène inférieur ; Fig. 10) montre un changement vers des forêts adaptées au froid (Wolfe 1992). Plus tard à l'Oligocène supérieur, un autre gisement du Colorado montre une domination des assemblages par les conifères (Axelrod 1987). Enfin plus à l'Ouest en Utah, des taxons résistant à la sécheresse (p. ex., Ephedra) sont aussi découverts et datés de l'Oligocène supérieur (Lindsey et al. 1980). Les environnements s'ouvrent de plus en plus à mesure que les forêts tropicales fermées ainsi que leurs canopées migrent vers le Sud, et que le continent se couvre de forêts semi-ouvertes constituées de conifères et de feuillus adaptés au froid et à la sécheresse (Fig. 14B). A l'Ouest des Rocheuses, de nombreuses formations fossilifères sont datées de l'Oligocène grâce aux dépôts volcaniques de la chaine Cascade (Chaney 1927 ; Manchester & Meyer 1987 ; Wing 1998). En comparaison des flores plus continentales, celles des côtes ouest-américaines sont plus diverses (Wolfe 1981) : conifères, feuillus sempervirents et décidus coexistent. De plus, certains taxons présents sur la côte Ouest ont déjà disparu du registre fossile des régions plus continentales comme, par exemple, *Metasequoia*, *Katsura*, *Cercidiphyllum*, et *Engelhardia*. Enfin, dans les régions les plus au Nord du continent (Alaska, côte arctique), les forêts subtropicales faites d'espèces sempervirentes disparaissent au profit de forêts à la diversité faible constituées de taxons décidus et de conifères (Wolfe 1977).

Ainsi, l'Oligocène est marqué par un refroidissement climatique global associé à une augmentation de l'aridité et de la saisonnalité mais cette dégradation tendancielle du climat est interrompue par un bref réchauffement à l'Oligocène supérieur (Arikaréen, sous-biochron Ar2 : Fig. 10). Plusieurs indicateurs biologiques témoignent d'un réchauffement notable au cours de cette période, comme l'augmentation de la diversité des nannofossiles adaptés aux hautes températures et la diminution de la diversité de ceux adaptés aux températures les plus froides (Man & Simaeys 2004 ; Villa et al. 2014). Enfin, bien que ce réchauffement soit connu grâce aux enregistrements de paléotempératures, son origine reste encore débattue (Zachos et al. 2001, 2008). Un affaiblissement du courant antarctique profond (proto-AABW ; Antarctic Bottom Water ; Pekar et al. 2006) et une influence de l'excentricité terrestre ont été proposés (Zachos et al. 2001). Après ce réchauffement daté de l'Oligocène terminal, la limite Oligocène/Miocène est marquée par un pulse de glaciation provoqué par une variation de l'inclinaison de l'axe de rotation de la Terre (Glaciation Mi-1 ; Ruddiman et al. 1986 ; Zachos et al. 2001 ; Raymo & Nisancioglu 2003).

(iv) Néogène

A la suite de la glaciation Mi-1 (~23,9-22,9 Ma.), la première partie du Miocène constitue une période chaude qui atteint son paroxysme au Miocène moyen (MMCO ; ~17-15 Ma. ; Middle Miocene Climatic Optimum ; Zachos et al. 2001, 2008). Après cet optimum, la tendance au refroidissement du climat mondial démarrée à l'Eocène moyen va reprendre et perdurer jusqu'à nos jours. En Amérique du

Nord, la tendance à long terme à la diminution des températures et des précipitations va amplifier les changements au sein des assemblages floraux débutés depuis la seconde moitié de l'Eocène (Wing 1998).

Le long de la côte Est (Golfe du Mexique exclu), les rares assemblages datés du Miocène rappellent une végétation proche de celle trouvée aujourd'hui au Sud-Est des États-Unis. Il y perdure des taxons adaptés aux températures élevées, comme le pin parasol du Japon (*Sciadopitys*) ou le genre *Pterocarya* (Rachele 1976 ; Frederiksen 1979 ; Greller & Rachele 1983). Ceux-ci disparaissent à la fin du Pliocène avec l'intensification du refroidissement global. Plus au Sud vers le Golfe du Mexique, les assemblages fossiles datés du Miocène ou du Pliocène sont très rares ; seuls deux assemblages témoignent de ces époques : (1) un au Barstovien (~16,3-13,6 Ma.) dominé par les palmiers, les lauriers et d'autres plantes inadaptées au gel (Berry 1916), et (2) un daté du Pliocène (~5,3-2,6 Ma.), similaire aux assemblages modernes de la région du Golfe du Mexique (Berry 1916).

Dans les Grandes Plaines et la région des montagnes Rocheuses, la plupart des informations floristiques viennent de palynoflores ou de fruits et de graines silicifiées au sein de dépôts volcano-sédimentaires. Durant le Miocène et le Pliocène, les macrofossiles sont rares dans ces régions. Les plus vieilles flores correspondant à ces deux périodes qui y sont retrouvées datent de l'Hemingfordien du Wyoming (fin du Miocène inférieur). Ces assemblages floraux sont principalement constitués de pollens de pins et de quelques taxons d'arbres décidus comme le chêne, l'orme, le bouleau et le saule (Leopold & MacGinitie 1972 ; Barnosky 1984 ; Leopold & Denton 1987). Les pollens d'herbacés restent très rares dans ces assemblages, tandis que les taxons buissonnants xérophytes sont courants (Leopold & Denton 1987). Enfin, un autre type de végétation domine le Miocène du Wyoming : les forêts de conifères qui recouvrent la chaine des Rocheuses. Pour Clay-Poole (1992), l'observation de ces assemblages fossiles démontre l'ouverture des environnements depuis l'Eocène et la mise en place d'une savane herbeuse proche des savanes africaines au Miocène. Les taxons d'arbres découverts sont ceux de forêts ripariennes (MacGinite 1962), limités aux berges des cours d'eau. D'après Axelrod (1985), la région s'aridifie après l'optimum climatique du Miocène moyen, avec un pic d'aridité au début du Pliocène correspondant à la radiation des herbes adaptées aux climats arides. Ces conclusions semblent confirmées par un assemblage daté à 2 Ma correspondant aux assemblages modernes de la région à l'Est des Rocheuses : steppe à armoise dans les plaines et conifères dans les montagnes.

La mise en évidence de l'installation des herbes en C4 et des grandes plaines herbeuses au Miocène comme au Pliocène est un sujet rendu complexe par la très faible quantité de pollen d'herbacées présente dans les assemblages fossiles (Wing 1998). L'étude de l'émail des dents de mammifères montre une augmentation de l'abrasion et donc un passage des plantes en C3 vers des plantes en C4 vers 7 Ma (Cerling et al. 1993 ; Wang et al. 1994 ; Zachos et al. 2001). A partir du Miocène moyen, l'hypsodontie se développe chez les Equinae possiblement en réponse à l'extension des premières plaines herbeuses. A cette période, la forêt reste suffisamment étendue pour permettre aux espèces d'artiodactyles folivores (browsers) de coexister avec les espèces brouteuses d'herbes (grazzer). C'est seulement au Miocène

terminal ou au début du Pliocène que les plaines prendront l'importance qu'elles occupent aujourd'hui à l'Est des Rocheuses (Janis et al. 2002, 2004).

Au Nord du continent, le long de la côte Nord-Ouest (PN ; Fig. 7) et de la côte Arctique, une tendance à la baisse de la diversité des flores est visible au sein des assemblages (Wolfe 1994). Au début du Miocène, des assemblages adaptés à des climats tempérés sont encore observables (Hickey et al. 1988) avec des températures annuelles moyennes de 8° à 12°C, et des températures minimales pouvant aller jusqu'à -7°C en hiver (par comparaison, la France a connu une température annuelle moyenne de 13.6 °C en 2015). A la fin du Miocène, les conifères deviennent dominants au sein des assemblages fossiles et il ne reste comme représentant des arbres à feuilles caduques que des bouleaux (Wolfe 1966). La baisse de la température annuelle moyenne est estimée à 7°C entre le début et la fin du Miocène au Nord du continent (Wolfe 1994). Au Pliocène, des assemblages encore moins divers montrent un refroidissement important vers 3 Ma (Repenning & Brouwers 1992). Finalement, vers 600 ka, le couvert arboré disparait et est remplacé par une toundra du fait de la progression du permafrost.

Au Néogène, la tendance à long terme au refroidissement (Fig. 10) est donc ponctuée par deux événements climatiques majeurs : (1) un réchauffement au Miocène moyen (MMCO ; 17-15 Ma) ; et (2) un refroidissement débutant à la fin du Pliocène (~3 Ma.) et se poursuivant au Pléistocène. Le réchauffement du Miocène moyen est enregistré par les paléothermomètres isotopiques : excursion négative de moins de 1 ‰ du $\delta^{18}O$ et positive de ~1 ‰ du $\delta^{13}C$ (Monterey Excursion ; Zachos et al. 2001). Ces deux excursions indiquent une variation de la température et/ou du volume des glaces associée à une perturbation du cycle du carbone (Wing 1998 ; Warny et al. 2009 ; Fielding et al. 2011). L'explication classique du réchauffement du MMCO est basée sur le regain d'activité volcanique à l'Ouest de l'Amérique du Nord entre 17 et 15 Ma, notamment les épanchements volcaniques de la « Columbia river » (Barry et al. 2013) datés en même temps que l'excursion isotopique du MMCO (Hodell & Woodruff 1994 ; Holbourn et al. 2015). De plus, l'étude des courants océaniques profonds de cette période permet aussi d'expliquer une part du réchauffement et du refroidissement débutant et finissant le MMCO. Entre 16 et 15 Ma le réchauffement global du climat terrestre est également dû à la formation d'eaux profondes chaudes et salées au niveau de l'Inde, à l'Est de l'océan Téthys. Ce courant océanique transporte alors la chaleur des basses latitudes directement vers l'Antarctique, réduisant d'autant la production et le transport de courant profond froid (Southern Component Water ou SCW ; Robinson et al. 2010). Après 15 Ma, la formation de courant profond chaud à l'Est de l'Océan Téthys se réduit jusqu'à cesser complétement. La production du SCW ne sera alors plus perturbée et le transport de ce courant profond va pouvoir refroidir à nouveau les hautes latitudes et plus largement l'ensemble de la Terre (Flower & Kennett 1993).

A partir de ~3 Ma (Pliocène terminal), un refroidissement global va débuter, menant le climat terrestre vers les cycles glaciaires-interglaciaires tels qu'on les connait aujourd'hui (Zachos et al. 2001, 2008). La Terre va passer d'un relatif réchauffement au Pliocène (entre 4.5 et 3.2 Ma ; Fig. 10), avec des glaciations limitées à l'Antarctique, à un refroidissement majeur caractérisé par l'existence de calottes

glaciaires aux deux pôles et un fort gradient latitudinal de températures (Hodell et al. 1992). Pour expliquer ce refroidissement, trois facteurs sont avancés. Premièrement, la fermeture de l'isthme de Panama va modifier la circulation atmosphérique et océanique en intensifiant le Gulf Stream. Cela va augmenter les précipitations et donc l'englacement du Pôle Nord (Shackleton & Opdyke 1973 ; Shackleton 1977 ; Haug & Tiedemann 1998). Après la fermeture de la mer d'Amérique centrale (CAS ; Central American Seaway), la remontée du Gulf Stream vers les hautes latitudes va générer la formation des eaux profondes de l'Atlantique Nord permettant le transport d'eaux froides à travers le globe (NADW ; North Atlantic Deep Water ; Haug & Tiedemann 1998). Deuxièmement, l'insolation terrestre va varier en fonction des variations de l'obliquité de la Terre. Les cycles glaciaires-interglaciaires sont contrôlés par ce paramètre. (Huybers 2006). Troisièmement, un pulse de l'uplift himalayien associé à une augmentation de l'érosion va permettre de séquestrer une grande quantité de CO_2 dans les sédiments océaniques (France-Lanord 1997).

La base de données géoréférencée construite à partir des ouvrages de référence de Janis et al. (1998, 2008) couvre la description des occurrences d'espèces de mammifères jusqu'au début de l'Irvingtonien, au Pléistocène, vers 1,75 Ma, pendant le dernier refroidissement majeur de la Terre. La présente description des flores et des climats régionaux est limitée à la durée totale de la base de données analysée et s'arrête donc elle aussi à la fin de l'Irvingtonien (Fig. 10).

IV. Evolution des faunes de mammifères

Les deux approches principales explorées dans ce manuscrit, la macroécologie et la macroévolution, s'attachent à décrire les patrons écologiques et évolutifs de la biodiversité à grande échelle temporelle et spatiale ainsi que les processus à l'origine de ces patrons. Comme exposé précédemment, la compréhension de patrons à grande échelle nécessite l'étude de processus sur de grandes échelles spatio-temporelles (Fig. 6 ; Escarguel et al. 2011). Cette nécessité justifie le choix de l'étude d'un des registres fossiles de mammifères terrestres parmi les plus complets au monde : celui des mammifères cénozoïques nord-américains (Janis et al. 1998, 2008). Une base de données géoréférencée est alors établie (Chapitre 1.V) afin de permettre la sélection et l'extraction des informations disponibles dans les deux ouvrages de références de Janis et al. (1998, 2008). Dans ce contexte, les pages suivantes présentent l'histoire évolutive cénozoïque des faunes de mammifères nord-américains. Une histoire des mammifères nord-américains présentée de manière concise et décomposée en 6 strates fauniques successives (Simpson 1950 ; Figueirido et al. 2012).

A. Evolution des mammifères et climat

La structure de ce chapitre s'appuie sur l'étude de Figueirido et al. (2012) isolant six strates

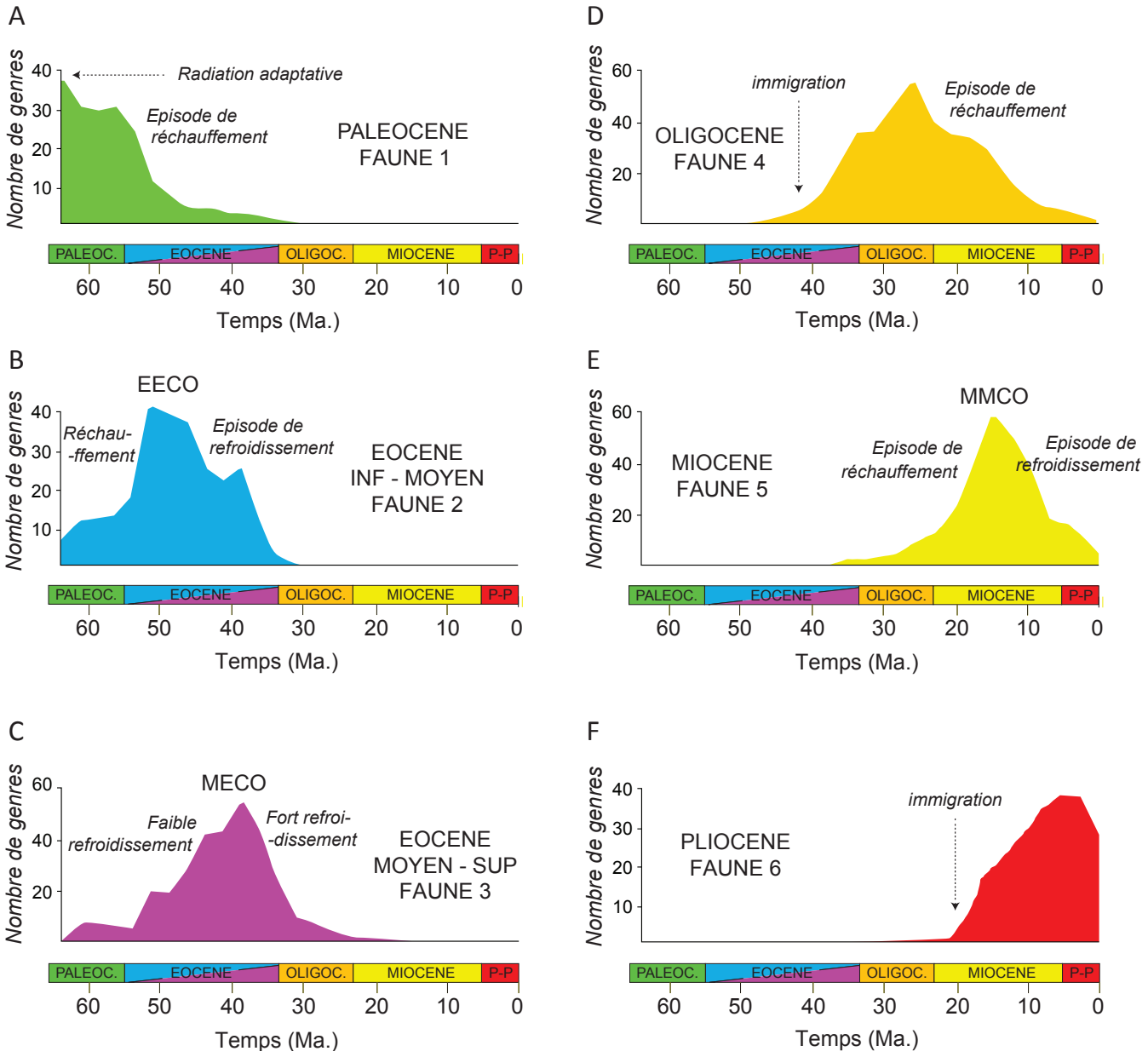


Figure 15. Courbes de richesse générique établies à partir des genres appartenant aux familles et sous-familles listées dans les Tables 1-6. EECO : Optimum climatique de l'Eocène inférieur ; MECO : Optimum climatique de l'Eocène moyen ; MMCO : Optimum climatique du Miocène moyen ; Paleoc. : Paléocène ; Oligoc. : Oligocène ; P-P : Pliocène-Pleistocène (modifié d'après Figueirido et al. 2012)

fauniques successives au sein des mammifères terrestres d'Amérique du Nord au cours de l'ensemble du Cénozoïque (Fig. 15). Ces six faunes correspondent à six ensembles de sous-familles apparaissant et disparaissant de manière concomitante. Pour les auteurs, les périodes de temps où chacune de ces faunes apparait et disparait sont marquées soit par un événement climatique majeur (Chapitre 1.III), soit par un épisode de migration depuis l'Asie ou l'Europe. Cette interprétation de l'histoire évolutive des mammifères n'est pas nouvelle. L'idée d'une relation entre les variations intenses du climat et l'évolution des mammifères remonte au début du XXème siècle (Osborn 1910 ; Prothero 2012). Ce forçage climatique présumé sur l'évolution des espèces fait partie des problématiques classiques en macroévolution, comme par exemple la mise en parallèle de l'évolution de l'aridité du climat et de la progression des steppes/prairies au Néogène avec la progression de l'hypsodontie et l'allongement des membres locomoteurs au sein de la famille des Equidae (Stirton 1940 ; Simpson 1951 ; MacFadden 2005 : Fig. 16). Depuis ces

premiers travaux, de très nombreuses études ont mis en évidence des liens entre les variations du climat à l'échelle locale, régionale, continentale ou globale et des variations de certaines propriétés écologiques clefs des espèces de mammifères (Blois & Hadly 2009). Par exemple l'abondance des mammifères, la taille de leurs aires de répartition ou encore des changements morphologiques pour des jeux de données modernes (Beever et al. 2003 ; Schmidt & Jensen 2003 ; Parmesan 2006 ; Moritz et al. 2008 ; Chen et al. 2011 ; McCain & King 2014) ou fossiles (Graham et al. 1996 ; Hadly 1996 ; Hadly et al. 1998 ; Jernvall & Fortelius 2004 ; Guralnick 2007 ; Valkenburgh 2007 ; Nogues-Bravo et al. 2008 ; Samuels & Hopkins 2017). D'autres études ont démontré le lien à différentes échelles spatiales et temporelles entre les variations du climat et les processus évolutifs à l'origine de l'apparition et de la disparition des espèces (Webb 1991 ; Janis 1993 ; Vrba 1995 ; Barnosky 2001, 2005 ; Thomas et al. 2004 ; van Dam et al. 2006 ; Louys et al. 2007) et des communautés (Janis et al. 2002, 2004 ; Jernvall & Fortelius 2004 ; Martinez-Meyer 2004 ; Renaud et al. 2005 ; Gingerich 2006 ; van Dam 2006 ; De Santis et al. 2009). Finalement, l'étude de la variation temporelle de la diversité taxinomique des mammifères est elle aussi associée aux changements climatiques. La méthode couramment employée consiste à rechercher des relations entre une courbe de

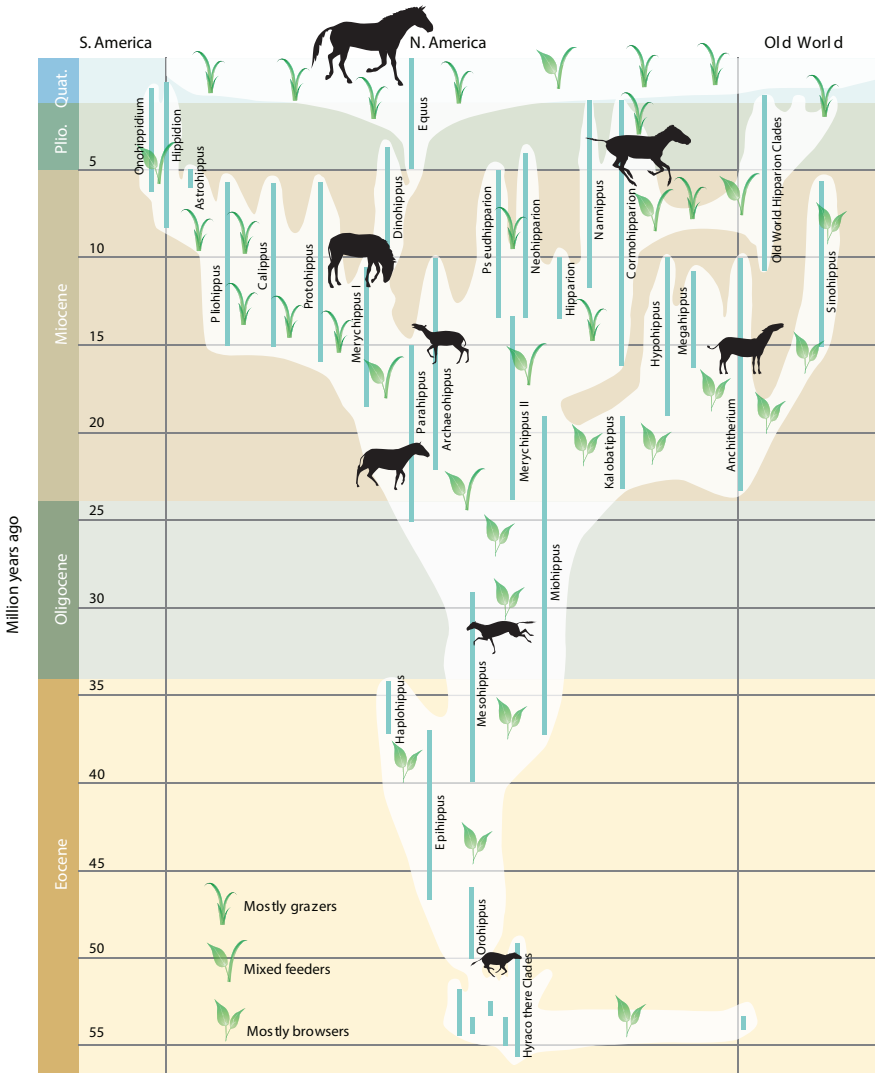


Figure 16. Illustration de la radiation adaptative des Equidae : l'évolution de la phylogénie, de la distribution géographique, de la taille et du régime alimentaire des taxons d'Equidae est représentée au cours des 55 derniers millions d'années. Les lignes verticales bleues représentent l'extension temporelle des taxons d'Equidae. Mostly browsers : régime alimentaire principalement folivore ; Mixed feeders : régime alimentaire mixte ; Mostly grazers : régime alimentaire principalement brouteur ; Plio. : Pliocène ; Quat. : Quarternaire.

paléotempératures obtenue à partir des isotopes de l'oxygène (Zachos et al. 2001 ; Zachos 2008) et une courbe de variation de la diversité taxinomique des mammifères (Janis 1989, 1993, 1997 ; Vrba 1985 ; Alroy et al. 1998, 2009 ; Van Dam et al. 2006 ; Badgley et al. 2008 ; Escarguel et al. 2008 ; Woodburne et al. 2009 ; Blois et Hadly 2009 ; Blois et al. 2010 ; Figueirido et al. 2012 ; Secord et al. 2012).

Cependant, l'influence des variations climatiques exercées sur les trajectoires évolutives des mammifères, qu'elle soit considérée comme directe (Blackburn et al. 1999 ; Ashton et al. 2000 ; Freckleton et al. 2003 ; Blackburn & Hawkins 2004 ; Currie et al. 2004 ; Allen et al. 2006), ou indirecte par le biais des changements associés de flores et d'environnements (Webb 1977 ; Janis 1993 ; Janis et al. 2002, 2004 ; Blois & Hadly 2009 ; Blois et al. 2013), est contestée dans plusieurs types d'études. En paléontologie, Alroy (1996, 1998, 2000) conteste l'existence de corrélations entre les variations climatiques globales décrites par les paléothermomètres isotopiques et les variations de richesse taxinomique continentale chez les mammifères. A une échelle d'observation beaucoup plus fine, Prothero et Heaton (1996 ; Prothero 1992, 2012) démontrent l'absence de changement morphologique intraspécifique (la variable observée étant la taille des animaux) au sein de gisements fortement échantillonnés avant, pendant et après un changement climatique majeur (le refroidissement Eocène/Oligocène : Fig 17). Ces difficultés à lier variations climatiques et évolution des mammifères trouvent leurs origines au sein des échelles d'observations utilisées (Escarguel et al. 2011). Les études à très grandes échelles observent la variation de la richesse taxinomique au sein d'un continent tout entier, sur des dizaines de millions d'années. De ce fait, la difficulté à décrire une relation de corrélation entre les variables observées vient de la nature hétérogène des climats et des végétations

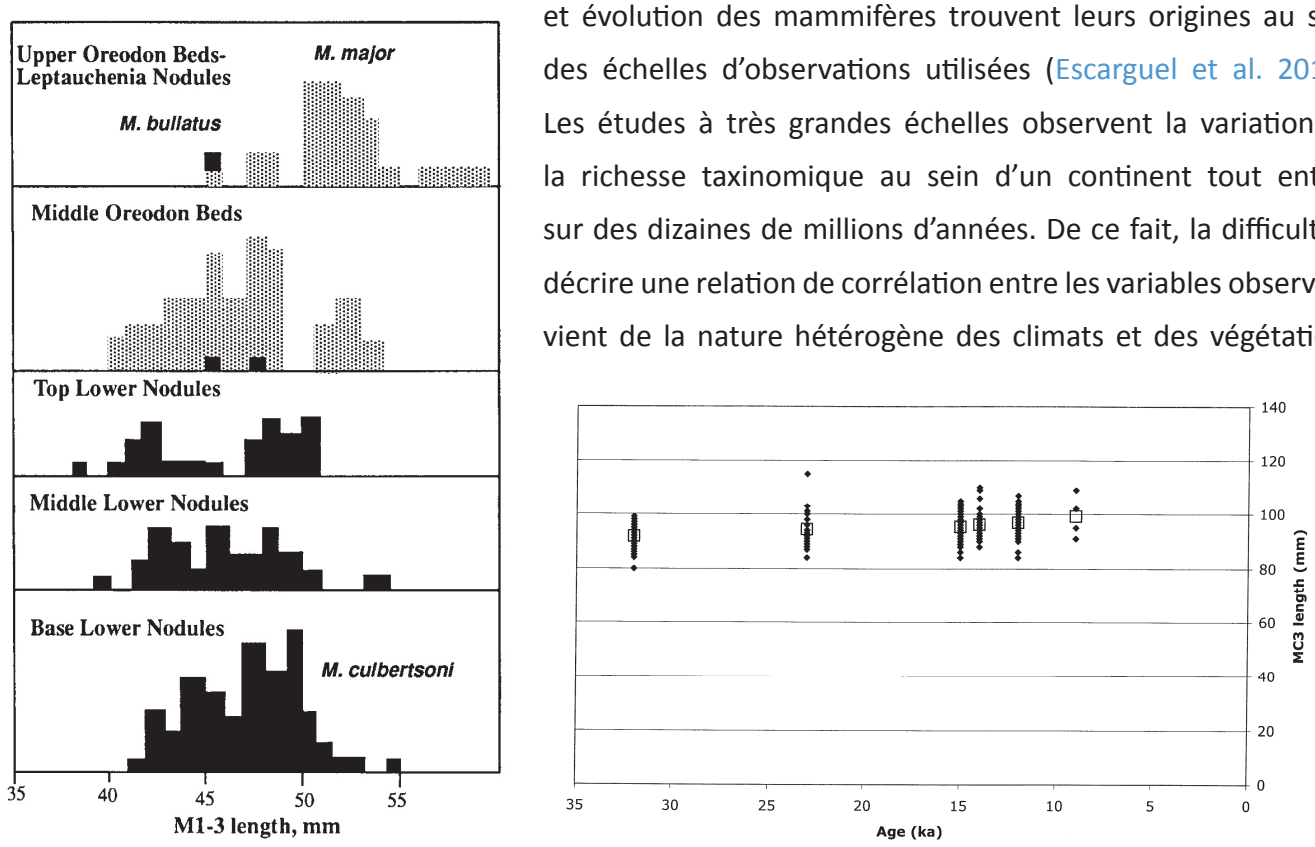


Figure 17. (a gauche) Histogramme de la distribution des tailles (longueur de la rangée dentaire M1-3 en mm) des spécimens échantillonnées de Merycoidodon dans la formation fossilifère Brule dans le Dakota du Sud. Le refroidissement de l'Oligocène inférieur est localisé à la base de la formation entre les niveaux nommés « Base Lower Nodules » et « Middle Lower Nodules ». Aucun changement de taille n'est observée au sein des populations de Merycoidodon culbertsoni au cours du refroidissement Oligocène. Cependant plus tardivement (Upper Oreodon Beds) ce taxon va être remplacé par deux nouveaux taxons, l'un avec une distribution de taille similaire (M. bulbatus) et l'autre sensiblement plus grand (M.major) (D'après Prothero & Heaton 1996 et Prothero 2012). (a droite) Diagramme en boite de la distribution de taille du troisième métacarpes des spécimens de Smilodon fatalis échantillonnés dans le gisement « Rancho La Brea » au cours des derniers 35.000 ans (d'après Prothero 2012). La taille des spécimens ne varie pas au cours du dernier maximum glaciaire.

coexistant au sein de n'importe quel continent. Cette hétérogénéité est la conséquence de paramètres environnementaux comme la présence de chaines montagneuses, la distance aux océans, l'altitude ou encore la latitude de la zone considérée (Emanuel et al. 1985). Ces régions aux climats et végétations indépendants et hétérogènes connaitront des modifications elles aussi hétérogènes en réponse à un même changement climatique global. Dans l'Ouest du continent nord-américain par exemple, lorsque le climat se réchauffe au Miocène moyen (MMCO : Chapitre 1.III.B), les précipitations augmentent fortement le long de la côte Ouest mais restent toujours très limitées dans les régions à l'Est des Rocheuses et des montagnes Cascades, isolées par l'ombre pluviométrique créée par les chaines montagneuses (Prothero 1998 ; Wing 1998 ; Takeuchi & Larson 2005 (Fig. 18)). Ces exemples illustrent l'importance du choix des échelles d'observations des variables écologiques utilisées en macroévolution ou en macroécologie. L'utilisation d'échelles d'études incompatibles entre deux variables observées peut mener à des faux positifs ou des faux négatifs dans l'interprétation d'une relation potentielle entre ces variables.

Les études paléontologiques basées sur l'observation, cette fois-ci, à haute résolution de paramètres biologiques d'une espèce (ex. la distribution des tailles des individus au sein d'une espèce ; Prothero & Heaton 1996), rencontrent également un problème d'échelle. Ici, c'est au niveau de l'espèce et non pas à un niveau inférieur à celle-ci (e.g., population), qu'il faut rechercher les effets des changements climatiques. Les mammifères vont répondre aux changements climatiques en modifiant leurs aires de répartition (Eronen & Rook 2004 ; Jernvall & Fortelius 2004) ou si c'est impossible (limites de capacités de dispersion sur de longue distance ou à une vitesse suffisante ; Schloss et al. 2012) en s'éteignant (Tilman et al. 1997 ; Levinsky et al. 2007 ; Prothero 2012).



Figure 18. Photo aérienne au dessus de la Sierra Nevada (D'après https://earth.google.com/). Les nuages et les précipitations sont retenus par la chaine Sierra Nevada (Sierra Nevada Range). A l'Est des montagnes une ombre pluviométrique (Rainshadow) s'installe et prive la région du Grand Bassin (Great Basin) de précipitation

B. Six strates fauniques successives

Des discussions précédentes, il ressort que le choix de l'échelle d'observation est donc capital dans la construction d'une étude ayant pour ambition de décrire des relations entre l'évolution de clades (ou de caractères enregistrés au sein de ces clades) et une ou plusieurs variables environnementales (Escarguel et al. 2011). L'étude de Figueirido et al. (2012) permet d'isoler six grandes faunes mammaliennes durant

le Cénozoïque nord-américain, faunes séparées par des événements climatiques ou migratoires majeurs. Cette séparation d'ensembles fauniques par des événements climatiques n'est pas le résultat d'une recherche a priori de lien entre le climat et les faunes de mammifères, mais une conclusion construite a posteriori, à partir des résultats d'analyses factorielles. La construction de la matrice de poly-cohortes de prénaissance et de survie (Fig. 19 ; Escarguel et al. 2006, 2008 ; Brayard et al. 2009) dans la région la mieux échantillonnée du registre fossile nord-américain, les Grandes Plaines centrales (CP : Fig. 7), illustre 5 périodes de renouvellement intense des faunes, corroborant ainsi l'analyse de Figueirido et al. (2012).

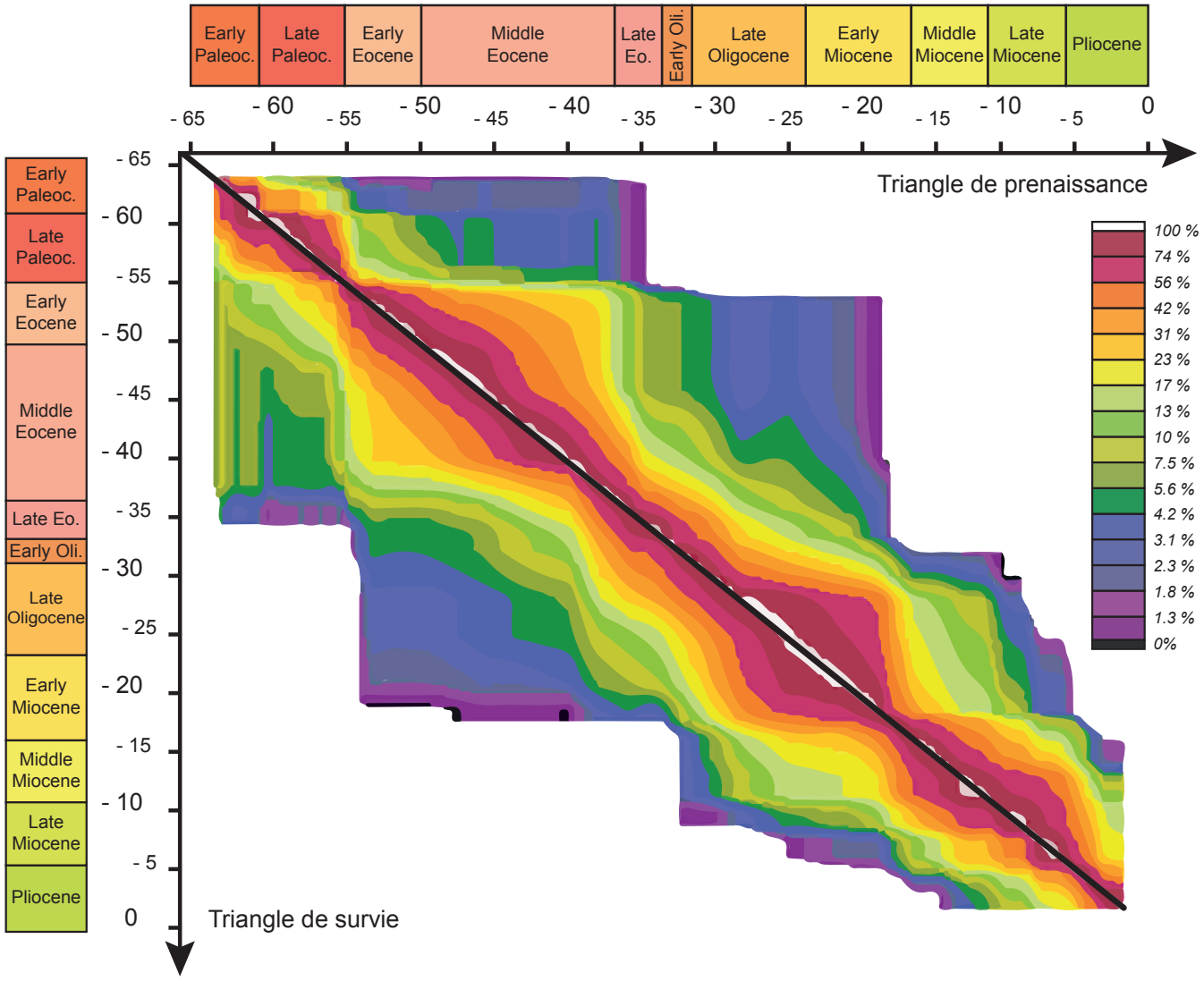


Figure 19. Matrice de poly-cohorte de prénaissance et de survie de la région centrale des Grandes Plaines (Fig. 7 : CP). La lecture de la matrice se fait verticalement, chaque colonne de la matrice correspondant aux courbes de prenaissance et de survie de la poly-cohorte (située sur la diagonale de la matrice). Les lignes de contours se resserrent 5 fois (~55 Ma., ~40 Ma., ~33 Ma., ~18 Ma., ~4 Ma.) de façon significative autour de la diagonale de la matrice, illustrant une accélération du renouvellement des faunes.

A partir de ces six strates fauniques et au vu de l'évolution des climats et des flores des différentes régions du continent nord-américain (i.e. biotopes ; v. chapitre 1.III), il devient possible de retracer les grandes lignes de l'histoire de l'évolution des écosystèmes cénozoïques nord-américains dans leur ensemble (Alroy 2004 ; Prothero 2012). Dans cette perspective, l'unité opérationnelle utilisée pour décrire ces 66

millions d'années d'évolution sera la guilde écologique (Root 1967). Une guilde écologique est un ensemble d'espèces exploitant le même type de ressources environnementales, de manière équivalente (par exemple les herbivores seront distingués des carnivores, les carnivores des charognards, etc.). Les taxons regroupés au sein d'une guilde ne le sont donc pas sur la base de leurs liens phylogénétiques (même si les membres d'une guilde appartiennent de fait à un même groupe taxinomique – ici, les mammifères), mais sur celle de leur proximité trophique et fonctionnelle au sein de l'environnement. Ils constituent ainsi des groupes d'espèces aux niches fortement recouvrantes (« niche overlap »). L'utilisation de guildes écologiques dans ce chapitre est motivée par l'effet structurant des guildes sur les communautés d'espèces, ainsi que par la grande stabilité de celles-ci à travers les temps évolutifs (Root 1967 ; MacFadden 1997 ; Karr 1980 ; Simberloff & Dayan 1991 ; Jernvall & Fortelius 2004). Les strates fauniques, c'est-à-dire les ensembles de taxons de mammifères apparaissant, se diversifiant et disparaissant de manière concomitante, vont se distribuer au sein de ces différentes guildes.

L'évolution des mammifères nord-américains sera décrite en deux étapes, pour chacune des strates fauniques décrites par Figueirido et al. (2012) :

- distribution des taxons composant la strate faunique au sein des différentes guildes écologiques distinguées ;
- interprétation de cette distribution (proportion de taxons au sein des guildes).

L'étude à l'échelle de la guilde écologique permet l'observation des grands changements adaptatifs associés aux grands changements climatiques et floristiques cénozoïques, via l'évolution des proportions de « remplissage » des différentes guildes par les faunes successives de mammifères.

Les guildes utilisées dans ce manuscrit se concentrent uniquement sur trois aspects : (1) le type de nourriture consommée, (2) la taille corporelle, et (3) le mode de locomotion. La définition originale d'une guilde écologique (Root 1967) se concentre avant tout sur la nature de la ressource exploitée mais inclut aussi la méthode d'acquisition de cette ressource. Ce dernier point, souvent mis au second plan, est ici aussi partiellement ignoré par soucis de concision et d'homogénéité (Simberloff & Dayan 1991). Les deux autres catégories (taille et type locomoteur) permettent une première approximation de la capacité des différents taxons à collecter leur nourriture (Root 1967 ; Jaksie et al. 1981).

(i) <u>Composition des guildes écologiques au cours du Cénozoïque :</u>

Les différentes guildes sont d'abords organisées en fonction de la position du groupe de mammifères au sein des réseaux trophiques.

- Consommateur primaire, herbivore folivore (« browser »).
- Consommateur primaire, herbivore brouteur (« grazer »).

- Consommateur secondaire, petit carnivore, insectivore et omnivore.

- Consommateur secondaire, carnivore exclusif.

- Consommateur secondaire, grand carnivore exclusif, charognard et broyeur d'os, grand omnivore.

En plus de ces 5 catégories trophiques dédiées à la classification des différentes familles/sous-familles de mammifères décrivant l'évolution des faunes de mammifères nord-américains, celles-ci sont également classées par :

- type de locomotion (arboricoles/grimpeurs vs. terrestres et coureurs) ;

- classe de taille (petits mammifères <25 kg vs. , grands mammifères >25 kg).

La limite de poids entre les deux groupes est basée sur celle proposée par Russell (1977 ; Buffetaut 1990 ; Cardillo et al. 2005). Elle est liée à la sélectivité de la crise marquant la fin du Crétacé : la plupart des vertébrés ayant survécu à la crise K/P pesaient moins de 25 kg.

(ii) Première strate faunique : la faune Paléocène

Cette première strate faunique cénozoïque se constitue après la crise Crétacé-Paléogène, chacune des sous-familles la constituant (Table 1 ; Fig. 20), en dehors de petits taxons comme les multituberculés cimolodontes, les insectivores leptictidés et les marsupiaux didelphidés, étant inconnue au Crétacé (Janis et al. 1998). Elle atteint un maximum de diversité taxinomique vers ~61.5 Ma et décline lorsque les températures augmentent, à la fin du Paléocène (Figueirido et al. 2012). Cette première faune s'éteint à la fin du Paléocène, lors du réchauffement intense (Maximum Thermique Paléocène-Eocène) situé à la limite avec l'Eocène (Fig. 15A).

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Mioclaeninae Multituberculata Plesiadapidae		Leptictidae Didelphidae Viverravidae Hyopsodontidae Artocyoninae		
Grand (> 25 Kg)	Periptychinae Pantodonta Taeniodonta			Triisodontinae	

Table 1. Répartition des familles et sous-familles constituant la première strate évolutive (Paleocène) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.



Figure 20. Illustration de la première strate faunique, la faune Paléocène. Familles et sous-familles de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Multituberculata ; Hyopsodontidae ; Pantodonta ; Plesiadapidae ; un Triisodontinae poursuit un Periptychinae ; Taeniodonta ; un multituberculata ; un Viverravidae en haut d'un arbre observé par un Arctocyoninae. Les arbres représentés sont des Taxiodaceae.

Elle est majoritairement constituée de petits taxons grimpeurs ou arboricoles. Les plus grands prédateurs des communautés de mammifères de cette période sont encore caractérisés par une taille limitée : le genre Eoconodon par exemple (Triisodontinae), ne dépassait pas le mètre de long (Janis et al. 1998, 2008 ; Clemens 2011), tout comme le genre grimpeur Chriacus (Artocyoninae). Les plus gros mammifères de cette période appartiennent au sous-ordre des Pantodontes, herbivores plantigrades à 5 doigts. Le genre Barylambda pouvait atteindre plus de 600 kg (Janis et al. 1998 ; Lucas 1998). Cette faune évolutive de petits mammifères grimpeurs se diversifiant après la crise K/Pg et disparaissant ~10 m.a. plus tard, durant le Maximum Thermique Paléocène-Eocène (PETM), est adaptée aux biotopes forestiers fermés du Paléocène nord-américains.

(iii) Seconde strate faunique : Maximum Thermique Paléocène-Eocène (PETM)-Optimum climatique de l'Eocène moyen (MECO)

Cette seconde strate faunique (Table 2) se constitue (par spéciation in situ et par migration depuis l'Eurasie via le Groenland ou le détroit de Behring) à la transition Paléocène-Eocène, durant le l'événement hyper-thermique PETM, en même temps que les groupes constituant la faune caractéristique du Paléocène disparaissent (Woodburne 2009). La diversité maximale de cette faune sera atteinte lors de l'Optimum Climatique de l'Eocène inférieur (EECO), vers 52-50 Ma, et elle cédera sa place au début de l'Eocène moyen (Fig. 15B), en même temps que le climat global se refroidit et que les écosystèmes commencent à s'ouvrir et à s'aridifier (Clyde & Gingerich 1998 ; Woodburne 2009 ; Figueirido et al. 2012).

Durant le PETM, plusieurs ordres modernes de mammifères apparaissent dans les assemblages échantillonnés (Table 2 ; Fig. 21), dont les artiodactyles (Dichobunidae), les périssodactyles (Ceratomorpha basaux, Hiracotheriinae) et les primates modernes (Adapidae, Omomyidae), qui migrent depuis l'Eurasie vers le continent nord-américain et commencent leur diversification (Smith et al. 2006 ; Woodburne 2009). Au Clarkforkien (juste avant le PETM), les rongeurs migrent également en Amérique du Nord depuis l'Asie (Beard & Dawson 1999, 2009 ; Beard 2002). En comparaison de la faune Paléocène, la taille maximale des prédateurs augmente sensiblement (Gingerich 1980 ; Clyde & Gingerich 1998). Les créodontes (Proviverrinae) et les premiers mesonychidae occupent la niche des grands prédateurs exclusivement carnivores, niche laissée vacante par les mammifères au cours du Paléocène (Janis et al. 1998). Cette seconde faune évolutive est constituée d'une plus grande proportion de taxons terrestres, cependant les environnements encore majoritairement fermés (Chapitre 1.III.B) ne se prêtent pas au développement de grands taxons coureurs. Les espèces des genres Hyracotherium et Diacodexis, respectivement premiers représentants des périssodactyles et artiodactyles modernes, ne mesurent pas plus de 30-35 cm de haut pour moins d'un mètre de long.

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Ischyromyidae Notharctidae Tillodonta Adapidae Homacodontidae		Viverravidae Limnocyonidae Oxyaenidae Omomyidae Hyopsodontidae		
Grand (> 25 Kg)	Ceratomorpha basaux Hyracotheriinae Tillodonta		Miacidae caniformia	Proviverrinae Mesonychidae	

Table 2. Répartition des familles et sous-familles constituant la seconde strate évolutive (PETM-MECO) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.

(iv) Troisième strate faunique : Optimum climatique de l'Eocène inférieur (EECO)-limite Eocène/Oligocène

Les taxons composant cette troisième strate faunique apparaissent au cours du refroidissement suivant l'EECO (Fig. 15C, 22 ; Table 3). Elle va atteindre sa diversité maximale au cours de l'Optimum Climatique de l'Eocène (MECO), durant le Uintien (Fig. 10 : Ui-3), puis sa diversité va décliner lorsque le refroidissement

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Protoreodontinae Homacodontinae Oromerycidae Palaeolaginae		Viverravidae Miacidae caniformia Pholidota		
Grand (> 25 Kg)	Protoceratidae Brontotheriidae Uintatheriidae Helaletidae Amynodontidae Chalicotheriidae *Equidae* *(Mesohippus)* Hyracodontidae			Hyaenodontinae Mesonychidae	

Table 3. Répartition des familles et sous-familles constituant la troisième strate évolutive (MECO-Eocène/Oligocène) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.



Figure 21. Illustration de la seconde strate faunique, la faune PETM-MECO. Familles et sous-familles de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Ischyromyidae ; Hypsodontidae ; Homacodontidae ; Viverravidae ; Ceratomorpha basaux ; Limnocyonidae ; Mesonychidae ; Dichobunidae ; Miacidae caniformia ; Hyracotheriinae.

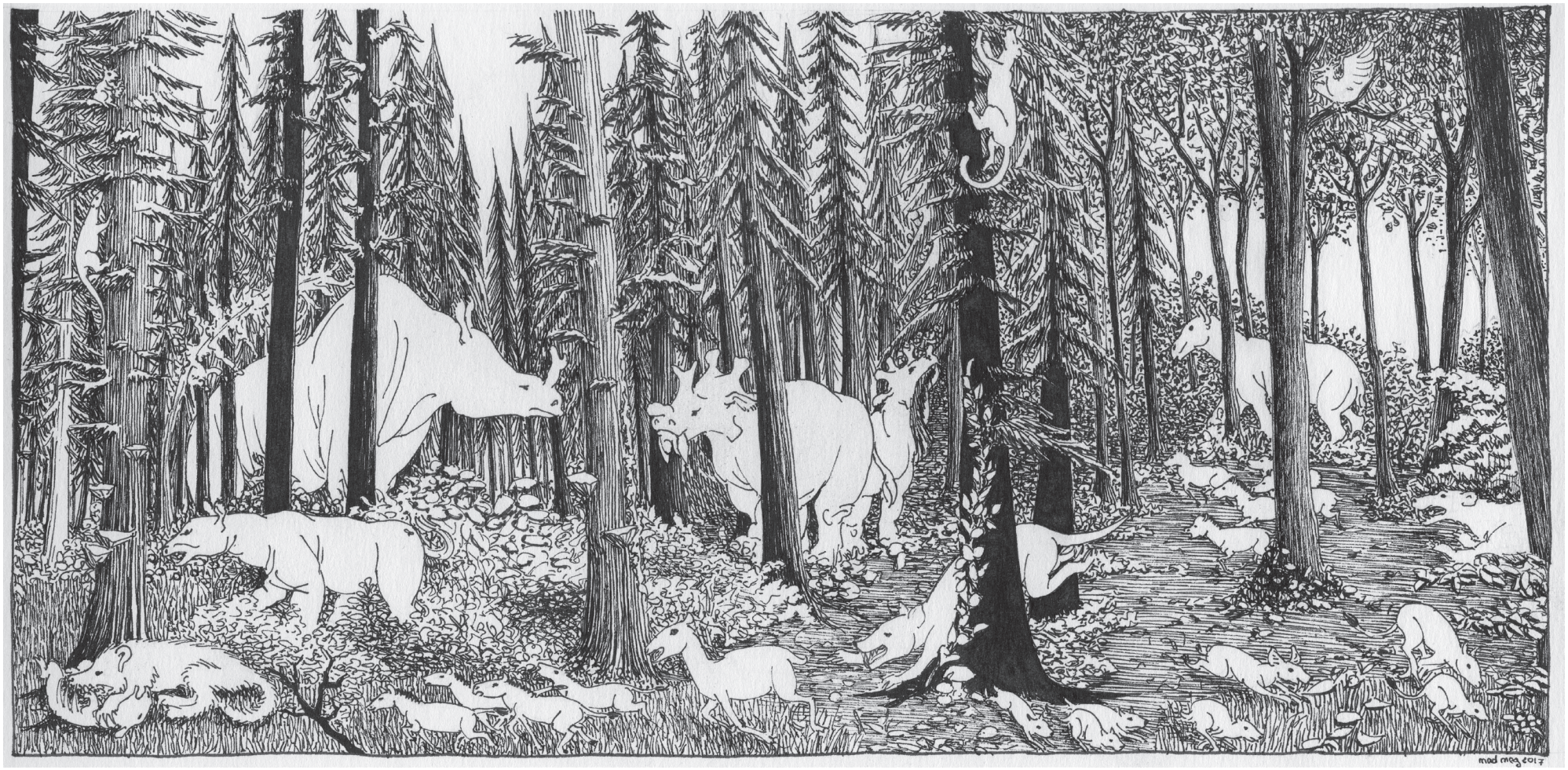


Figure 22. Illustration de la troisième strate faunique, la faune EECO-Eocène/Oligocène. Familles, sous-familles et genres de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Un viverravidae en haut d'un arbre ; un Mesonychidae dévorant une carcasse ; Brontotheriidae ; Hyracodontidae ; Groupe de Mesohippus ; Uintatheriidae ; Protoceratidae ; un Miacidae caniformia en haut d'un arbre au pied duquelle passe un Hyaenodontinae ; Chalicotheridae ; un nouveau groupe de Mesohippus ; des Oromerycidae, un Homacodontinae et des Diacodexidae fuient le Hyaenodontinae sur leur gauche et le Mesonychidae sur leur droite. La flore est composée de conifères et de feuillus formant des forêts encore dense (Fig. 14 : Temperate woodland)

initié moyen après l'EECO recommence, après le MECO. Ces taxons apparus après l'EECO sont plus adaptés au froid que ceux des deux strates précédentes ; c'est pourtant lors du réchauffement de l'Eocène moyen qu'ils atteignent leur maximum de diversité et c'est lors du refroidissement post-MECO qu'ils disparaitront (Janis et al. 1998, 2008 ; Zachos et al. 2001, 2008 ; Woodburne 2009 ; Figueirido et al. 2012).

La tendance à l'augmentation de la taille des taxons entre la faune Paléocène et la première faune éocène se poursuit, en parallèle de l'augmentation de la disparité (Gingerich 1980 ; Pascual & Jaureguizar 1990). De très nombreux grands herbivores marcheurs font leur apparition et les formes arboricoles se font de plus en plus rare (Fig. 22 ; Janis et al. 1998, 2008). Les Amynodontidae (Rhinocerotoidea), les Uintatheriidae (Dinocerata) et les Chalicotheriidae (~300 kg) sont les premières formes de méga-herbivores (Owen-Smith 1992) enregistrées dans le registre fossile cénozoïque nord-américain, tandis que la niche des grands prédateurs va être occupée elle aussi par des formes plus imposante qu'à l'Eocène inférieur (Ex. Harpagolestes, Pachyaena ; Janis et al. 1998). Ces changements de morphologie accompagnent l'augmentation de l'aridité et l'ouverture des écosystèmes débuté après l'EECO (Chapitre 1.III.A ; Woodburne 2009).

(v) Quatrième strate faunique : Oligocène

La transition entre la strate faunique de l'Eocène supérieur et celle de l'Oligocène est liée au refroidissement de la fin de l'Eocène (Fig. 15D). Cette nouvelle faune est constituée de nombreuses familles et sous-familles ayant migré depuis l'Asie après la baisse du niveau marin associée à la baisse des températures à partir de l'Eocène moyen (Fig. 23 ; Table 4 ; Nimravinae, Daphoeninae, Rhinocerotidae basaux, Poebrotheriidae et Hypertragulidae ; Janis et al. 1998, 2008 ; Figueirido et al. 2012). Cette faune atteint sa diversité maximum à l'Oligocène « moyen » (~30-32 Ma), où une chronofaune comme celle de la « white river » (Storer et al. 1996) représente un assemblage typique de cette période. Cette quatrième strate faunique va disparaitre à la fin de l'Oligocène tandis que le climat se réchauffe et qu'une nouvelle faune plus adaptée aux températures élevées va à son tour se diversifier (Janis et al. 1998, 2008 ; Zachos et al. 2001, 2008).

Durant l'Oligocène, les forêts tropicales et paratropicales migrent jusqu'au Sud du continent, en deçà de 40° de latitude Nord (au début de l'Eocène, ces forêts constituées de cyprès adaptés à l'ennoiement [Taxodiaceae ; Fig. 20] étaient présentes jusqu'au nord des grandes plaines, soit 50° de latitude nord ; chapitre 1.III.B ; Fig. 14). Les flores les plus répandues à l'Oligocène sont désormais des forêts tempérées composées de feuillus. Depuis l'EECO (52-50 Ma), les environnements sont de plus en plus ouverts et les mammifères arboricoles deviennent rares (Janis et al. 1998, 2008). Les ongulés se diversifient en taille, avec d'un côté du spectre les hypertragulidés (~2-4 Kg) et de l'autre les Rhinocerotidae (e.g. Trigonias ~400 Kg), ainsi qu'en termes de position au sein des réseaux trophiques. Le genre Entelodon en est l'exemple le plus frappant : cet ongulé omnivore charognard d'un mètre quatre-vingts de longueur possède une

mâchoire capable de broyer des os et se place ainsi tout en haut des chaines trophiques de l'Oligocène.

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Hypertragulidae Aplodontidae basaux Castoridae Leptomerycidae		Hesperocyoninae		
Grand (> 25 Kg)	Merycoidodontidae Tapiridae Anthracotheriinae Poebrotheriidae Anchitheriinae Rhinocerotidae basaux			Nimravinae Daphoeninae	Entelodontidae

Table 4. Répartition des familles et sous-familles constituant la quatrième strate évolutive (Oligocène) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.

(vi) Cinquième strate faunique : Miocène

A la fin l'Oligocène, un réchauffement sensible est associé à la disparition de la faune Oligocène et à la mise en place d'une nouvelle strate faunique miocène (Fig. 15E, 24 ; Table 5). Cette faune va atteindre son maximum de diversité lors de l'Optimum Climatique du Miocène moyen (MMCO, vers ~17-15 Ma), cette forte diversité résultant d'une forte productivité végétale au cours du MMCO associé à l'ouverture du grand bassin (Barnosky & Carrasco 2002 ; Janis et al. 2002, 2004 ; Figueirido et al. 2012). Lors du refroidissement suivant le MMCO (Zachos et al. 2001, 2008), cette strate faunique adaptée aux températures élevées du Miocène inférieur et du début du Miocène moyen va décliner pour laisser la place à la strate faunique suivante, typique du Plio-pléistocène (v. ci-dessous).

La tendance débutée depuis l'Eocène moyen à l'ouverture des environnements va se prolonger jusqu'à ce que les forêts de feuillus encore denses à l'Oligocène soient remplacées par des biotopes de savane boisée (MacGinitie 1962 ; Axelrod 1985 ; Clay-Poole 1992 ; Wing 1998 ; Janis et al. 2000). En même temps que la tendance à l'augmentation de l'aridité fait reculer la forêt, les taxons d'ongulés brouteurs (« grazer ») vont commencer à remplacer les ongulés se nourrissant de feuillages et de jeunes pousses (« browser » ; Fig. 25 ; Hulbert & MacFadden 1991 ; Janis et al. 1998, 2000, 2002, 2004, 2008). Les prédateurs vont se diversifier au sein des Ursidae (migration des Hemicyoninae depuis l'Eurasie) et des Carniformia (Borophaginae, Amphicyoninae [migrant eurasiatique] ; Van Valkenburgh 1991 ; 2007 ; Hunt 1998). La niche écologique



Figure 23. Illustration de la quatrième strate faunique, la faune Oligocène. Familles, sous-familles et genres de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Un entelodontidae ; dans l'arbre un Nimravinae ; a son pied un Daphoeninae ; s'approchant de l'étang, un Bothriodontinae, deux Peobrotheriidae ; au fond une famille d'Oreodontinae ; et dans l'étang un Tapiridae ; au premier plan un Rhinocerotidae passe devant un arbre abritant une famille d'Hesperocyoninae.

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Sciuridae Aplodontidae Moschidae	Moschidae	Procyonidae		
Grand (> 25 Kg)	Merycodontinae Ticholeptinae Anchiteriinae Synthetoceratinae Miolabinae & Camelinae Chalicotheriidae Cranioceratinae Hesperhyinae	Equinae Merycodontinae		Hemicyoninae Borophaginae Mustelidae	Amphicyoninae

Table 5. Répartition des familles et sous-familles constituant la cinquième strate évolutive (Miocène) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.

occupée par les Feliformia à l'Oligocène (Nimravinae) semble inoccupée au Miocène inférieur (migration des Barbourofelidae depuis l'Eurasie au Clarendonien et à l'Hemphillien [fin du Miocène moyen-Miocène supérieur] ; Janis et al. 1998 ; Morlo 2006 ; Zhanxiang 2003). Durant cette période appelée « cat-gap » (Wesley-Hunt 2005), elle est exploitée par les Mustelidae où le genre Megalictis peut attendre 2 mètres de long pour plus de 100 kg, avec une mâchoire capable de broyer les os, et donc adaptée au charognage (Hunt & Skolnick 1996 ; Valenciano et al. 2016).

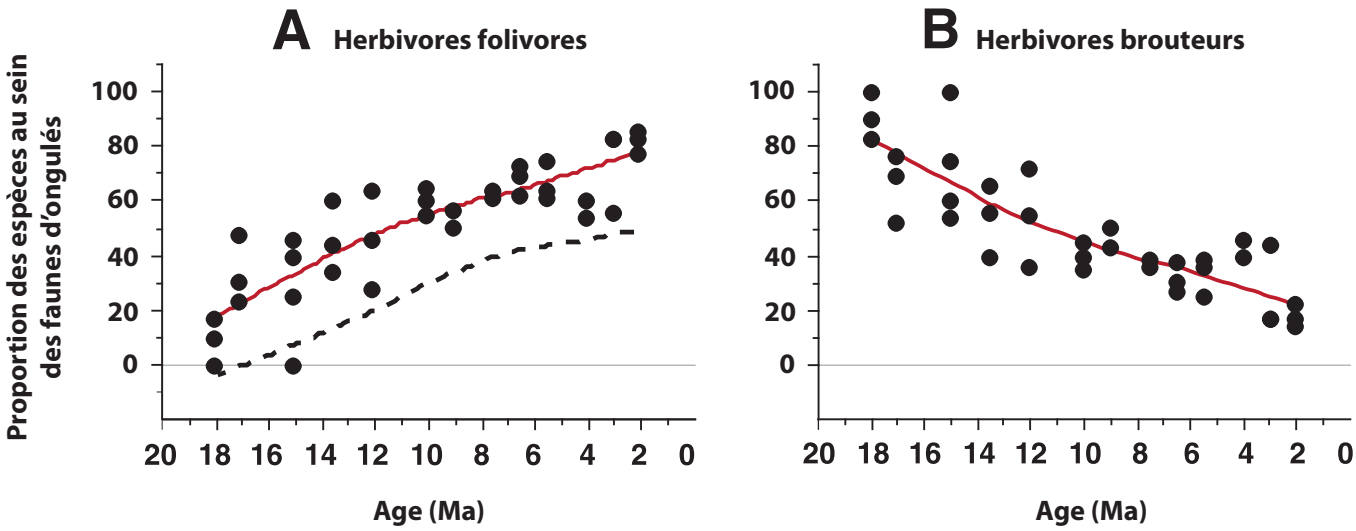


Figure 25. Evolution des faunes d'ongulés des grandes plaines centrales au cours du Miocène et du Pliocène (37 localités sont échantillonées). (A) : Proportion des espèces d'herbivores brouteurs au sein des faunes d'ongulés ; la ligne en pointillé correspond aux seules espèces hypsodontes. (B) Proportion des espèces folivores au sein des faunes d'ongulés (modifié d'après Janis et al. 2000).



Fig. 24 Illustration de la cinquième strate faunique, la faune Miocène. Familles, sous-familles et genres de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Un Amphicyoninae court de l'autre côté de la rivière ; au premier plan un Borophaginae fait face à un Procyonidae ; un groupe de Merycodontinae et un groupe de Moschidae paissent à côté d'un Synthetoceratinae (Synthetoceras) tandis qu'un grand Mustelidae (Aelurocyon) passe en nageant. ; au dernier plan deux Protolabinae (Protolabis) sont observés par un Ursidae depuis la rive opposée ; un Hesperhyinae ; un groupe de Equinae et un groupe de Ticholeptinae ; au premier plan un Craniocerатinae (Procranioceras).

(vii) Sixième strate faunique : Pliocène-Pléistocène

A la fin du Miocène inférieur, pendant le MMCO (~17-15 Ma ; Zachos et al. 2001), tandis que les groupes apparus à l'Oligocène se diversifient, une nouvelle strate faunique commence à se diversifier (Fig. 15F). Elle est constituée de nombreux groupes ayant migré depuis l'Eurasie, comme les Felinae, les Procyonidae, les Mustelinae, les Antilocaprinae et les Gomphotheriidae (Fig. 26 ; Table 6 ; Janis et al. 1998 ; Figueirido et al. 2012). Cette nouvelle faune va atteindre son maximum de diversité vers 3.5 Ma, lors du réchauffement du Pliocène « moyen », puis décliner par la suite lorsque la tendance globale au refroidissement aboutira à la mise en place des alternances glaciaires-interglaciaires, vers 3-2,5 Ma (Fig. 10 ; Zachos et al. 2001, 2008).

	Consommateur primaire Herbivore folivore	Consommateur primaire Herbivore brouteur	Consommateur secondaire Petit carnivore Insectivore omnivore	Consommateur secondaire Carnivore exclusif	Consommateur secondaire Grand carnivore exclusif charognard omnivore
Petit (< 25 Kg)	Sciuridae Aplodontidae Caviidae		Procyonidae	Mustelinae	
Grand (> 25 Kg)	Gomphotheriidae Glyptodontidae Megatheriidae	Camelinae Antilocaprinae Equinae Bovidae Cervidae	Tayassuinae	Felinae	Machairodontinae

Table 6. Répartition des familles et sous-familles constituant la sixième strate évolutive (Pliocène-Pleistocène) au sein des différentes guildes écologiques. Les taxons en vert sont arboricoles/grimpeurs, les taxons en marron sont marcheurs/courreurs, les taxons vert et marron englobent des genres/espèces arboricoles et des genres/espèces marcheurs.

Les groupes de ruminants modernes d'Amérique du Nord, comme les Cervidae (les premiers genres découvert en Amérique du Nord : *Bretzia* et *Odocoileus* au Blancien ; famille des Cerf de Virginie [*Odocoileus virginiensis*] ; Cerf mulet [*Odocoileus hemionus*] ; Wapiti [*Cervus canadensis*] ; Elan [*Alces alces*] et du caribou [*Rangifer tarandus*]), les Antilocaprinae (sous-famille du « Pronghorn » ; Hemphillien), les Bovidae (encore limité à la fin du Pliocène à un seul genre : *Neotragoceras*), ainsi que le genre *Equus* (Blancien inférieur : ~4.5 Ma) apparaissent au sein de cette strate faunique à la fin du Miocène et au Pliocène (Janis et al. 1998). Chez les artiodactyles, les camelidae se diversifient également à la fin du Miocène, donnant de très grandes formes comme *Megacamelus* et *Titanotylopus* (3.5 m de haut). Au côté de ces groupes existant encore aujourd'hui en Amérique du Nord, plusieurs taxons de Proboscidiens vont arriver en Amérique du Nord depuis l'Eurasie durant le Miocène, puis disparaitre au début du Pliocène (p. ex., *Amebelodon*, un genre aux incisives inférieures très dérivées) et à la fin du Pleistocène



Figure 26. Illustration de la sixième strate, la faune Pliocène-Pleistocène. Familles et sous-familles de mammifères illustrées (de haut en bas puis de gauche à droite) : Harde de Cervidae (Bretzia), Megatheriidae, groupe de Felinae (Smilodon), Procyonidae sur le dos d'un Gomphotheriidae (Stegomastodon), Mammutus, groupe de Tayassuinae, un Gomphotheriidae (Amebelodon) s'abreuvant à côté de Camelidae (Gigantocamelus), petit groupe d'Antilocaprinae (Lingoceros) derrière deux Equidae (Pliohippus), un Glyptodontidae et un Mustelidae (Spilogale).

(p. ex., *Gomphoterium*) (Lambert & Shoshani 1998). A la toute fin du Miocène (Hemphillien), la mégafaune d'herbivore est aussi constituée de tatous (Glyptodontidae), de paresseux terrestres géants (Megalonychidae et Megatheriidae) ainsi que de grands rongeurs caviomorphes (Caviidae) colonisant le sud du continent (SP, SB, CC, GC ; Fig. 7) tout comme les régions côtières de hautes altitudes (NP ; Fig . 7) depuis l'Amérique du Sud durant le Grand Echange Biotique Américain (« Great American Biotic Interchange », dont la phase principale a lieu durant le Pliocène supérieur, vers 3 Ma ; Gunnell & Rose 2008).

A la fin du Miocène (8-5,5 Ma) l'augmentation de l'aridité liée au refroidissement climatique global et à la mise en place d'une ombre pluviométrique sur les grandes plaines nord-américaines va transformer les savanes boisées en savanes ouvertes (Axelrod 1985). Durant cette période la composition isotopique des paléosols et de l'émail dentaire des taxons brouteurs change, en réponse au remplacement de la végétation en C_3 par un couvert herbeux en C_4 (MacFadden & Cerling 1994 ; Wang et al. 1994 ; Retallack 1997, 2001 ; Janis et al. 2004). Ce changement floristique est associé à un changement de composition des guildes écologiques au cours du Miocène (Fig. 24). A partir du Miocène supérieur, la majorité des taxons d'herbivores sont désormais des brouteurs d'herbes, contrairement aux strates faunniques précédentes.

Au total, l'évolution des principales guildes écologiques associées aux strates fauniques ainsi qu'aux poly-cohortes de prénaissance et de survie permet de dégager des tendances générales au sein de l'histoire évolutive des mammifères nord-américains durant le Cénozoïque. A partir de l'Eocène, après l'EECO (52-50 Ma), le climat global va commencer à se refroidir. A l'échelle du Cénozoïque, les précipitations vont faiblir et les environnements vont être de plus en plus ouverts, passant dans les grandes régions centrales (NP, CP, SP, NB) de forêts tropicales à paratropicales (Eocène) à des forêts tempérées (Oligocène-MMCO) puis à des savanes d'abord boisées (Miocène moyen) et finalement ouvertes (Miocène supérieur-Pliocène). Par strates fauniques successives, les mammifères vont s'adapter à ces changements environnementaux et floristiques. Au Paléocène et à l'Eocène inférieur la majorité des taxons sont arboricoles ; après l'EECO les taxons terrestres vont progressivement devenir majoritaire. De la même façon la taille moyenne des taxons va augmenter au fil du temps : au Paléocène les taxons de plus de 25 kg sont rares, tandis qu'ils deviennent plus nombreux à partir de l'Oligocène. Enfin, à partir du Miocène supérieur de nombreux taxons d'herbivores sont désormais classés au sein d'une nouvelle guilde écologique : les herbivores brouteurs d'herbe.

V La base de données des mammifères nord-américains

Durant ce travail de thèse, l'évolution des mammifères nord-américains a été étudiée via deux approches complémentaires : une macroévolutive et l'autre macroécologique. Ces deux perspectives nécessitent la construction d'un registre temporel spatialisé d'occurrences (i.e., compte-tenu des données disponibles, de présence/absence) afin d'observer les dynamiques évolutives (Alroy 1996 ; Alroy et al.

2000 ; Barnosky & Carrasco 2002) et la variabilité géographique (Davis 2005 ; van Dam 2006 ; Costeur & Legendre 2008a,b) associées à ces peuplements. Pour répondre à ce besoin, une base de données référençant les présences des espèces de mammifères nord-américains sur l'ensemble du Cénozoïque a été constituée à partir des ouvrages de référence de Janis et al. (1998, 2008). Les paléo-coordonnées de ces occurrences ont été déterminées à partir de la position des différentes formations et localités fossilifères d'Amérique du Nord telles qu'indiquées dans la littérature (Janis et al. 2008 : pp. 694-758). Sur cette base, les pages suivantes sont consacrées à la présentation de la structure, de l'organisation et de l'utilisation de cette base de données géoréférencée des mammifères cénozoïques nord-américains.

A. Aspect général de la base de données :

Le logiciel utilisé pour construire cette base de données à partir des ouvrages de Janis et al. (1998, 2008) est FileMaker (FileMaker Pro 13). Ce choix est justifié par la grande simplicité d'utilisation de ce dernier, à la fois pour la construction de la base de données mais également pour son utilisation. Un aperçu général de l'interface utilisateur de la base de données est visible sur la Figure 27.

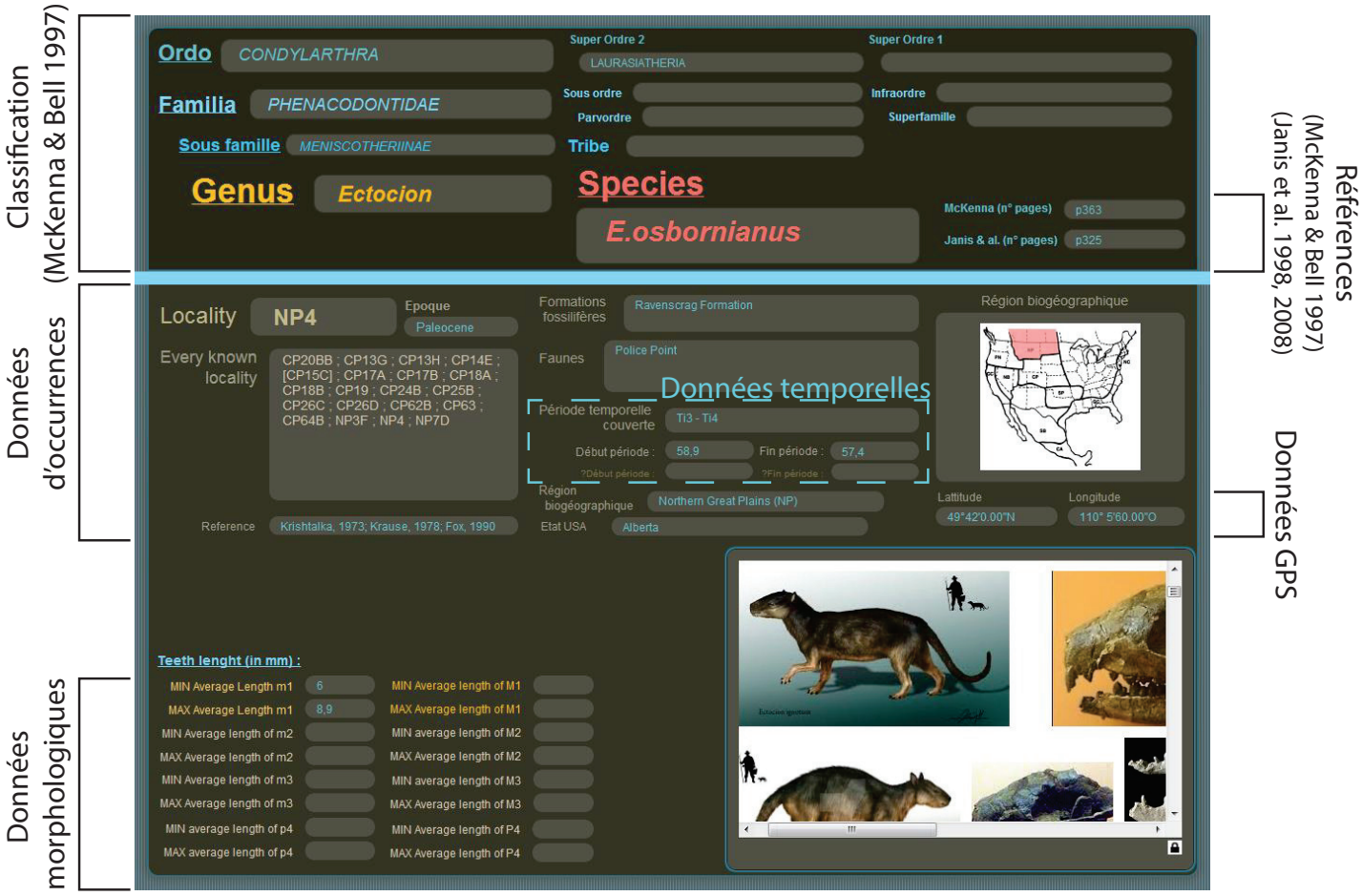


Figure 27. Interface utilisateur de la base de données des mammifères cénozoïques nord-américains.

La base de données se décompose en deux parties : la partie supérieure de l'écran présente la classification de l'enregistrement visionné, suivant McKenna & Bell (1997). Un enregistrement correspond à une entrée

au sein de la base de données, c'est-à-dire une présence d'espèce (ou d'un genre si l'identification au rang spécifique est incertaine) au sein d'une localité fossilifère. Dans l'exemple illustré Figure 27, l'enregistrement visualisé concerne *Ectocion osbornianus*, un Condylarthre de la famille des Phenacodontidae. La partie inférieure de l'écran résume les informations temporelles, géographiques et morphologiques associées à l'enregistrement affiché. Dans cet exemple, l'enregistrement d'*Ectocion osbornianus* correspond à la présence de restes fossiles dans la localité nommée NP4 pour Northern Plain (4), appartenant à la formation « Ravenscrag » localisée en Alberta, dont les coordonnées exactes sont : 49.42° de latitude Nord et 110.5° de longitude Ouest (Krishtalka 1973 ; Krause 1978). La bibliographie associée à cet enregistrement/ localité/formation est elle aussi visible. Cette localité fossile est datée (par biostratigraphie ; Fig. 10) du Paléocène, et plus précisément des biochrons Ti3 ou Ti4 au sein de l'âge mammalien Tiffanien (NALMA). Les âges absolus encadrant ces deux biochrons sont aussi précisés : la base du Ti3 est datée à 58.9 Ma et le toit du Ti4 à 57.4 Ma. En bas à gauche de la Figure 27, les données morphologiques enregistrées sont présentées sous forme de plusieurs longueurs dentaires : celles des molaires supérieures et inférieures ainsi que celle de la prémolaire P4. Ces données sont des moyennes au niveau de l'espèce (Janis et al. 1998, 2008). Dans cet exemple, l'espèce Ectocion osbornianus possède des premières molaires inférieures (m1) d'une longueur moyenne comprise entre 6 et 8.9 mm. Suivant leur nature, ces données morphométriques peuvent ensuite être utilisées pour des études de disparité (= diversité morphologique), ou encore pour estimer le poids moyen des individus associés à chaque enregistrement/espèce (Creighton 1980 ; Legendre & Roth 1988 ; Fortelius 1990 ; Hopkins 2008).

B. Etat d'avancement de la base de données

Dans son état actuel, la base de données (dont la construction a débuté dès Septembre 2013) permet l'extraction de plusieurs types de données :

- présence des taxons enregistrée à l'échelle des localités fossilifères, des régions biogéographiques et du continent ;
- classification des taxons ;
- géolocalisation des localités fossilifères ;
- dimensions dentaires (registre complet uniquement pour les ongulés).

En l'état, la base de données des mammifères nord-américains permet d'observer les variations spatiales et temporelles de la richesse taxinomique et de la taille des mammifères (ongulés) sur l'ensemble du Cénozoïque (Fig. 28, 29,30 ; Table 7).

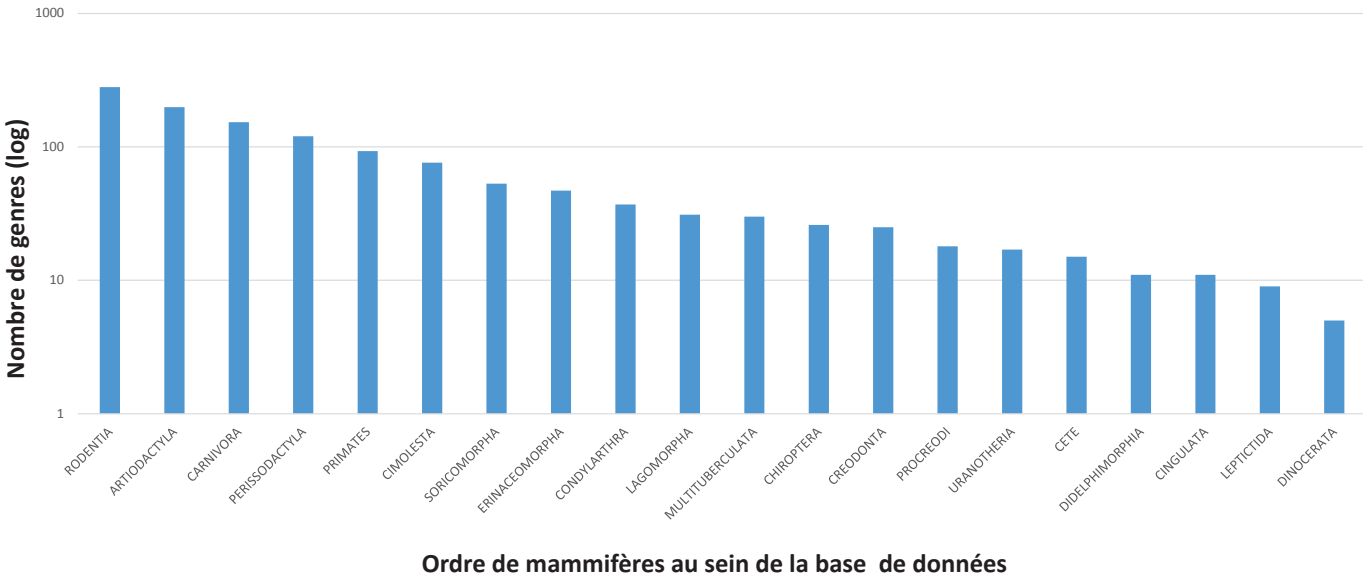


Figure 28. Histogramme représentant la distribution du nombre de genres (échelle log) par ordre au sein de la base de données.

Code région bio.	CP	SB	NP	CC	GC	NB	PN	SP	NC	WM	CA	EM	HA
Nbr. localités	385	192	157	114	89	88	64	18	12	11	11	4	4

Table 7. Nombre de localités par région biogéographique au sein de la base de données (Fig. 7).

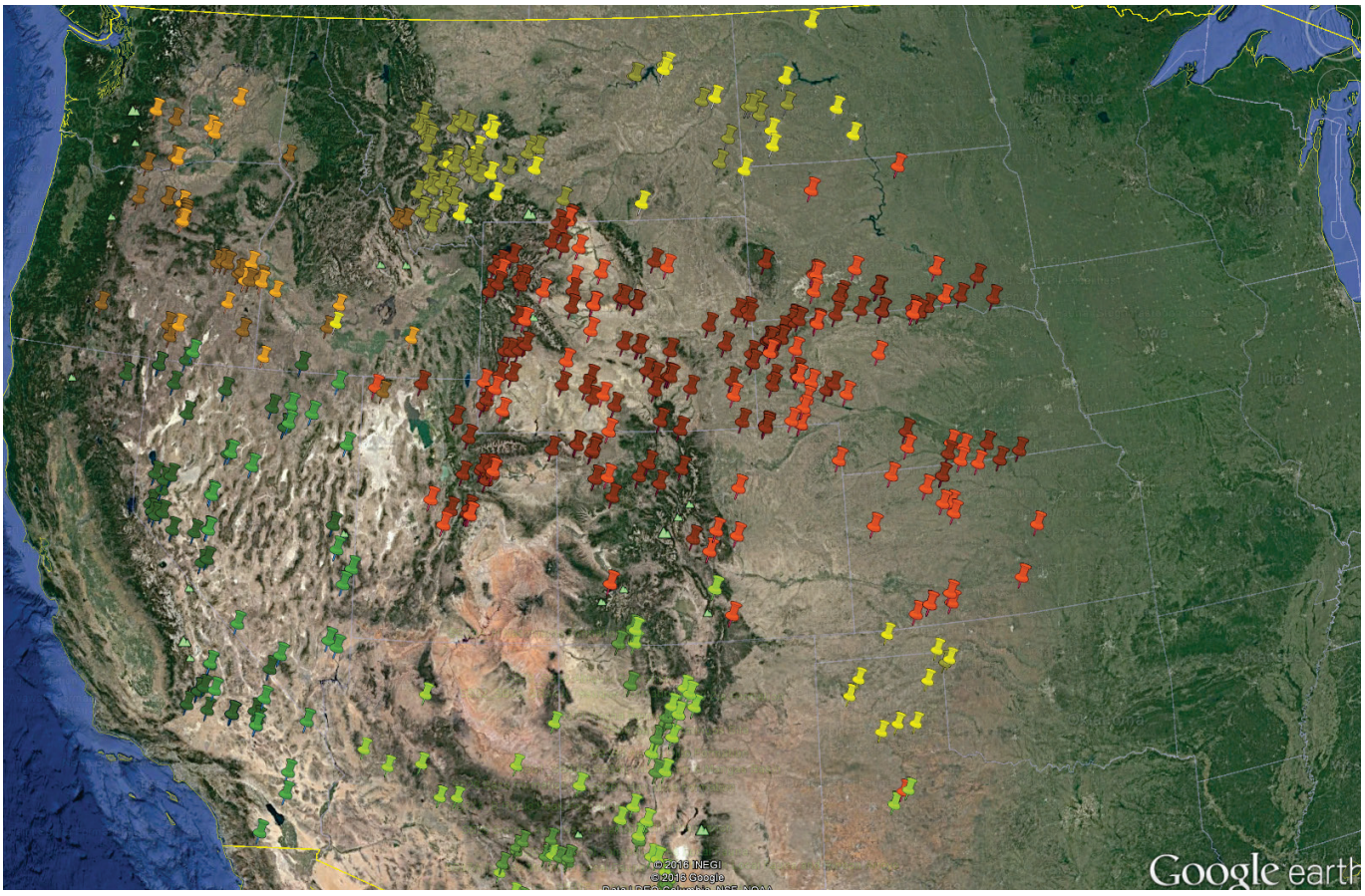


Figure 29. Emplacements géoréférencés des localités de 5 grandes régions biogéographiques. Orange : Nord de la côte Ouest (PN), Vert foncé : Nord du grand bassin (CC), Jaune : Nord des grandes plaines (NP), Rouge : centre des grandes plaines (CP), Vert clair : Sud du grand bassin (SB).

C. Structure et organisation de la base de données :

Une base de données FileMaker est constituée d'un réseau de fichiers liés entre eux par des mots-clefs. Le type de fichier principalement utilisé dans notre base de données est le tableur Excel. Dans la base de données développée pour les mammifères nord-américains, sept tableaux différents sont liés par deux types de mots-clefs : le nom des taxons (l'espèce ou le genre), et/ou le code des localités (Fig. 30).

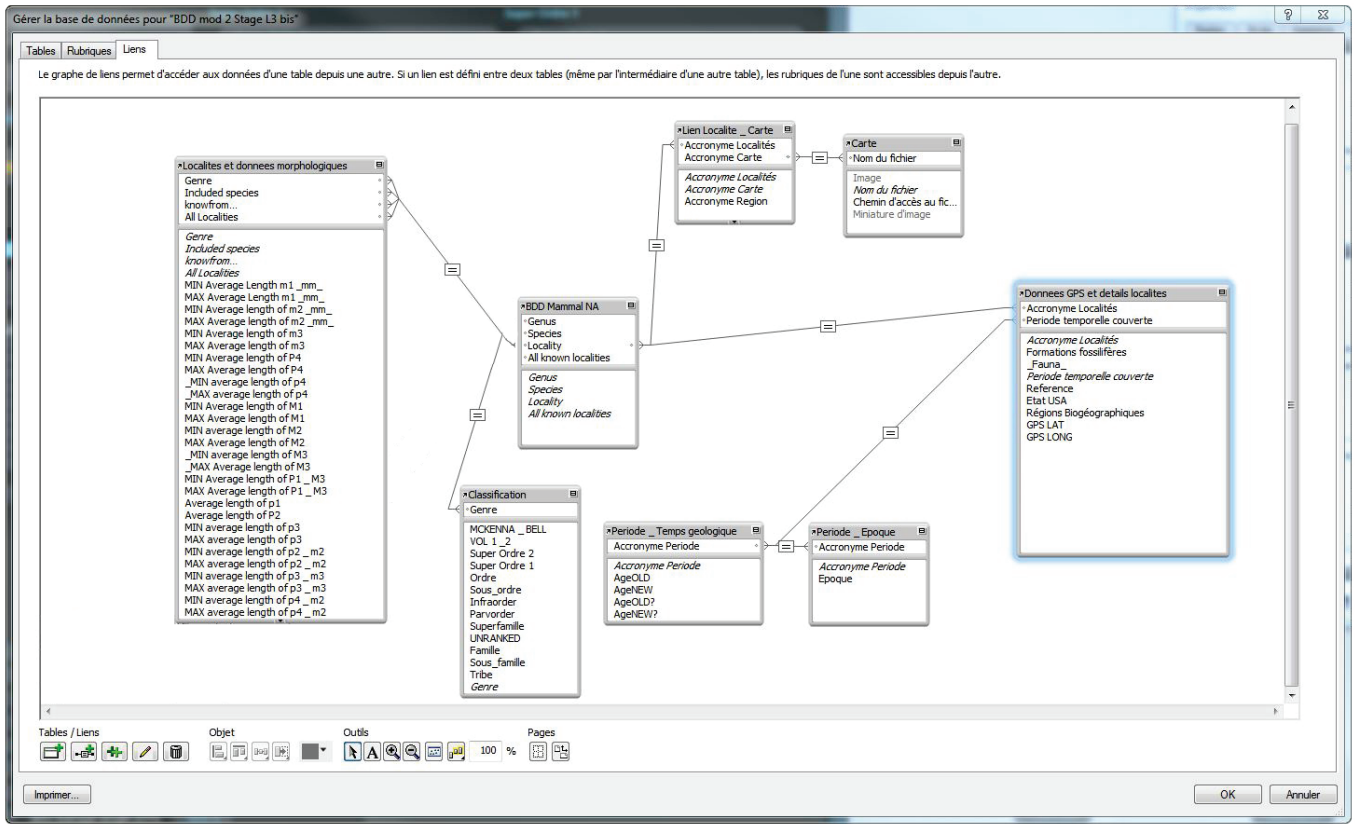
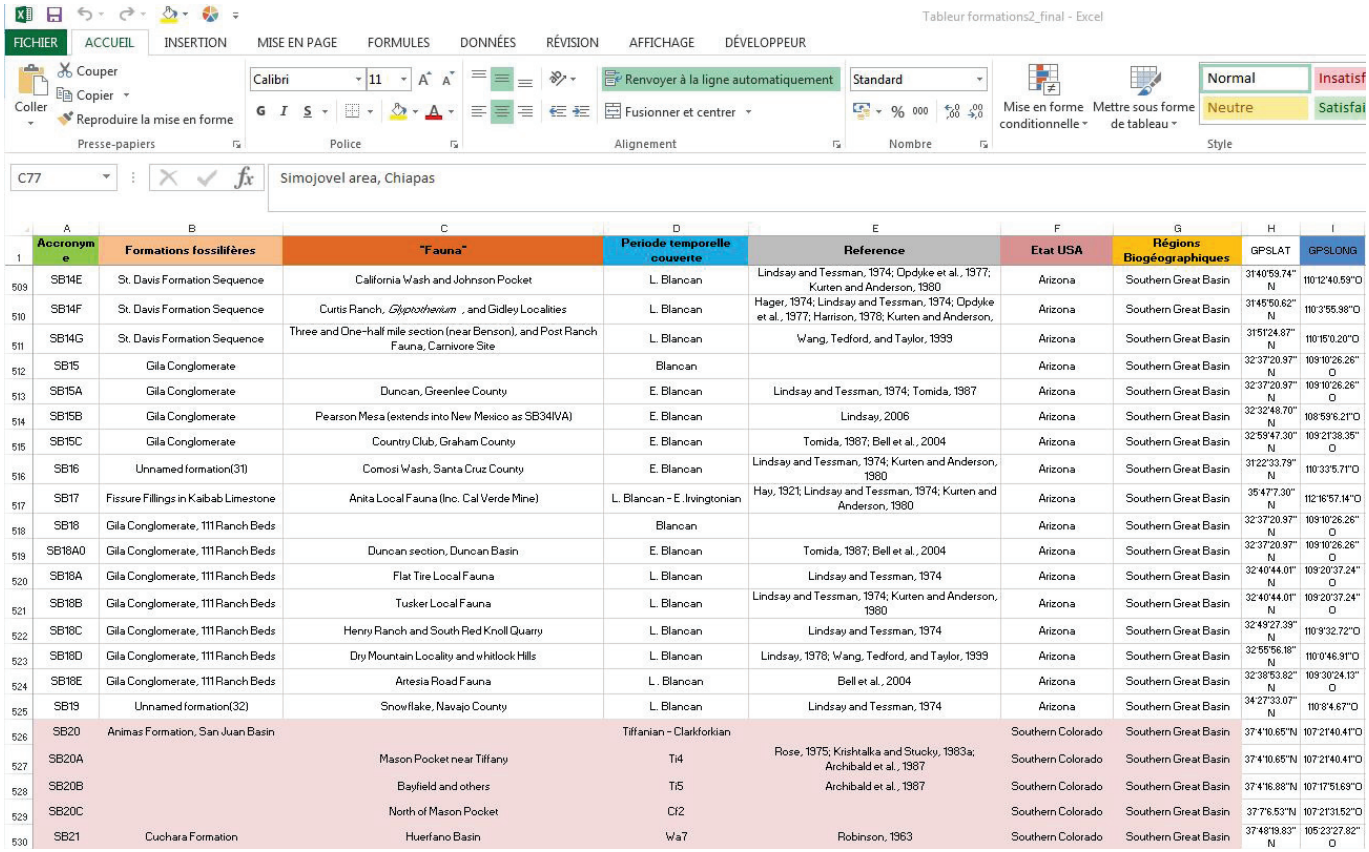


Figure 30. Organisation des liens dynamiques entre les différentes tables constituant la base de données.

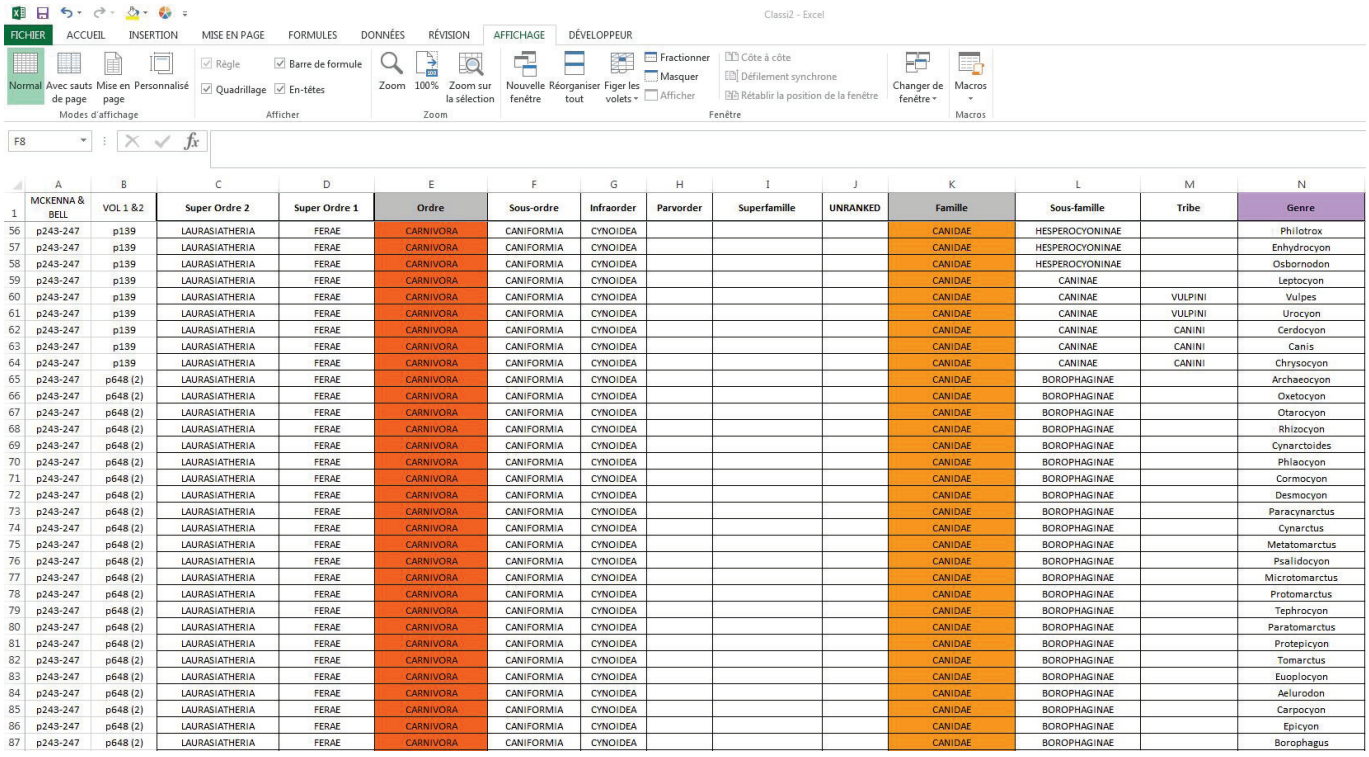
Ainsi, pour chaque enregistrement (i.e., chaque présence d'un taxon dans une localité) au sein de la base de données, le nom du taxon ainsi que le code de la localité où il est enregistré vont être relevés et recherchés au sein de tous les tableaux liés à la base de données. De ces différents tableaux, toutes les informations (taxinomiques, géographiques, morphologiques) associées aux codes de la localité et au nom du taxon seront importées et visibles sur la page-écran de la base de données. Dans l'exemple précédent (Fig. 27), le code de localité (NP4) va permettre de retrouver dans les différents tableaux : ses coordonnées (latitude et longitude) ; son âge (début et fin du/des biochron(s) associé(s) à la localité) ; sa région biogéographique, etc. (Fig. 31). Toujours dans ce premier exemple, le nom de genre *Ectocion* sera lié à un super-ordre, un ordre, une famille, une sous-famille et une tribu au sein d'un même tableau organisé par nom de genres, ainsi qu'à un numéro de page renvoyant à McKenna et al. (1997) (Fig. 32). De la même façon, le nom d'espèce *osbornianus*, associé au nom de genre *Ectocion*, va permettre de retrouver au sein d'un autre tableau : (1) la longueur minimale et maximale des molaires et prémolaires inférieures ; (2) la

longueur minimale et maximale des molaires et prémolaires supérieures ; (3) la page correspondant à cette espèce dans Janis et al. (1998, 2008) ; (4) la liste de l'ensemble des localités où *Ectocion osbornianus* est enregistré (Fig. 33).



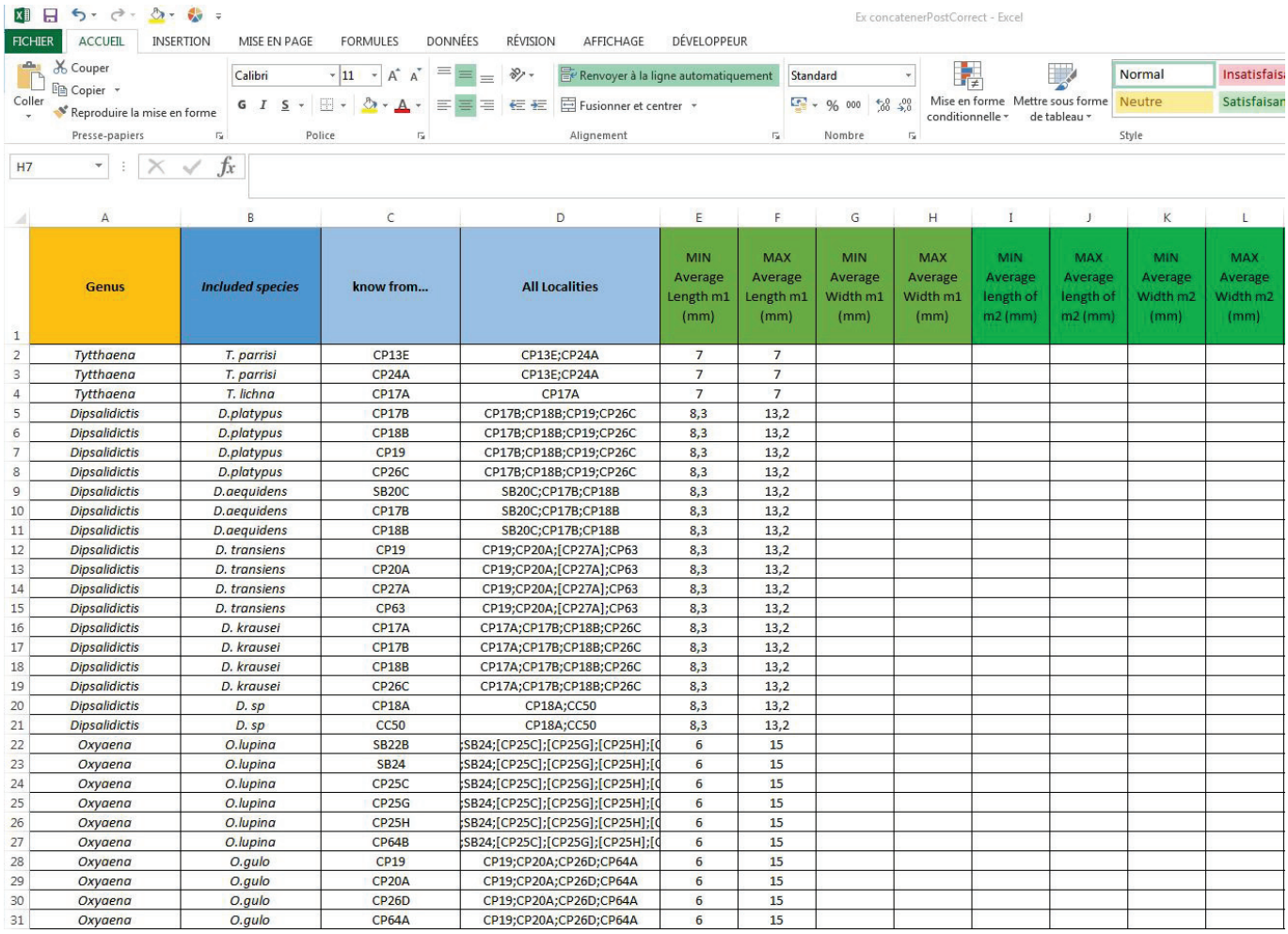
	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	Acronyme	Formations fossilifères	"Fauna"	Periode temporelle couverte	Reference	Etat USA	Régions Biogéographiques	GPSLAT	GPSLONG
509	SB14E	St. Davis Formation Sequence	California Wash and Johnson Pocket	L. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974; Opdyke et al., 1977; Kurten and Anderson, 1980	Arizona	Southern Great Basin	31°40'59.74" N	110°12'40.59"O
510	SB14F	St. Davis Formation Sequence	Curtis Ranch, *Glyptotherium* , and Gidley Localities	L. Blancan	Hager, 1974; Lindsay and Tessman, 1974; Opdyke et al., 1977; Harrison, 1978; Kurten and Anderson,	Arizona	Southern Great Basin	31°45'50.62" N	110°3'55.98"O
511	SB14G	St. Davis Formation Sequence	Three and One-half mile section (near Benson), and Post Ranch Fauna, Carnivore Site	L. Blancan	Wang, Tedford, and Taylor, 1999	Arizona	Southern Great Basin	31°51'24.87" N	110°15'0.20"O
512	SB15	Gila Conglomerate		Blancan		Arizona	Southern Great Basin	32°37'20.97" N	109°10'26.26" O
513	SB15A	Gila Conglomerate	Duncan, Greenlee County	E. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974; Tomida, 1987	Arizona	Southern Great Basin	32°37'20.97" N	109°10'26.26" O
514	SB15B	Gila Conglomerate	Pearson Mesa (extends into New Mexico as SB34IVA)	E. Blancan	Lindsay, 2006	Arizona	Southern Great Basin	32°32'48.70" N	108°59'6.21"O
515	SB15C	Gila Conglomerate	Country Club, Graham County	E. Blancan	Tomida, 1987; Bell et al., 2004	Arizona	Southern Great Basin	32°59'47.30" N	109°21'38.35" O
516	SB16	Unnamed formation(31)	Comosi Wash, Santa Cruz County	E. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974; Kurten and Anderson, 1980	Arizona	Southern Great Basin	31°22'33.79" N	110°33'5.71"O
517	SB17	Fissure Fillings in Kaibab Limestone	Anita Local Fauna (Inc. Cal Verde Mine)	L. Blancan - E. Irvingtonian	Hay, 1921; Lindsay and Tessman, 1974; Kurten and Anderson, 1980	Arizona	Southern Great Basin	35°47'7.30" N	112°16'57.14"O
518	SB18	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds		Blancan		Arizona	Southern Great Basin	32°37'20.97" N	109°10'26.26" O
519	SB18A0	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Duncan section, Duncan Basin	E. Blancan	Tomida, 1987; Bell et al., 2004	Arizona	Southern Great Basin	32°37'20.97" N	109°10'26.26" O
520	SB18A	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Flat Tire Local Fauna	L. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974	Arizona	Southern Great Basin	32°40'44.01" N	109°20'37.24" O
521	SB18B	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Tusker Local Fauna	L. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974; Kurten and Anderson, 1980	Arizona	Southern Great Basin	32°40'44.01" N	109°20'37.24" O
522	SB18C	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Henry Ranch and South Red Knoll Quarry	L. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974	Arizona	Southern Great Basin	32°49'27.39" N	110°9'32.72"O
523	SB18D	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Dry Mountain Locality and whitlock Hills	L. Blancan	Lindsay, 1978; Wang, Tedford, and Taylor, 1999	Arizona	Southern Great Basin	32°55'56.18" N	110°0'46.91"O
524	SB18E	Gila Conglomerate, 111 Ranch Beds	Artesia Road Fauna	L. Blancan	Bell et al., 2004	Arizona	Southern Great Basin	32°38'53.82" N	109°30'24.13" O
525	SB19	Unnamed formation(32)	Snowflake, Navajo County	L. Blancan	Lindsay and Tessman, 1974	Arizona	Southern Great Basin	34°27'33.07" N	110°8'4.67"O
526	SB20	Animas Formation, San Juan Basin		Tiffanian - Clarkforkian		Southern Colorado	Southern Great Basin	37°4'10.65"N	107°21'40.41"O
527	SB20A		Mason Pocket near Tiffany	Ti4	Rose, 1975; Krishtalka and Stucky, 1983a; Archibald et al., 1987	Southern Colorado	Southern Great Basin	37°4'10.65"N	107°21'40.41"O
528	SB20B		Bayfield and others	Ti5	Archibald et al., 1987	Southern Colorado	Southern Great Basin	37°4'16.88"N	107°17'51.63"O
529	SB20C		North of Mason Pocket	Cf2		Southern Colorado	Southern Great Basin	37°7'6.53"N	107°21'31.52"O
530	SB21	Cuchara Formation	Huerfano Basin	Wa7	Robinson, 1963	Southern Colorado	Southern Great Basin	37°48'19.83" N	105°23'27.82" O

Figure 31. Extrait (L. 509 à 530 sur 1534) de la table liant les codes de localités (exemple : NP4) aux informations géographiques.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
1	MCKENNA & BELL	VOL 1 &2	Super Ordre 2	Super Ordre 1	Ordre	Sous-ordre	Infraorder	Parvorder	Superfamille	UNRANKED	Famille	Sous-famille	Tribe	Genre
56	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	HESPEROCYONINAE		Philotrox
57	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	HESPEROCYONINAE		Enhydrocyon
58	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	HESPEROCYONINAE		Osbornodon
59	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE		Leptocyon
60	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE	VULPINI	Vulpes
61	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE	VULPINI	Urocyon
62	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE	CANINI	Cerdocyon
63	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE	CANINI	Canis
64	p243-247	p139	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	CANINAE	CANINI	Chrysocyon
65	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Archaeocyon
66	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Oxetocyon
67	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Otarocyon
68	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Rhizocyon
69	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Cynarctoides
70	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Phlaocyon
71	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Cormocyon
72	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Desmocyon
73	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Paracynarctus
74	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Cynarctus
75	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Metatomarctus
76	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Psalidocyon
77	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Microtomarctus
78	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Protomarctus
79	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Tephrocyon
80	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Paratomarctus
81	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Protepicyon
82	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Tomarctus
83	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Euoplocyon
84	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Aelurodon
85	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Carpocyon
86	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Epicyon
87	p243-247	p648 (2)	LAURASIATHERIA	FERAE	CARNIVORA	CANIFORMIA	CYNOIDEA				CANIDAE	BOROPHAGINAE		Borophagus

Figure 32. Extrait (L. 56 à 87 sur 1233) de la table liant les noms de genres (exemple : Ectocion) aux autres niveaux de la classification.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
1	Genus	Included species	know from...	All Localities	MIN Average Length m1 (mm)	MAX Average Length m1 (mm)	MIN Average Width m1 (mm)	MAX Average Width m1 (mm)	MIN Average length of m2 (mm)	MAX Average length of m2 (mm)	MIN Average Width m2 (mm)	MAX Average Width m2 (mm)
2	Tytthaena	T. parrisi	CP13E	CP13E;CP24A	7	7						
3	Tytthaena	T. parrisi	CP24A	CP13E;CP24A	7	7						
4	Tytthaena	T. lichna	CP17A	CP17A	7	7						
5	Dipsalidictis	D.platypus	CP17B	CP17B;CP18B;CP19;CP26C	8,3	13,2						
6	Dipsalidictis	D.platypus	CP18B	CP17B;CP18B;CP19;CP26C	8,3	13,2						
7	Dipsalidictis	D.platypus	CP19	CP17B;CP18B;CP19;CP26C	8,3	13,2						
8	Dipsalidictis	D.platypus	CP26C	CP17B;CP18B;CP19;CP26C	8,3	13,2						
9	Dipsalidictis	D.aequidens	SB20C	SB20C;CP17B;CP18B	8,3	13,2						
10	Dipsalidictis	D.aequidens	CP17B	SB20C;CP17B;CP18B	8,3	13,2						
11	Dipsalidictis	D.aequidens	CP18B	SB20C;CP17B;CP18B	8,3	13,2						
12	Dipsalidictis	D. transiens	CP19	CP19;CP20A;[CP27A];CP63	8,3	13,2						
13	Dipsalidictis	D. transiens	CP20A	CP19;CP20A;[CP27A];CP63	8,3	13,2						
14	Dipsalidictis	D. transiens	CP27A	CP19;CP20A;[CP27A];CP63	8,3	13,2						
15	Dipsalidictis	D. transiens	CP63	CP19;CP20A;[CP27A];CP63	8,3	13,2						
16	Dipsalidictis	D. krausei	CP17A	CP17A;CP17B;CP18B;CP26C	8,3	13,2						
17	Dipsalidictis	D. krausei	CP17B	CP17A;CP17B;CP18B;CP26C	8,3	13,2						
18	Dipsalidictis	D. krausei	CP18B	CP17A;CP17B;CP18B;CP26C	8,3	13,2						
19	Dipsalidictis	D. krausei	CP26C	CP17A;CP17B;CP18B;CP26C	8,3	13,2						
20	Dipsalidictis	D. sp	CP18A	CP18A;CC50	8,3	13,2						
21	Dipsalidictis	D. sp	CC50	CP18A;CC50	8,3	13,2						
22	Oxyaena	O.lupina	SB22B	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
23	Oxyaena	O.lupina	SB24	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
24	Oxyaena	O.lupina	CP25C	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
25	Oxyaena	O.lupina	CP25G	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
26	Oxyaena	O.lupina	CP25H	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
27	Oxyaena	O.lupina	CP64B	;SB24;[CP25C];[CP25G];[CP25H];[C	6	15						
28	Oxyaena	O.gulo	CP19	CP19;CP20A;CP26D;CP64A	6	15						
29	Oxyaena	O.gulo	CP20A	CP19;CP20A;CP26D;CP64A	6	15						
30	Oxyaena	O.gulo	CP26D	CP19;CP20A;CP26D;CP64A	6	15						
31	Oxyaena	O.gulo	CP64A	CP19;CP20A;CP26D;CP64A	6	15						

Figure 33. Extrait (L. 2 à 31 sur 16699) de la table liant les noms de genres et les noms d'espèces aux informations morphologiques (longueurs dentaires) et à la liste complète des localités où cette espèce est connue.

D. Recherches conditionnelles & recherches conditionnelles croisées :

L'utilisation d'une base de données FileMaker, et notamment de cette base de données des mammifères nord-américains, débute par une recherche conditionnelle. Chacune des rubriques visibles dans la figure 27 peut servir de champs de recherche : pour cela il suffit de cliquer sur le bouton « recherche » (Fig. 27), puis d'indiquer l'objet de la recherche dans la rubrique correspondante. Par exemple, si l'on souhaite obtenir une extraction de tous les carnivores de la base de données, indifféremment de leur position géographique ou temporelle, il suffit d'écrire « Carnivora » (ou une version tronquée de ce mot) dans la rubrique « Ordo » (Fig. 34).

L'exécution de cette recherche va scinder la base de données en deux sous-ensembles : l'un comprenant tous les mammifères de l'ordre des Carnivora, et l'autre comprenant le reste des enregistrements (Fig. 35). La taille des deux sous-ensembles est visible sous la forme d'un diagramme circulaire vert : la partie claire représente la proportion d'enregistrements incluse dans la recherche au regard de l'ensemble des enregistrements. Dans l'exemple précédent (recherche dans une seule rubrique : « Ordre : Carnivora »), on remarque que 1865 enregistrements sur 16759 (11,13%) sont liés à un taxon de l'ordre des Carnivores (Fig. 35)

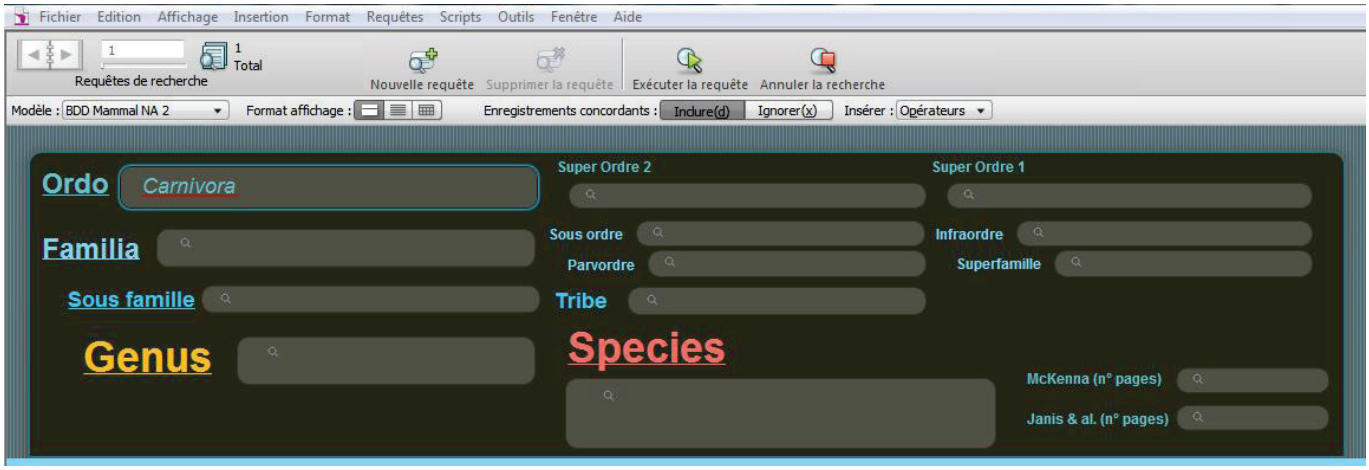


Figure 34. Exemple d'une recherche dans la base de données à partir d'une seule rubrique. Ici l'ensemble des enregistrements référencés sous l'ordre « carnivora » va être selectionné.

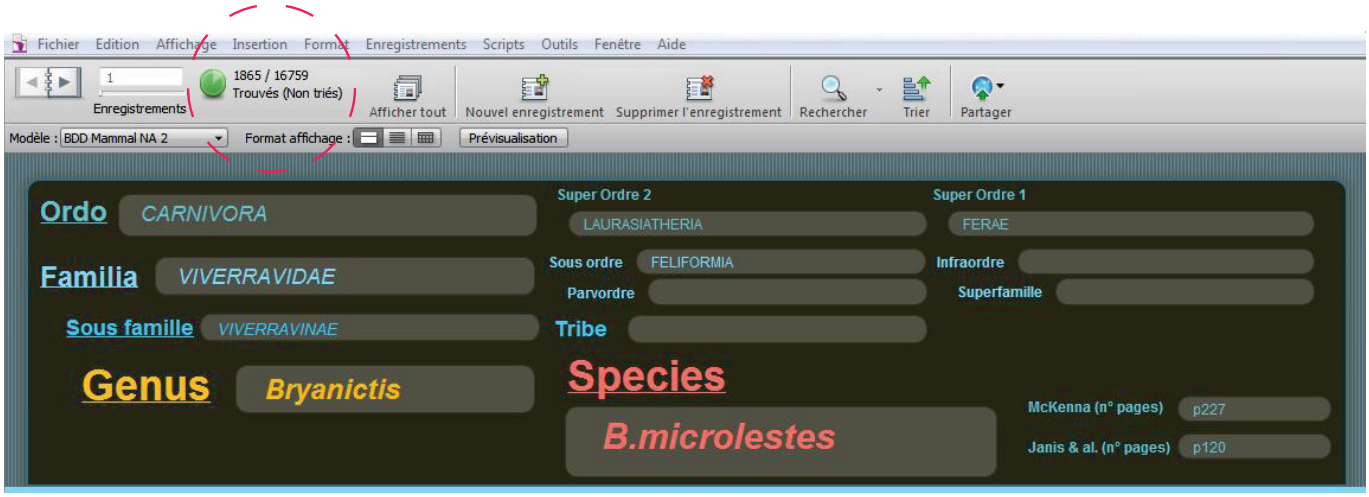


Figure 35. Après exécution de la recherche (Fig. 33) les enregistrements de carnivores (1865) sont isolés du reste de la base de données

Dans cet exemple, seule une rubrique a été utilisée comme base de requête, mais les recherches conditionnelles exécutées dans FileMaker peuvent être plus complexes, en utilisant plusieurs rubriques en même temps. Par exemple, si l'on désire trouver l'ensemble des mammifères carnivores du Miocène présents dans les Grandes Plaines centrales (CP : Fig. 7), il faut comme auparavant cliquer sur le bouton « recherche », puis remplir les trois rubriques liées à cette requête :

- « Central Great Plain » dans la rubrique « Région biogéographique » ;

- « Carnivora » dans la rubrique « Ordo » ;

- « Miocène » dans la rubrique « Epoque ».

Enfin, il est aussi possible de faire une recherche comportant un critère d'exclusion. Par exemple, si l'on désire trouver l'ensemble des carnivores sauf ceux de la famille des Viverravidae, il faut procéder en deux étapes successives au sein de la fenêtre de recherche : faire une première recherche avec « Carnivora » dans la rubrique « Ordo », puis ensuite cliquer sur « Nouvelle requête », « Ignorer » et inscrire « Viverravidae » dans la rubrique « Familia » (Fig. 36).

Ce mécanisme permet de superposer différentes conditions de recherche, qu'elles soient inclusives et/ou exclusives. Ainsi, en reprenant l'exemple des carnivores miocènes des Grandes Plaines centrales, si l'on désire ajouter à cette recherche les carnivores miocènes des Grandes Plaines du Nord, le mécanisme est le même : il suffit, suite à la première requête, de faire une « nouvelle requête » (Fig. 36) en remplissant les rubriques « Ordo » avec « Carnivora », « Epoque » avec « Miocene » et « Région biogéographique » avec « Northern Great Plain ».

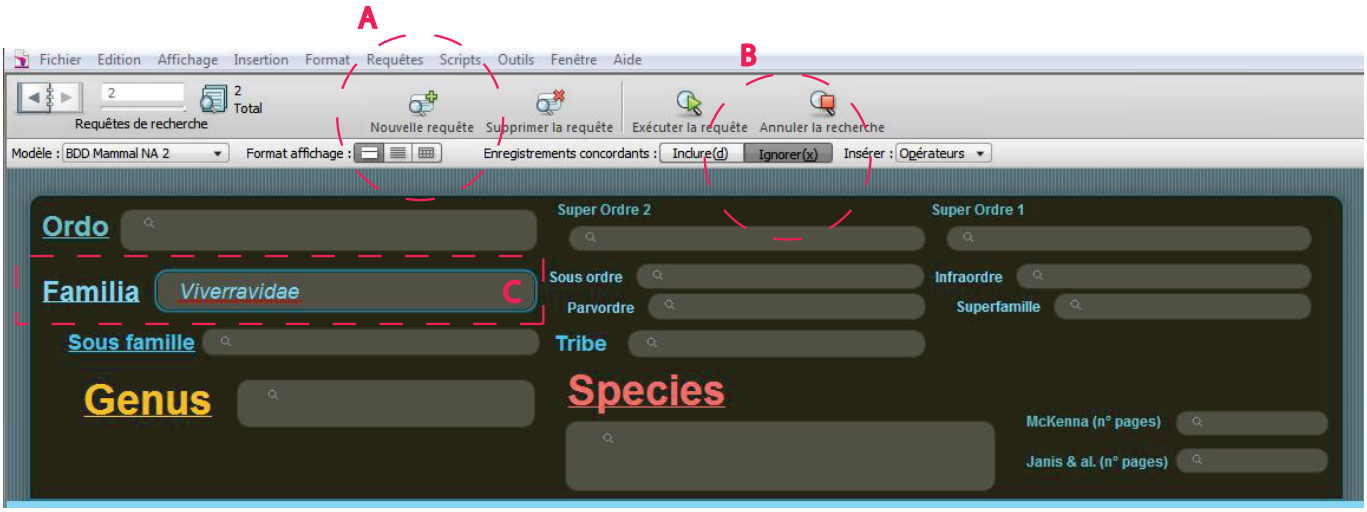


Figure 36. Exemple d'une recherche conditionnelle croisée : après avoir selectionné l'ensemble des carnivores (Fig. 34), les enregistements de taxons de la famille des Viverravidae sont exclus de la recherche.

E. Extractions de données :

Une fois le ou les sous-ensembles de données sélectionnés au sein de la base de données, les informations d'occurrences vont pouvoir être extraites sous la forme d'un tableau Excel (Fig. 37).

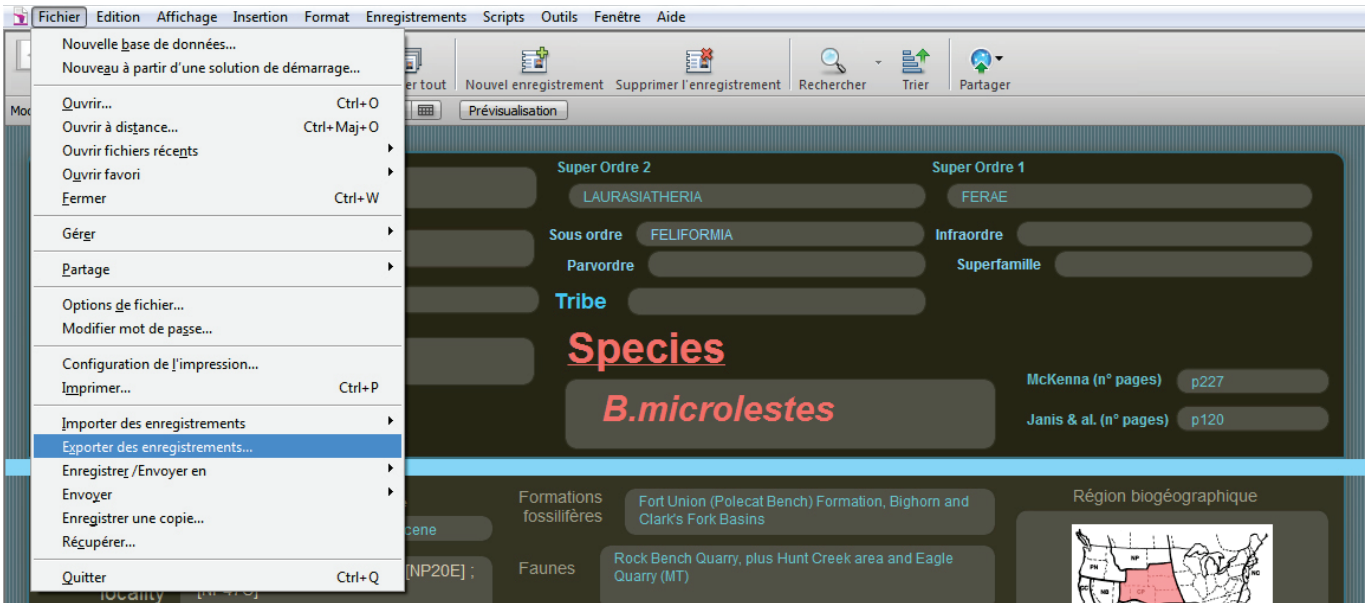


Figure 37. Exportation des enregistrements selectionnés

Cette étape permet de choisir les différentes informations qui seront extraites du sous-ensemble sélectionné au sein de la base de données, puis enregistrées. En effet, chaque ligne du fichier Excel produit par FileMaker correspond à un enregistrement, c'est-à-dire à la présence d'un taxon au sein d'une localité fossilifère. Les colonnes du fichier Excel, elles, correspondent aux différentes rubriques de la base de données. C'est en sélectionnant les différentes rubriques, et donc les différentes colonnes assemblées dans le fichier Excel produit par FileMaker, que l'opérateur peut choisir les informations qui seront extraites pour chaque présence d'un taxon au sein d'une localité (Fig. 38). Dans cet exemple, on cherche à explorer l'existence de gradients latitudinaux de diversité pour différents niveaux hiérarchiques de la classification ; on souhaite donc construire une matrice de présence Localité/Taxon incluant les données de géolocalisation de chaque localité fossilifère ainsi que la classification associée à chaque taxon terminal identifié. On va donc extraire l'ensemble de ces rubriques : « ordre » ; « sous-ordre » ; « famille » ; « sous-famille » ; « genre » ; « espèce » ; « localité » ; « GPS Latitude » ; « GPS Longitude » (Fig. 38).

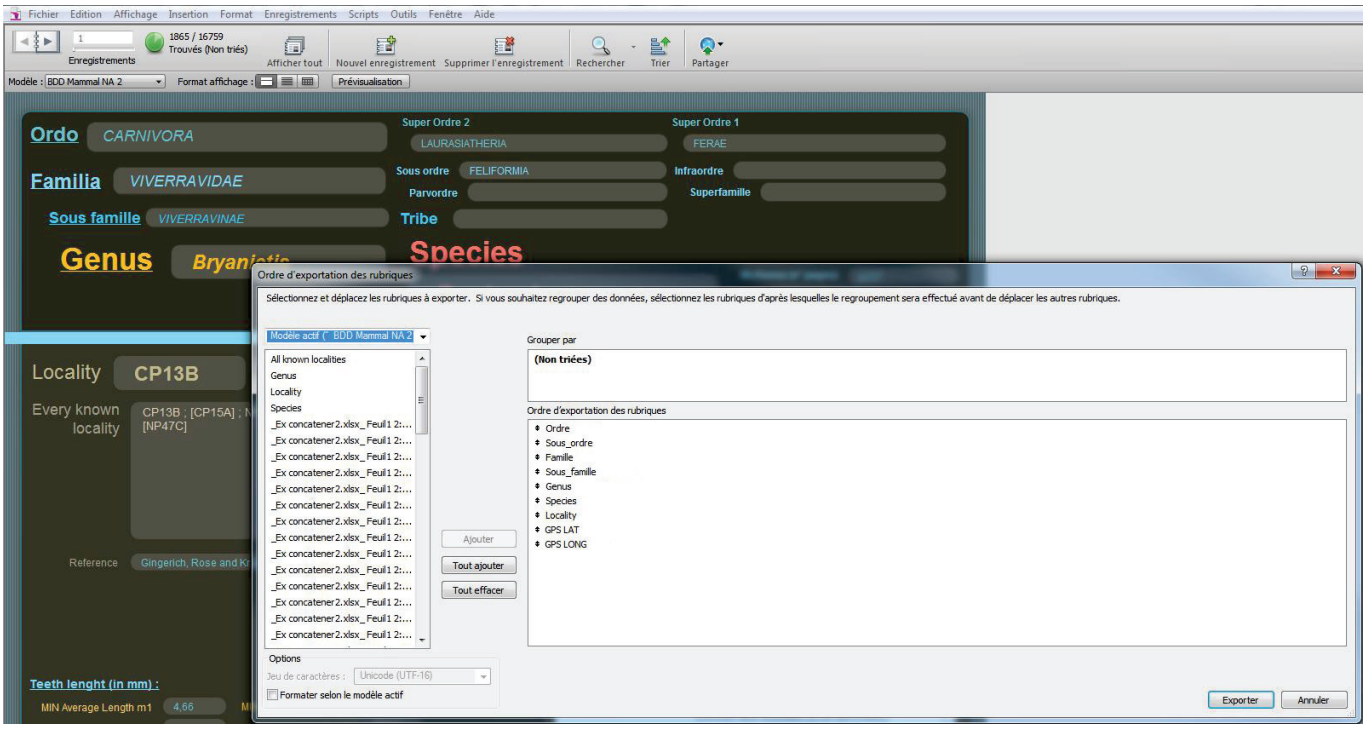
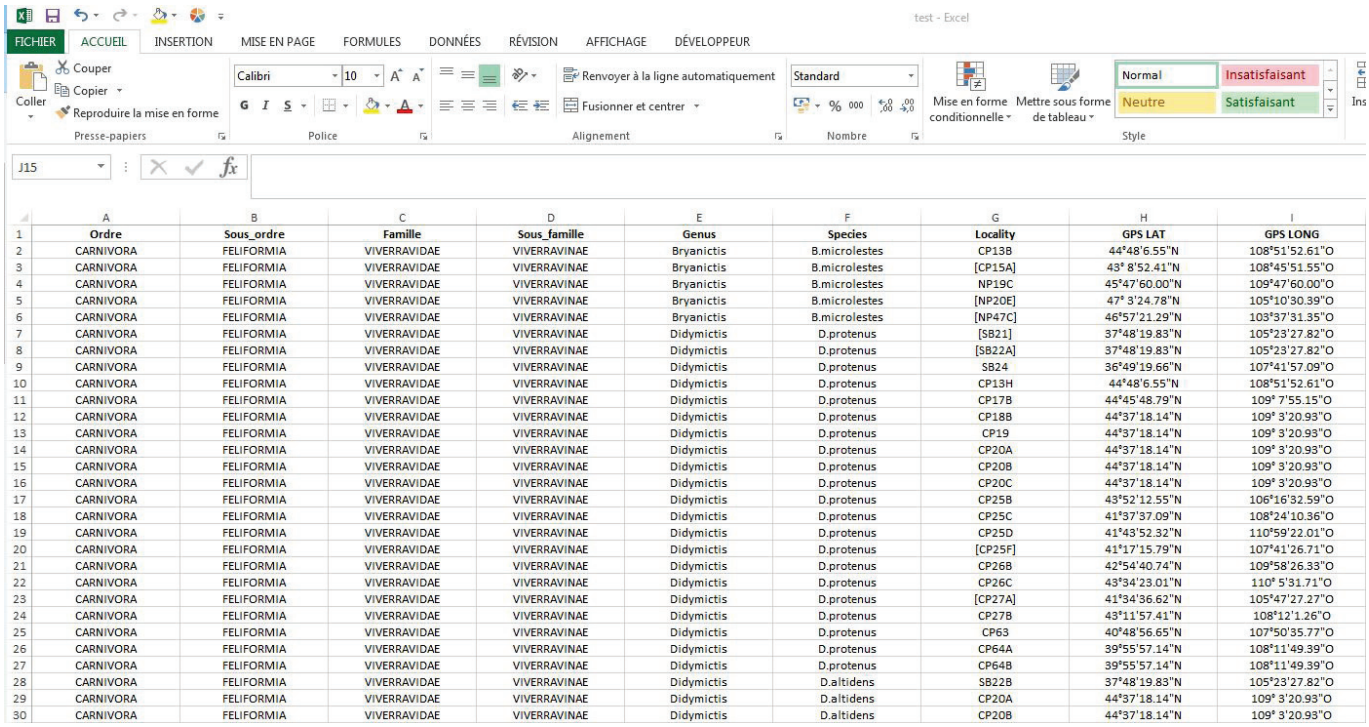


Figure 38. Extrait de la base de données : selections des rubriques à exporter au sein d'un fichier Excel.

Le fichier Excel obtenu dans l'exemple précédent, sachant qu'avait initialement été sélectionné comme sous-ensemble de la base de données l'ensemble des carnivores, ressemble *in fine* à la figure 39. On y trouve chaque niveau sélectionné pour la classification hiérarchique en colonne, ainsi que les informations de localités et leurs géolocalisations en latitude et en longitude. Chaque ligne du fichier Excel correspond à l'une des 1865 présences de carnivores recensée au sein de la base des données de mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord. A partir de ce fichier Excel, une simple routine R va permettre de générer une matrice Localité/Taxon et les informations de la base de données seront alors directement exploitables afin d'observer et d'analyser l'évolution temporelle et la variabilité géographique de la diversité des mammifères nord-américains.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	**Ordre**	**Sous_ordre**	**Famille**	**Sous_famille**	**Genus**	**Species**	**Locality**	**GPS LAT**	**GPS LONG**
2	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Bryanictis	B.microlestes	CP13B	44°48'6.55"N	108°51'52.61"O
3	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Bryanictis	B.microlestes	[CP15A]	43° 8'52.41"N	108°45'51.55"O
4	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Bryanictis	B.microlestes	NP19C	45°47'60.00"N	109°47'60.00"O
5	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Bryanictis	B.microlestes	[NP20E]	47° 3'24.78"N	105°10'30.39"O
6	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Bryanictis	B.microlestes	[NP47C]	46°57'21.29"N	103°37'31.35"O
7	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	[SB21]	37°48'19.83"N	105°23'27.82"O
8	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	[SB22A]	37°48'19.83"N	105°23'27.82"O
9	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	SB24	36°49'19.66"N	107°41'57.09"O
10	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP13H	44°48'6.55"N	108°51'52.61"O
11	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP17B	44°45'48.79"N	109° 7'55.15"O
12	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP18B	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
13	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP19	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
14	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP20A	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
15	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP20B	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
16	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP20C	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
17	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP25B	43°52'12.55"N	106°16'32.59"O
18	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP25C	41°37'37.09"N	108°24'10.36"O
19	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP25D	41°43'52.32"N	110°59'22.01"O
20	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	[CP25F]	41°17'15.79"N	107°41'26.71"O
21	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP26B	42°54'40.74"N	109°58'26.33"O
22	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP26C	43°34'23.01"N	110° 5'31.71"O
23	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	[CP27A]	41°34'36.62"N	105°47'27.27"O
24	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP27B	43°11'57.41"N	108°12'1.26"O
25	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP63	40°48'56.65"N	107°50'35.77"O
26	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP64A	39°55'57.14"N	108°11'49.39"O
27	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.protenus	CP64B	39°55'57.14"N	108°11'49.39"O
28	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.altidens	SB22B	37°48'19.83"N	105°23'27.82"O
29	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.altidens	CP20A	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O
30	CARNIVORA	FELIFORMIA	VIVERRAVIDAE	VIVERRAVINAE	Didymictis	D.altidens	CP20B	44°37'18.14"N	109° 3'20.93"O

Figure 39. Aperçu du fichier Excell produit à partir de la sélection des carnivores au sein de la base de données.

Chapitre 2 : Macroévolution

I. Exploration du registre fossile : les variations de la biodiversité en temps profonds

C'est à la fin du XVIIIème siècle, à partir des leçons d'anatomie comparée de George Cuvier, que le registre fossile apparaît comme une fenêtre ouverte sur le passé et sur des organismes aujourd'hui disparus. En démontrant que certaines formes fossilisées ne correspondaient à aucun animal connu en son temps, Cuvier introduit le concept d'extinction des espèces ; la paléontologie commence alors à prendre forme. Deux siècles plus tard, l'essor de la paléontologie et son institutionnalisation ont entrainé la découverte de centaines de millions de fossiles à travers le monde, permettant ainsi la création de vastes bases de données (ex. NOW database ; MIOMAP ; FAUNMAP ; Paleobiology database ; Sepkoski 1982, 1992 ; Janis et al. 1998, 2008 ; Sepkoski et al. 2002 ; Graham & Lundelius 2010). Depuis la fin du XXème siècle, ces données accumulées rendent possible l'estimation quantitative de la biodiversité passée ainsi que de ses variations temporelles (Harland et al. 1967 ; Raup 1972, 1992 ; Valentine 1974 ; Ager 1976 ; Sepkoski 1978, 1993, 2002 ; Sepkoski et al. 1981 ; Raup & Sepkoski 1982). Une étude majeure dans ce domaine est celle menée par Raup & Sepkoski (1982) sur les invertébrés marins, le registre fossile le plus complet à notre disposition (Jablonski et al. 2003). Sa renommée n'est pas seulement liée au fait qu'elle fut la première à illustrer quantitativement les variations de richesse taxinomique (générique et familiale) des invertébrés marins sur l'ensemble du Phanérozoïque, mais également au fait qu'elle montre que l'histoire de la vie a été affectée par 5 grandes crises d'extinction (Fig. 2). La crise Permien/Trias en est l'exemple le plus marquant. Il y a 251,9 Ma, à la limite entre le Paléozoïque et le Mésozoïque, 80-95 % des espèces marines et ~70 % des espèces terrestres disparaissent (Raup 1979 ; Raup & Sepkoski 1982 ; Stanley & Yang 1994 ; Erwin 1995). La mise en évidence des cinq grandes crises d'extinction associée aux études d'Alvarez et al. (1979, 1982) sur la crise Crétacé/Paléogène va régénérer le point de vue catastrophiste et encourager les scientifiques à s'interroger sur les mécanismes d'extinction des espèces à différentes échelles de temps géologiques, un axe de recherche resté étonnement peu exploré jusqu'alors (Raup 1992). Il en résulte de nouvelles hypothèses articulées autour de deux modes d'extinction des espèces : (1) des hypothèses pour expliquer les extinctions survenant à un rythme « normal » dans le registre fossile (« background extinctions » ; Raup & Sepkoski 1982 ; Flessa & Jablonski 1985 ; Gilinsky 1994 ; Barnosky 1994 ; Barnosky et al. 2003, 2011 ; MacCallum 2007), et (2) des hypothèses pour expliquer l'occurrence des extinctions massives identifiées par Raup & Sepkoski (Raup & Sepkoski 1982 ; Benton 1986 ; Jablonski 1986 ; Hallam & Cohen 1989 ; Raup 1992 ; Sutcliffe et al. 2000 ; Schulte et al. 2010). Ce regain d'intérêt pour les mécanismes d'extinction massive des espèces, notamment les impacts de bolides extraterrestres, va aussi nourrir des débats encore aujourd'hui vivaces sur l'origine biotique ou abiotique des extinctions, et plus généralement de l'évolution des espèces (Vrba 1993 ; Alroy 1996, 1998 ; Barnosky 2001 ; Escarguel et al. 2011). En parallèle, la constitution de bases de données va aussi permettre d'explorer les rythmes de diversification des espèces, ainsi que ceux de rediversification et de récupération des écosystèmes après les crises d'extinctions massives (e.g., Stanley 1990 ; Kirchner & Weil 2000a ; Van Valkenburgh et al. 2004

; Liow et al. 2008 ; Alroy 2010 ; Brayard et al. 2011, 2015, 2017). Enfin, l'agrégation d'un grand nombre de données d'occurrences au fil des temps géologiques permet aussi la recherche de motifs structurés, sinon répétés (« patterns ») au sein des dynamiques d'apparition et d'extinction des clades observés (Foote 2001, 2005, 2007 ; Alroy 2008 ; Rabosky 2013).

L'observation et la description des variations de richesse taxinomique ne se limitent pas au simple comptage des taxons au sein d'intervalles temporels établis par la biostratigraphie (Prothero 2012). D'autres métriques sont utilisées afin de décrire les variations de richesse taxinomique, notamment le calcul de taux d'apparition, d'extinction et de renouvellement (Gilinsky & Bambach 1987 ; Sepkoski 1998 ; Gingerich 1993 ; Lawton & May 1995 ; Sepkoski 1998 ; Foote 2000, 2005 ; Liow et al. 2008 ; Alroy 2008, 2010, 2014). L'étude de ces taux (i.e., des quantités proportionnelles de changement par unité de temps) a permis d'établir des comparaisons entre les périodes d'extinctions majeures (Ordovicien/Silurien, Dévonien supérieur, Permien/Trias, Trias/Jurassique, et Crétacé/Paléogène ; Raup & Sepkoski 1982) et la période actuelle (Fig. 40 ; Myers 1989 ; Ehrlich 1995 ; Jablonski 1995 ; Vitousek et al. 1997 ; Kirchner & Weil 2000b ; Barnosky 2011 ; Ceballos et al. 2015). Cependant, la comparaison de ces taux se heurte à de nombreuses difficultés, comme par exemple le fait que les espèces modernes n'ont pas encore été toutes découvertes, ou encore que les durées des intervalles temporels comparés diffèrent parfois de plusieurs ordres de grandeur entre l'actuel et le fossile (Escarguel & Legendre 2006 ; Barnosky et al. 2011). S'ajoute à cela le fait que le registre fossile est -taxoniquement, temporellement et spatialement- biaisé, ce que les premiers auteurs des études retraçant les variations de la diversité n'ignoraient pas (Raup 1972, 1976, 1979 ; Valentine 1974 ; Sepkoski 1975 ; Koch 1978 ; Signor & Lipps 1982).

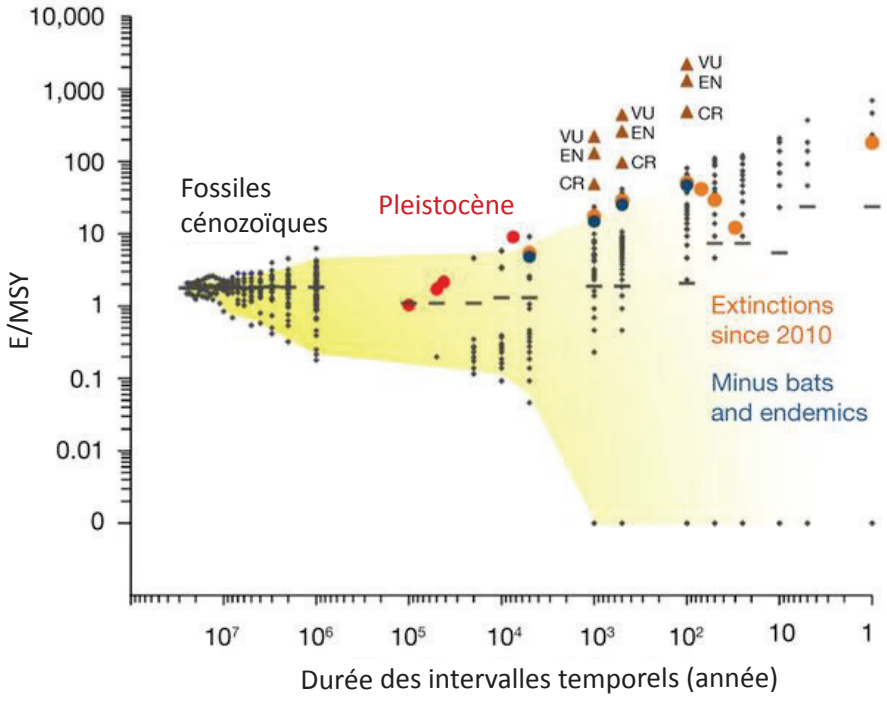


Figure 40. Taux d'extinction des mammifères (par million d'espèces-années) en fonction de la durée des intervalles utilisés pour calculer ces taux. Les taux sont calculés à partir de la Paleobiology Database, et depuis la littérature pour les espèces vivantes ou récemment éteintes (d'après Barnosky et al. 2011).

De nos jours, l'élaboration de bases de données paléontologiques et la construction, à partir de ces données, de courbes de variation de la biodiversité (généralement, de la richesse taxinomique) constituent un programme de recherche central dans les études portant sur la macroévolution des mammifères d'Amérique du Nord (Janis 1993 ; Alroy 1996, 1999 ; Alroy et al. 2000 ; Barnosky & Carrasco 2002 ; Janis et al. 2004 ; Prothero 2004 ; Barnosky & Shabel 2005). La compréhension des biais du registre fossile, ainsi que la mise au point de corrections adaptées à ces différents biais, est devenu un vaste champ de recherche au sein duquel s'inscrit la première étude détaillée dans ce Mémoire.

II. Les biais du registre fossile et les corrections établies :

Les biais du registre fossile sont nombreux et de natures diverses (Raup 1972, 1976 ; Alroy 2010 ; Benton et al. 2011) ; les corrections développées au fil du temps pour palier à ces problèmes le sont tout autant (Raup 1976 ; Koch 1978 ; Benton et al. 2000 ; Smith 2001 ; Alroy et al. 2008 ; Alroy 2010 ; Benton et al. 2011). Les différents types de biais ainsi que certaines des méthodes de corrections les plus courantes sont présentés dans cette section.

A. Biais dépendant du temps

La préservation différentielle des roches sédimentaires et des fossiles associés au cours du temps

Des relations entre la surface des affleurements, le volume de roches sédimentaires préservé, le nombre de formations fossilifères et la richesse taxinomique ont plusieurs fois été démontrés. La quantité de roche préservée du métamorphisme, de la diagénèse et de l'érosion diminue à mesure que l'on remonte dans le temps (Figure 41 : Blatt & Jones 1975 ; Smith et al. 2001 ; Crampton et al. 2003 ; Smith & McGowan 2005, 2007 ; McGowan & Smith 2008 ; Benton et al. 2011). Afin de corriger ce biais, Smith & Gowan (2007) ont établi une courbe de richesse taxinomique théorique en fonction des surfaces disponibles à l'affleurement pour chaque intervalle temporel. Cette richesse « théorique » sera ensuite soustraite de la richesse mesurée afin d'obtenir un signal de richesse corrigé de la quantité de sédiments disponible. Une fois corrigées, les courbes de variation de la richesse taxinomique conservent leur tendance à long terme ainsi que certains événements de renouvellement majeur des faunes. Néanmoins, de nombreux événements de second ordre apparaissent alors expliqués par la faible quantité de sédiments préservés (Smith & Gowan 2007). Un autre exemple de correction de ce type de biais est basé sur le décompte du nombre de formations fossilifères comme proxy de l'effort d'échantillonnage (Benton et al. 2011), mais ce second type de correction est largement critiqué (Wignall & Benton 1999 ; Crampton et al. 2003 ; Dunhill 2011).

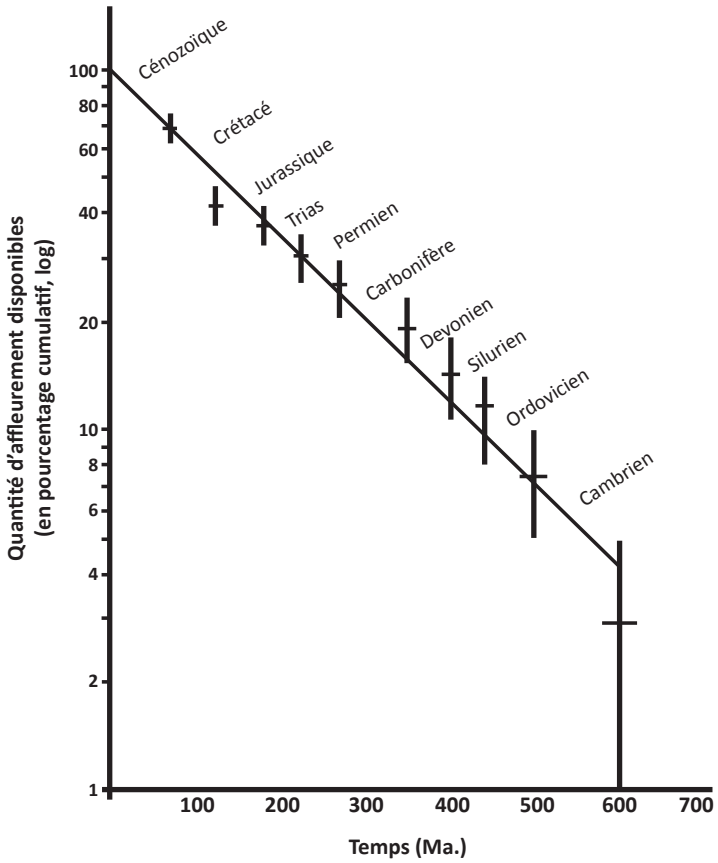


Figure 41. Âge des dépôts sédimentaires (en million d'années) en fonction de la surface disponible à l'afflueurement (pourcentage cumulatif : échelle log) (d'après Blatt & Jones 1975).

Le nombre de spécialistes, de missions de terrains et de collections variables en fonction du temps

Le nombre de missions d'échantillonnage de terrain est intrinsèquement lié au nombre de paléontologues, et donc à la taille finale des collections. En outre, les paléontologues spécialistes des temps récents sont plus nombreux que ceux des temps anciens, ce qui accroit le biais du registre fossile dans les temps profonds (Fig. 42 ; Sheehan 1977 ; Benton et al. 2011). Il est difficile de concevoir une correction à ce type de biais car il est possible que les intervalles les plus recherchés soient aussi les intervalles regroupant la plus grande diversité de fossiles (Raup 1979 ; Purnell & Donoghue 2005). Néanmoins les méthodes de ré-échantillonnage permettent de corriger sensiblement ce type de biais lié aux variations de l'effort d'échantillonnage (Raup 1975, 1979 ; Alroy et al. 2008).

La durée des étages géologiques et plus généralement des intervalles temporels utilisés pour décompter l'évolution de la richesse taxinomique

Ce type de biais n'est que faiblement dépendant du temps, mais il l'est en partie car les méthodes de datation (radiométrie) utilisées en chronostratigraphie sont de moins en moins précises à mesure qu'elles sont utilisées sur des sédiments de plus en plus anciens (Raup 1976). De fait, plus un intervalle temporel est long, plus il va agréger de taxons (Raup 1976 ; Sepskoski 1981 ; Van Valen 1984 ; Bambach 1999 ; Foote 2000, 2005 ; Alroy et al. 2001, 2008 ; Lu et al. 2006 ; Gibert & Escarguel accepté). L'utilisation de taux peut aider à résoudre ce type de biais en standardisant la richesse mesurée par la durée de l'intervalle

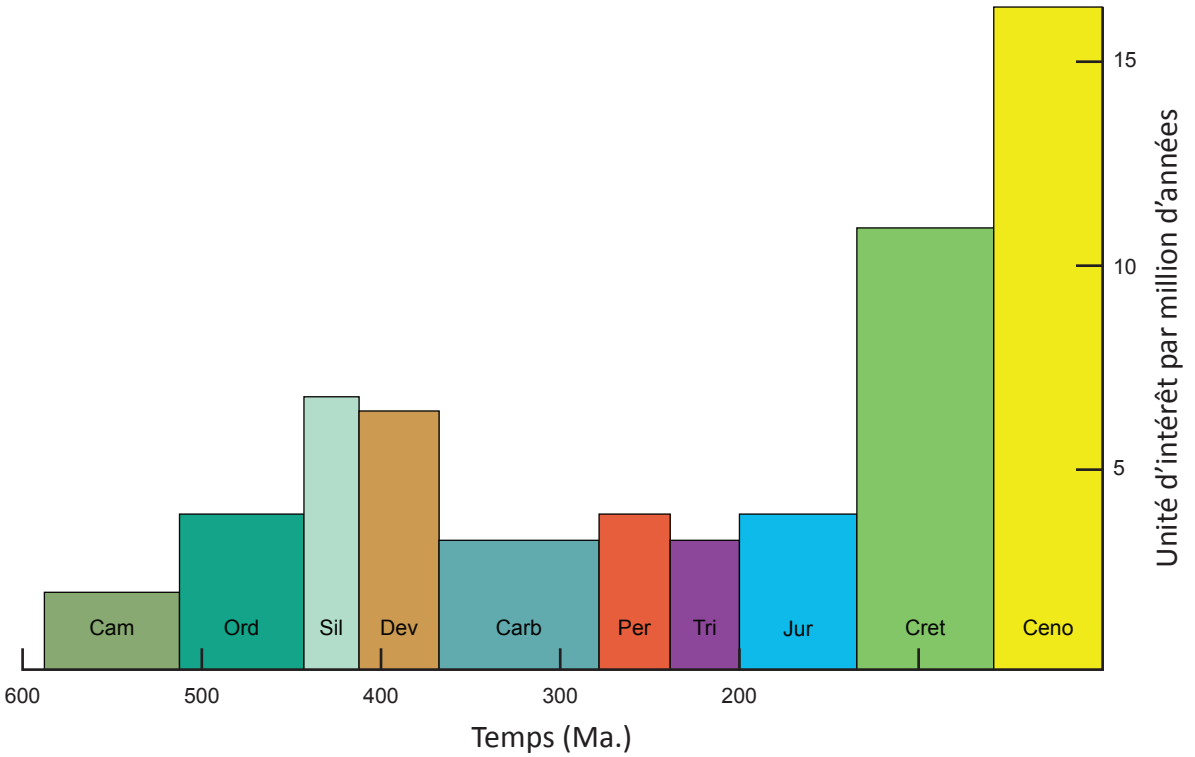


Figure 42. Variation temporelle (en million d'années) du nombre de paléontologue étudiant les faunes marines fossiles (en unité d'intérêt). Les unités d'intéret sont calculées en mesurant l'extension temporelle des études menées par chaque paléontologue, ex. si une étude se consacre au Cénozoïque et au Crétacé 1/2 unité d'intérêt est attribuée à chaque intervalle temporel (modifié d'après Sheehan 1977).

considéré. Cependant ceux-ci reste fondamentalement dépendant de la longueur de l'intervalle de temps utilisé pour les mesurer (Sadler 1981 ; Gingerich 1983, 1993, 2001 ; McShea & Raup 1986 ; Roopnarine 2003 ; Escarguel & Legendre 2006).

La réduction artificielle de la longévité des taxons ou effet Signorr-Lipps

La longévité d'un taxon est définie par sa première et dernière occurrence au sein du registre fossile. Cependant, rien ne permet de savoir si ces occurrences marquent réellement son apparition et/ou sa disparition phylogénétique globale (Signorr-Lipps 1982). Par ailleurs, la troncature aléatoire de la longévité des taxons au sein du registre fossile dépend également du temps, plus les fossiles recherchés étant anciens (y compris au sein d'un même intervalle temporel), plus leur probabilité de préservation et d'échantillonnage étant réduite (Raup 1972). Cette troncature aléatoire de la longévité des taxons est ainsi invoquée afin d'expliquer les disparitions graduelles parfois observées avant une extinction de masse – et contester de fait les études faisant appel à ces extinctions graduelles pré-crise pour réfuter les hypothèses catastrophistes associés aux extinctions de masses (Hancock 1967 ; Russell 1975, 1977 ; Kennedy 1977 ; Van Valen & Sloan 1977 ; McLeod 1998).

B. Biais indépendant du temps

Le faible taux de fossilisation des invertébrés dénués d'éléments biominéralisés

Généralement, les clades présentent des taux de préservation variables en fonction de leur degré et de leur type de biominéralisation (Fig. 43 ; Foote & Sepkoski 1999). Ce biais peut avoir des effets majeurs sur la composition des communautés fossiles pouvant aller jusqu'à inverser les abondances relatives de certains clades entre biocénoses et taphocénoses (Stanton & Nelson 1980). Seule la recherche de

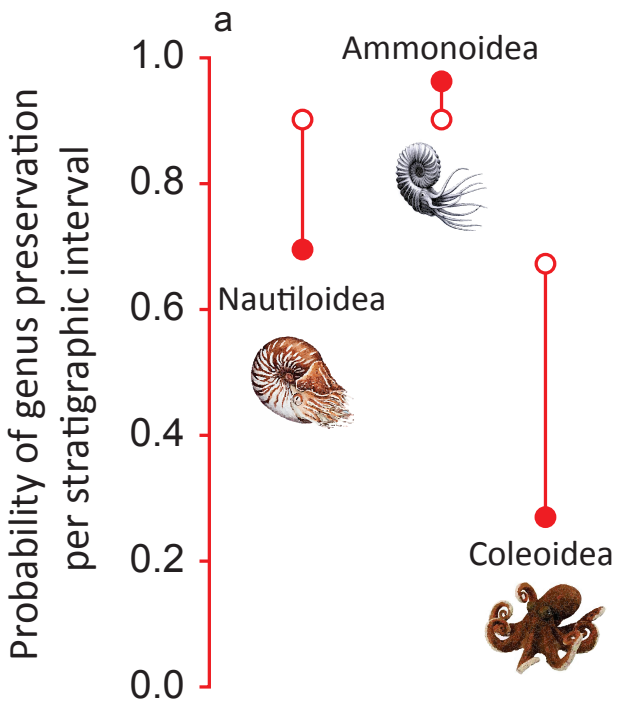


Figure 43. Probabilité de préservation des genres de Céphalopodes par intervalle stratigraphique (modifié d'après Foote & Sepkoski 1999).

gisements à préservation exceptionnelle peut compenser ce biais constitutif du registre fossile (Wade 1968 ; Conway Morris & Robison 1982, 1988 ; Allison 1986 ; Conway Morris & Richard 1986 ; Allison & Briggs 1993 ; Briggs & Kear 1993 ; Martin et al. 2016).

L'effet monographique et les gisements à préservation exceptionnelle

La découverte de gisements à préservation exceptionnelle (« Konservat-lagerstätte » ; Seilacher 1970 ; Barthel et al. 1990) permet d'avoir une idée plus précise de la composition des communautés fossiles. Cependant, ce type de gisement peut aussi avoir un effet perturbateur sur la construction de courbes temporelles de variation de la diversité en générant artificiellement des « pics » de biodiversité. L'effet monographique (l'étude exhaustive d'un gisement) produit le même biais, non pas à cause d'une préservation de meilleure qualité que la moyenne, mais à cause d'un effort d'échantillonnage et de description plus élevé que la moyenne (Raup 1976 ; Fig. 44 : Fitzgerald & Carlson 2006). Le type de correction le plus simple à utiliser pour parer à ces deux types de biais consiste à ne pas décompter les

« singletons », c'est-à-dire les taxons présents uniquement au sein d'un intervalle temporel (Fitzgerald & Carlson 2006 ; Foote 2000 ; Ernst 2013 ; Alroy 2014).

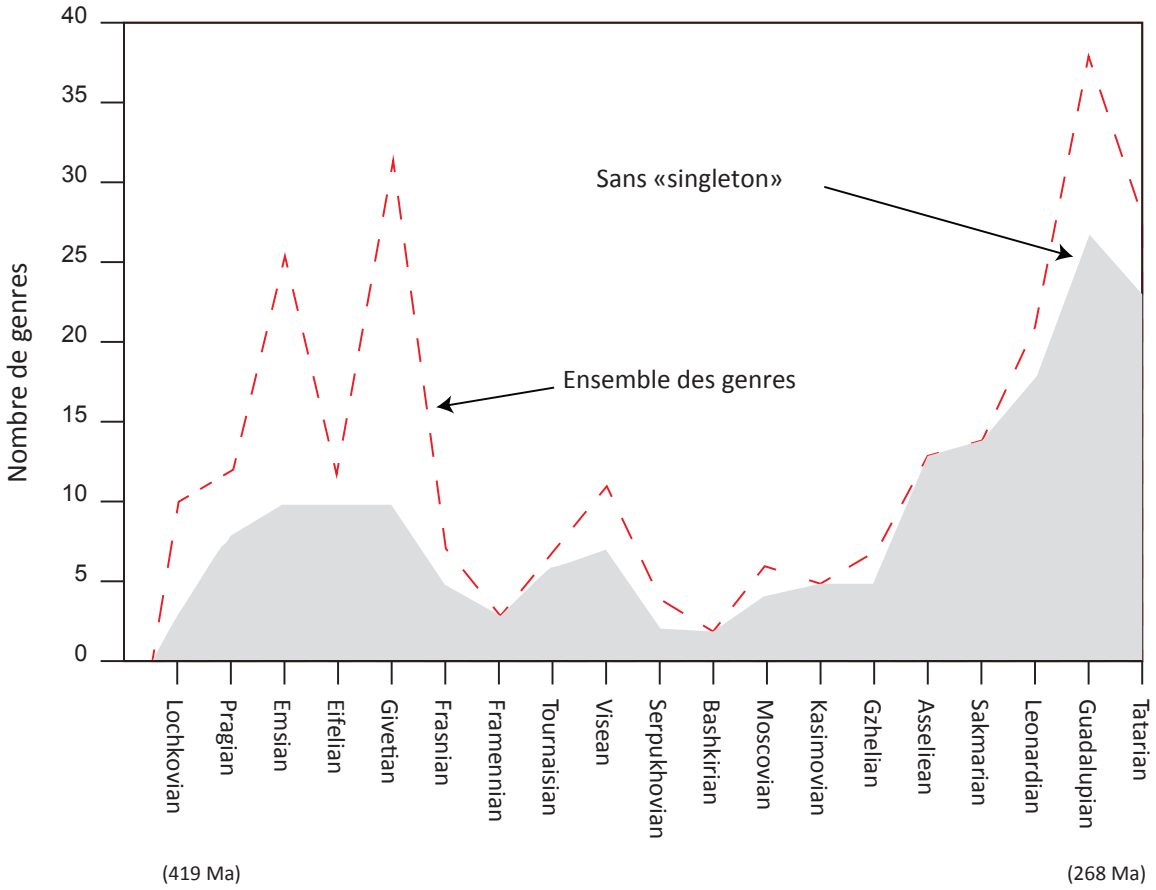


Figure 44. Variation temporelle de la richesse générique des genres de terébratulidés, en incluant les «singletons» (ligne en pointillée) ou en les excluant (courbe grise pleine). «Singleton» --> taxon connu au sein d'un unique intervalle temporel (modifié d'après Fitzgerald & Carlson 2006).

La relation aire échantillonnée-diversité ou « species-area »

La plupart des espèces ne sont pas cosmopolites ni également abondantes au sein des communautés (Fig. 45, 46 ; Connor & McCoy 1979 ; Wright 1981 ; Newmark 1986 ; He & Legendre 1996 ; Gaston & Blackburn 2000 ; Lomolino 2000 ; Alroy 2015). De ce fait, plus l'aire échantillonnée (et échantillonnable ; cf. le paragraphe sur la préservation différentielle des roches) est grande, et plus le nombre d'espèces plus ou moins endémiques et/ou rares identifiées augmente (Preston 1962 ; Raup 1972 ; Kidwell 2001 ; Blackburn & Gaston 2003). Cet effet décroit à mesure que la richesse taxinomique est calculée pour un niveau de plus en plus élevé de la classification (Raup 1972 ; Sepkoski et al. 1981). L'inconvénient de ce genre de correction est qu'elle va engendrer une baisse importante de l'information analysée.

Les taux d'évolution sont-ils constant ?

Au sein de deux étages géologiques de même durée, il est possible que les taux d'apparition et/ou d'extinction soient plus élevés dans le premier que dans le second. Ainsi, si l'on calcule le nombre de taxons présents au sein des deux étages, on conclura à une diversité plus élevée au cours du premier étage (car un plus grand nombre d'espèces fossiles pourra y être découverte) que du second. Pourtant, il est

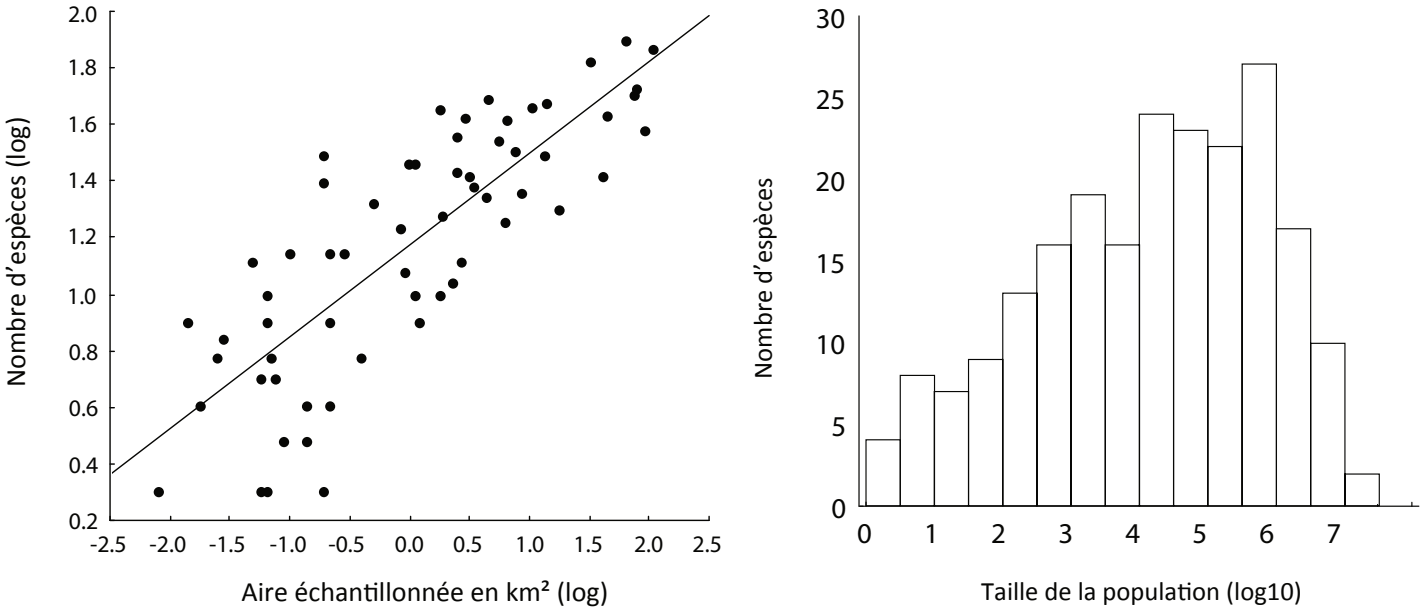


Figure 45 (gauche) et 46 (droite). Figure 45. Evolution du nombre d'espèces (d'oiseaux au sein des îles proches de l'Angleterre) en fonction de l'aire échantillonnée. Figure 46. Distribution de fréquence du nombre d'individus (log_{10} transformé) par espèces d'oiseaux en Grande Bretagne (modifié d'après Gaston & Blackburn 2000).

possible que les espèces du premier étage se soient simplement succédées plus rapidement que celles du second (Raup 1976 ; Gould & Eldredge 1977 ; Gilinsky 1994 ; Thorne & Kishino 2002 ; Rabosky & Lovette 2008 ; Silvestro et al. 2011). Seule la fabrication de découpages biostratigraphiques à haute résolution permettant une augmentation de la résolution temporelle des échelles chronostratigraphiques peuvent aider à résoudre ce type de biais (Caron et al. 2006).

Les pratiques d'identifications des espèces (« lumper » vs. « splitter »), synonymie et biais vers les grandes tailles

Les habitudes de pratique d'identification des taxons par les systématiciens peuvent varier grandement d'un spécialiste à l'autre (Moretti 2009), d'un clade à l'autre et à travers le temps (Alroy 2002, 2003). Un groupe d'échantillon morphologiquement proche pourra être scindé ou non en plusieurs taxons en fonction de la vision du spécialiste les étudiant et de son choix des caractères morphologiques permettant de définir chaque taxon (Gingerich 1985 ; Mayr 1996). Les « lumpers », « ceux qui regroupent », se distinguent ainsi des « splitters », « ceux qui séparent » (Queiroz & Gauthier 1992 ; Isaac et al. 2004 ; Benton 2010). Par ailleurs, le travail d'identification des espèces se fait de façon essentiellement non coordonnée à travers le monde et ainsi, les bases de données agglomérant des travaux taxinomiquement non révisés et homogénéisés vont contenir des synonymies, c'est-à-dire des taxons identiques nommés différemment (Wagner et al. 2007).

Ces différentes pratiques d'identification des espèces ne se limitent pas à générer une inflation ou une déflation du nombre de taxons et donc de la diversité mesurée au sein d'une étude quantitative du registre fossile, mais elles peuvent aussi modifier l'image écologique d'ensemble des écosystèmes fossiles, par exemple en sous estimant le nombre de petits taxons (Kidwell & Bosence 1991 ; Kidwell 2001 ; Jablonski et al. 2003 ; Cooper et al. 2006). Alroy (2003) illustre ce phénomène de manière claire (Fig. 47) : entre

les données disponibles au début et la fin du XXème siècle, le poids moyen des espèces composant les communautés fossiles de mammifères d'Amérique du Nord va passer de 8 kg à 400 g. Le registre fossile des mammifères d'Amérique du Nord est biaisé vers les animaux les plus gros ainsi que vers ceux de poids moyen. Ces espèces sont ainsi mieux décrites, plus souvent « splittées » et donc artéfactuellement plus nombreuses que les espèces de petits mammifères. En utilisant une estimation au lieu des données brutes extraites du registre fossile, on observe une majorité d'espèces présentant des poids corporels moyens compris entre 55 et 130 g (Fig. 48), des valeurs comparables à l'actuel (Fig. 49) (Gardezi & da Silva 1999 ; Alroy 2003). Les effets de ces biais diminuent à mesure que le niveau taxinomique utilisé pour une analyse s'élève (Wagner et al. 2007). Il est aussi possible d'établir des estimations du degré de validité d'un registre fossile, par exemple en recherchant le taux de mauvaises identifications des groupes concernés au sein de la littérature (Alroy 2002, 2003).

La durée des intervalles temporels et la « discrétisation » de la longévité des taxons

Comme discuté précédemment, la durée des intervalles temporels a une influence directe sur la richesse taxinomique calculée : plus l'intervalle temporel est long, et plus il accumule de richesse (Raup 1976). Ce biais dépend seulement en partie du temps et peut-être corrigé au moins partiellement en utilisant des métriques standardisées par la durée des intervalles (Foote 2000). Cependant, ce type de correction ne permet pas de corriger l'effet lié à la « discrétisation » de la longévité des taxons générée par

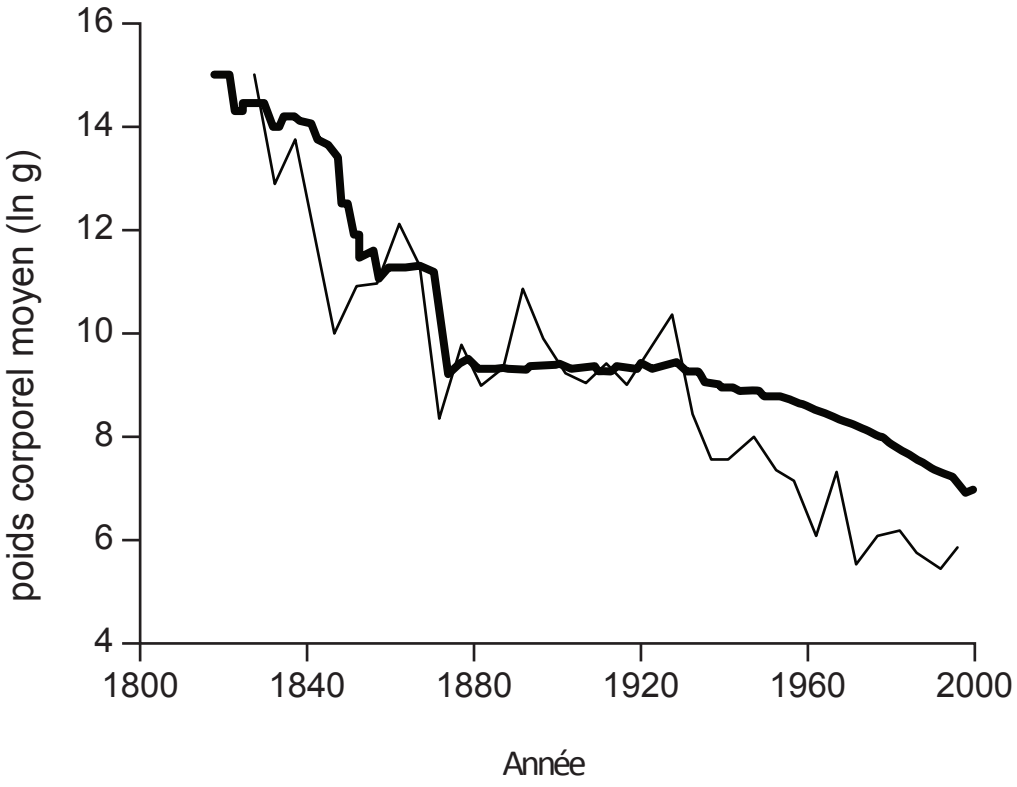
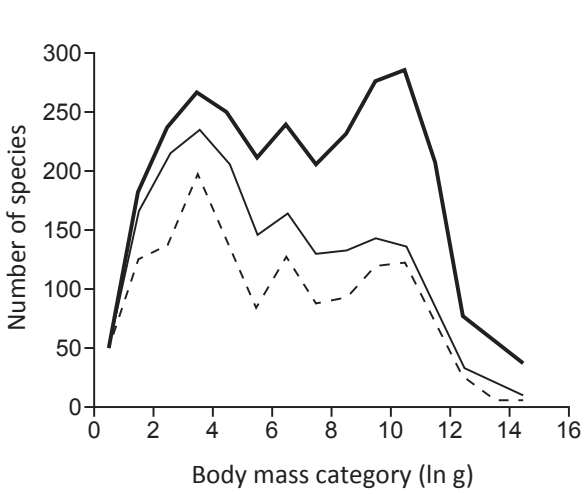


Figure 47. Poids corporel moyen en gramme (log) des espèces de mammifères au sein du registre fossile nord-américains en fonction du temps (trait simple: toutes les espèces sont ajoutées années après années ; trait épais : seules les espèces nouvellement découvertes -dans un intervalle de 5 ans- sont décomptées) (modifié d'après Alroy 2003).

l'utilisation d'intervalles temporels discrets (Gibert & Escarguel accepté). Par construction, les méthodes biochronologiques permettant la corrélation temporelle de gisements fossilifères à large échelle



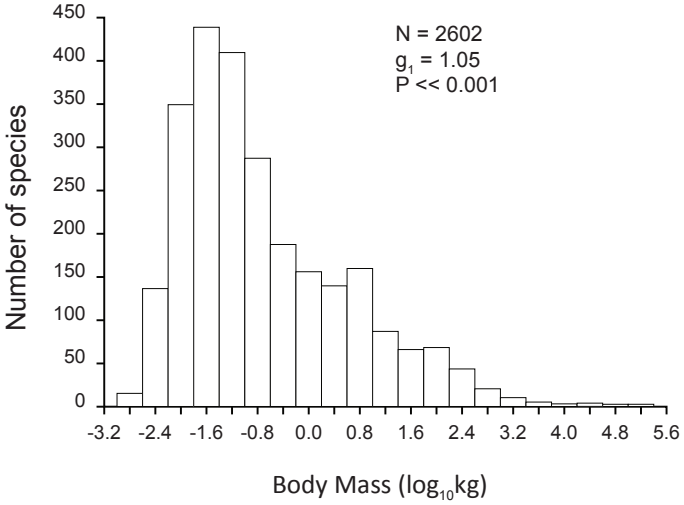


Figure 48 (gauche) et 49 (droite). Figure 48. Nombre d'espèces fossiles de mammifères nord-américains en fonction de leur poids corporelle (ligne épaisse --> pour toutes les espèces identifiées, ligne fine --> pour toutes les espèces après correction des synonymies, ligne en pointillée --> à partir d'une estimation du nombre d'espèces valides ; d'après Alroy 2003). Figure 49. Distribution du poids corporelle des espèces de mammifères mondiaux (d'après Sokal & Rohlf 1995 et Gardezi & da Silva 1999)

géographique (continentale/océanique à mondiale) engendrent une discrétisation de la longévité des taxons au sein des intervalles temporels constitutifs des biozonations (Raup 1972). N'est alors conservé comme information temporelle au sein des registres fossiles que la présence ou l'absence d'un taxon au sein d'un intervalle (= une biozone). Au sein de chaque intervalle temporel, cette pratique constitutive de la méthode paléontologique et biostratigraphique va générer des fausses cooccurrences et donc une surestimation de la richesse taxinomique réelle. Néanmoins, il est possible de corriger ce biais en réattribuant aléatoirement à chaque taxon du registre observé des âges « continus ». Une méthode permettant une telle correction a été développée au cours de cette thèse et est présentée dans le Chapitre 2.III.C.

Les premières études consacrées à l'analyse des biais du registre fossile se concentrèrent sur leur énumération (Raup 1972, 1976 ; Koch 1978), sans pour autant proposer de méthodes de correction à la hauteur de leur intensité. La plupart des analyses de variation de la richesse taxinomique furent donc menées à partir de données brutes (Valentine 1969, 1970 ; Sepkoski et al. 1981 ; Raup & Sepkoski 1982). Néanmoins, des méthodes d'estimation de l'importance de ces biais ont rapidement été développées, comme par exemple la technique de raréfaction (ou courbe d'accumulation spécifique ; Raup 1975, 1979).

De nos jours, les nombreux biais regroupés au sein des biais d'échantillonnage (effets monographiques et de lagerstätten, nombre de chercheurs et de spécialistes par clades et intervalle temporel) peuvent être corrigés par ré-échantillonnage au sein des collections disponibles. Les problèmes engendrés par l'hétérogénéité de durée des intervalles temporels peuvent eux-aussi être partiellement corrigés en regroupant ces derniers en entités de mêmes durées, un prix cependant d'une perte sensible de résolution temporelle (Alroy et al. 2008). Il s'agit alors d'échantillonner aléatoirement le même nombre de spécimens au sein de l'ensemble des collections disponibles pour un intervalle de temps donné, et de répéter l'opération un grand nombre de fois afin d'obtenir une estimation médiane de richesse taxinomique

et son intervalle de confiance associé. Cette méthode utilisée par Alroy et al. (2008) n'est pas la seule manière de corriger les biais du registre fossiles, l'utilisation de nouveaux indices pouvant être aussi une solution (Alroy 2010, 2014). Dans tous les cas cependant, l'effet considérable de la correction des biais d'échantillonnage sur la forme de la courbe de variation de la richesse taxinomique, et donc sur l'histoire de la biodiversité racontée par les paléontologues apparait considérable. A partir des données brutes, Raup & Sepkoski (1982) concluent que jamais durant le Phanérozoïque la biodiversité n'a été aussi élevée que dans l'Actuel, résultant d'une augmentation continue du nombre d'espèces marines au cours du temps, et tout particulièrement durant les 250 derniers millions d'années (Fig. 2 ; Raup 1979 ; Foote 1999 ; Jablonski et al. 2003). Avec des données corrigées du biais d'échantillonnage et de l'hétérogénéité de durée des intervalles temporels, Alroy et al. (2008) décrivent une histoire de la biodiversité singulièrement différence de celle proposée par Raup & Sepkoski (1982) où le niveau moderne de biodiversité a déjà été atteint à au moins trois reprises au cours du Phanérozoïque – au Dévonien, au Permien, au Crétacé et depuis le début du Miocène (Fig. 50).

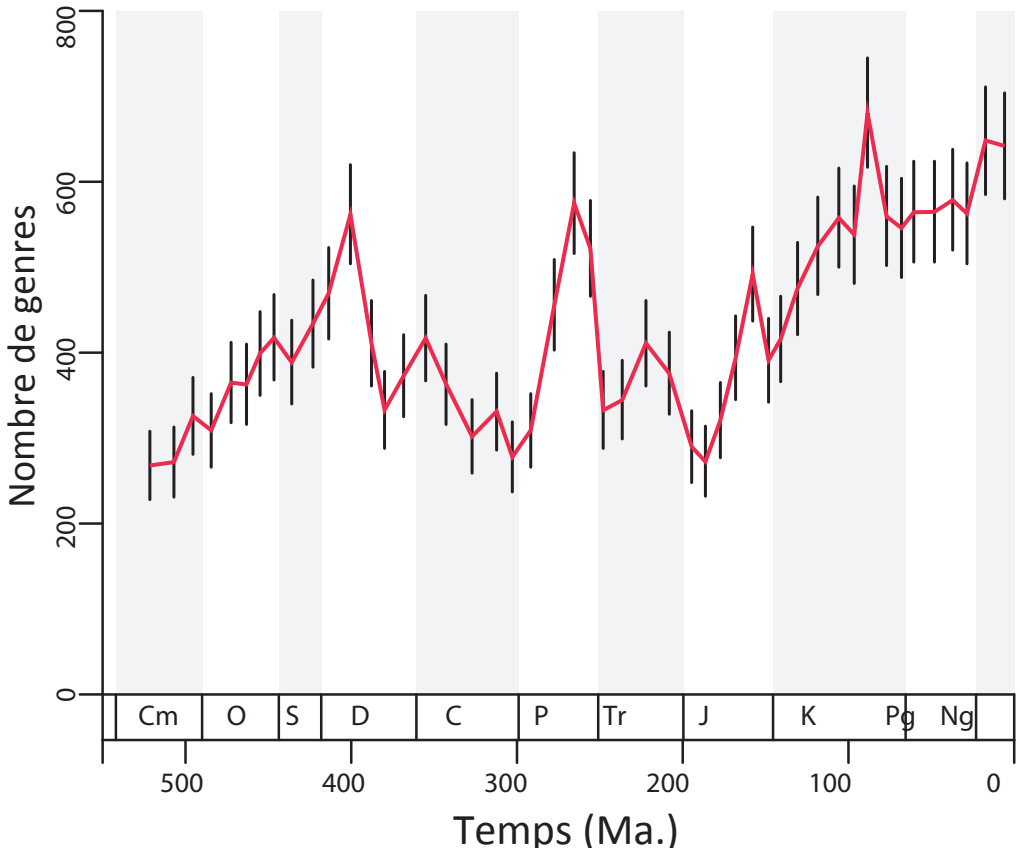


Figure 50. Variation temporelle de richesse générique des genres fossiles et modernes d'invertébrés marins au cours du Phanérozoïque. Les données sont extraites de la Paleobiology database et corrigés du biais d'échantillonnage par re-échantillonnage aléatoire, les intervalles temporels sont groupés en intervalles de ~ 11 Myr (modifié d'après Alroy et al. 2008). Cm = Cambrien, O = Ordovicien, S = Silurien, D = Dévonien, C = Carbonifère, P = Permien, Tr = Trias, J = Jurassique, K = Crétacé, Pg = Paléogène, Ng = Néogène.

III. Article 1

A. Résumé étendu de l'article 1 – Gibert & Escarguel, accepté à Paleobiology

Cet article porte sur le dernier biais présenté dans la partie 2.II, à savoir l'influence de la discrétisation temporelle de la longévité des taxons sur la forme des courbes de variations temporelles de biodiversité produites à partir du registre fossile. Les différentes corrections proposées à ce jour ont démontré l'effet potentiellement considérable des biais constitutifs du registre fossile sur la forme des courbes de biodiversité produites à partir de celui-ci (Alroy 2000 ; Alroy et al. 2001, 2008). Cependant, le biais abordé ici n'a jusqu'à ce jour reçu que peu d'attention. La construction d'échelles biochronologiques est une condition préalable nécessaire à l'établissement de corrélations entre gisements d'une même région, d'un même continent/océan, voire à l'échelle globale (Cope 1993, 1994). A l'aide d'une approche par simulation, l'effet de la discrétisation temporelle associée à la construction d'échelles biochronologiques est estimé pour différents types de jeux de données paléontologiques. En construisant des intervalles temporels discrets (biozones, étages géologiques…), la longévité des taxons enregistrés au sein de ces intervalles est de fait également discrétisée. L'âge d'apparition original d'un taxon, exprimé en temps continu, sera remplacé par l'âge du plancher de la biozone où ce taxon apparait. De la même façon, l'âge d'extinction original d'un taxon, également exprimé en temps continu, sera remplacé par l'âge du toit de la biozone au sein de laquelle il disparait (Signor-Lipps 1982) (Fig. 9). Ce phénomène va potentiellement provoquer de nombreuses fausses co-occurrences, et de ce fait amener à une surestimation de la richesse taxinomique réelle, et ce d'autant plus que l'intervalle de temps ciblé est long. La procédure mise en œuvre afin d'estimer l'importance de ce biais tient en 5 étapes principales :

- des occurrences taxinomiques (âges d'apparition et d'extinction) sont générées aléatoirement le long d'un axe de temps continu ;

- les courbes de variation de richesse taxinomique ainsi que des taux d'apparition et d'extinction (suivant les formules non-biaisées proposées par Foote 2000) sont calculées à partir de ces distributions d'occurrences en temps continu ;

- les distributions d'occurrences initialement générées en temps continu sont discrétisées à l'aide d'une échelle biochronologique elle aussi générée aléatoirement ;

- de nouvelles courbes de variation de richesse et de taux sont calculées à partir de ces distributions d'occurrences en temps discrétisé ;

- finalement, la comparaison de ces courbes en temps continu et en temps discrétisé va permettre d'estimer le biais généré par la fabrication et l'utilisation d'intervalles temporels discrets au sein des jeux de données fossiles.

Afin de tester l'effet de la discrétisation temporelle en fonction de la nature du jeu de données utilisé, quatre paramètres vont permettre de simuler un large spectre de registres fossiles :

T : durée totale du jeu de données simulé, variant de 10 à 200 millions d'années ;

N : nombre de taxons simulés dans le jeu de données, variant de 100 à 5000 taxons ;

M : moyenne de la distribution de la longévité des taxons, variant de 1 à 15 millions d'années ;

D : moyenne de la durée des intervalles temporels discrets, variant de 0.5 à 5.4 millions d'années ;

En faisant varier ces 4 paramètres, il devient possible de simuler aussi bien des jeux de données locaux ou régionaux, caractérisés par un découpage biostratigraphique de haute résolution (faible **T**, **N**, **D**), que des jeux de données continentaux/océaniques à globaux, segmentés en étages géologiques (fort **T**, **N**, **D**). Deux autres paramètres, **A** et **C**, vont permettre de tester différents niveaux de relations entre les limites des intervalles temporels et les périodes de renouvellement des faunes fossiles. Les débuts et fin des intervalles temporels sont classiquement définis à partir de l'apparition et/ou la disparition de plusieurs taxons ; il est donc possible qu'il existe une relation entre l'emplacement temporel de ces limites et les périodes de renouvellement des assemblages taxinomiques (Foote 1994 ; Alroy 1998, 2008 ; Woodburne 2012). L'ajout de ces deux paramètres à la simulation permet d'observer l'effet de cette relation potentielle sur le biais engendré par la discrétisation.

L'influence de ces différents paramètres sur le biais apporté par la discrétisation temporelle dans l'estimation des courbes de diversité et de taux est évaluée à l'aide d'analyses de sensibilités. Celles-ci démontrent la prédominance de deux paramètres : la durée moyenne des intervalles temporels (**D**) et la longévité moyenne des taxons (**M**). C'est en fait le ratio entre ces deux paramètres (**M**/**D**) qui contraint au premier ordre la quantité de fausses co-occurrences générées par la discrétisation temporelle. Ce résultat intuitif ne doit cependant pas éclipser deux autres conclusions connexes à l'analyse de ce ratio. D'une part, un ratio trop élevé va impliquer tellement de fausses co-occurrences au sein du registre fossile que le signal original de variation de la biodiversité ne présentera qu'une corrélation très faible, voir nulle, avec le signal de biodiversité discrétisé. D'autre part, même si une analyse de la variation temporelle de la biodiversité est menée à partir d'un découpage temporel à très basse résolution (ici **D** = 5.4 millions d'années au maximum, c'est-à-dire la durée moyenne des étages géologiques ; Cohen et al. 2016), le biais généré par la discrétisation peut être considérablement limité si le clade étudié est caractérisé par une longévité moyenne élevée ou, ce qui revient in fine au même, si les taxons décomptés sont d'un rang élevé dans la classification (famille, sous-famille, etc..).

A partir de ces simulations, un algorithme est finalement construit afin de corriger le biais engendré par la discrétisation temporelle. Chaque taxon du registre fossile discrétisé simulé (ou réel) se voit aléatoirement attribuer un nouvel âge continu d'apparition et d'extinction au sein des intervalles temporels correspondant. Cette procédure, répétée 1000 fois, permet d'obtenir un signal médian reconstruit de variation de la biodiversité en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95% (Fig. Article 1.4).

A l'aide des mêmes indices et des mêmes analyses utilisés pour estimer l'importance du bruit généré par la discrétisation temporelle, nous montrons alors que les courbes de richesse ainsi reconstruites sont bien plus fidèles aux courbes originelles (en temps continu) que ne le sont les courbes discrétisées utilisées dans toutes les études de macroévolution, et ceci même lorsque le ratio indique la présence massive de fausses co-occurrences au sein du registre fossile manipulé.

L'algorithme de reconstruction et de correction du biais de discrétisation temporelle (intégré dans la simulation et développé en C++) est extrait du programme original et traduit sous la forme d'une fonction R : Annexe 2. Dans cette fonction, il faut injecter :

- un tableau de données d'occurrence où les lignes représentent les taxons et les colonnes les intervalles temporels ;

- un fichier texte contenant les âges absolus estimés pour chacune des limites de ces intervalles temporels.

Une courbe de variation de la biodiversité reconstruite à partir des nouveaux âges aléatoires d'apparition et d'extinction en temps continus est alors produite et illustrée au côté de la courbe de variation de la biodiversité « classique » en temps discret (Fig. Article 1.4).

B.Article 1 :

Evaluating the accuracy of biodiversity changes through geological times: from simulation to solution

Corentin Gibert and Gilles Escarguel

Abstract.—

Estimating biodiversity and its variations through geological time is a notoriously difficult task, due to several taphonomical and methodological reasons making the reconstructed signal potentially distinct from the unknown, original one. Through a simulation approach, we examine the effect of a major, while surprisingly still understudied source of potential disturbance: the effect of time discretization through biochronological construction, which generates spurious coexistences of taxa within discrete time intervals (i.e., biozones), and thus potentially makes continuous- and discrete-time biodiversity curves very different. Focusing on the taxonomic richness dimension of biodiversity (including estimates of origination and extinction rates), our approach relies on random generation of continuous-time richness curves, which are then time-discretized to estimate the noise generated by this manipulation. A broad spectrum of dataset parameters (including average taxon longevity and biozone duration, total number of taxa and simulated time interval) are evaluated through sensitivity analysis. It shows that the worsening effect of time discretization on the richness signal highly depends on such parameters, most particularly on average biozone duration and taxonomic longevity because of their direct relationship with the number of false coexistence generated by time discretization. With several worst-case but realistic parameter combinations (e.g., when relatively short-lived taxa are analysed in a long-ranging biozone framework), the original and time-discretized richness curves can ultimately show a very weak to null correlation, making these two time series independent. Based on these simulation results, we propose a simple algorithm allowing the back-transformation of a discrete-time taxonomic richness dataset as customarily constructed by palaeontologists into a continuous-time dataset. We show that the reconstructed richness curve obtained this way fits the original signal much more closely, even when the original dataset parameter combination is particularly adverse to an effective time-discretized reconstruction.

(i) Introduction

For about one century, estimation of fossil diversity (most commonly, taxonomic richness) and its variations through geological time has been a major paleontological research axis, leading to fundamental discoveries and significant progress in the knowledge of Phanerozoic biodiversity change (Phillips 1860; Harland et al. 1967; Raup 1972, 1992; Ager 1976; Sepkoski 1978, 1993, 2002; Sepkoski et al. 1981; Benton 1993). Unfortunately, past biodiversity estimates are very likely to be plagued, at least for some clades and time intervals, by numerous sampling and analytical biases and drawbacks (Raup 1976; Bambach 1977; Koch 1978; Signor et Lipps 1982; Benton et Ayala 2003; Alroy et al. 2008), including rock preservation and decay, and thus variation in fossil availability through time (Smith 2001; Crampton et al. 2003; Benson et al. 2009), variation in the rate of fossil preservation (Foote 2001), unequal number of collections and systematicians per clade and through time, and varying taxonomical practices, opposing splitters and lumpers (Benton 2010 ; Benton et al. 2011). Even if most of these issues have been long acknowledged, their perception and understanding have greatly varied over the last decades. For instance, variations of sampling effort through geological time, once seen as a marginal issue, is now regarded as a major bias affecting taxonomic richness reconstructions – a bias possibly accommodated through correction methods such as random subsampling (Alroy et al. 2008, 2010a).

Apart from these well-known, and still heavily debated potential sources of biases requiring the use of appropriate sampling and/or computational correction methods, the methods used in constructing paleontological datasets and biozonations may also generate potential biases (Raup 1972, 1976; Sepkoski 1981; Escarguel and Bucher 2004; Foote 2005, 2007; Alroy et al. 2001, 2008). Indeed, all fossil-based studies of biodiversity variations through geological time fundamentally rely on the compilation of taxonomic occurrences within successive time intervals (i.e., biozones), thus requiring the preliminary construction of a time-calibrated biochronological framework. By definition, whatever the biochronological methodology used (e.g., Concurrent-Range Zones, Interval Zones, Association Zones, Unitary Associations; Smith 1816; d'Orbigny 1842-1849; Oppel 1856-1858; Buckman 1893; Cope 1993, 1994), a biozonation is a set of successive, but not necessarily contiguous discrete time intervals of unequal duration. As far as biodiversity is concerned, such "time discretization" has strong consequences, as it potentially makes taxa falsely co-occurring within a biozones, and thus artifactually modifies the biodiversity signal; the longer the biozone, the larger the expected absolute and relative amount of falsely co-occuring taxa. Incidentally, we note that biochronological methods based on the Maximal-Association principle (e.g., the Unitary Associations method; Guex 1991) explicitly excludes such false co-occurrences from the constructed biozonation, thus maximizing biochronological correlation accuracy with the logical drawbacks of poor representation of genuine biodiversity variations and very low time coverage (e.g., Maximal Association Zones classically represent no more than 30% of the time covered by the biozonation; Escarguel and Bucher 2004: Figs. 4, 8, 15). From the point of view of the time record of biodiversity changes, an efficient biozonation method should obviously maximize the total amount of time included in successive biozones in order to capture the

entire biodiversity history. Nevertheless, such a contiguous biozones framework will necessarily involve an increase of false co-occurrences, potentially distorting the genuine biodiversity signal (Fig. S1).

Facing this dilemma, the main objective of this work is to explore the way a contiguous biozones framework, leading to the discretization into successive time intervals of unequal durations of a basically continuous-time signal, may affect our knowledge of fossil biodiversity changes, regardless of any other potential sources of bias. As far as we are aware, little is currently known about the influence of biozonation construction (and therefore time discretization) on biodiversity estimation. Only some authors have observed or taken into account the potential biasing effect of the duration of time intervals on taxonomic richness (Raup 1976; Sepskoski 1981; Van Valen 1984; Bambach 1999; Foote 2000, 2005; Alroy et al. 2001, 2008; Lu et al. 2006). For instance, Alroy et al. (2008) time-standardized their fossil dataset by counting generic richness within homogeneous 11-myr-long slices, thus preventing the effect of heterogeneity of time interval duration and potentially leading to the over-accumulation of falsely co-occurring taxa within the longest time intervals. Unfortunately, this method removes the effect of heterogeneity of time interval duration at the expense of analytic time resolution and further increases false co-occurrences within time intervals.

In practice, the original, genuine continuous-time biodiversity history is obviously unknown to paleontologists, making impossible a direct comparison between the “true” (continuous-time) and time-discretized signals. A straightforward and efficient solution is computer simulation, involving generation of a continuous-time biodiversity history, followed by construction of a discrete-time dataset from it based on a superimposed contiguous biozones framework, extraction of the biodiversity curve from this discretized dataset, and finally comparison of the original, continuous-time biodiversity signal to this discrete-time one. As is usual in such simulation approaches, a sensitivity analysis allows interpretation of the relationship between the continuous-time and discrete-time curves in terms of several key-parameters such as the number of simulated taxa, their mean longevity, or the mean duration of biozones, with respect to the total length of the simulated time interval. For instance, it seems intuitive that the longer the mean taxonomic longevity and the shorter the mean biozone duration, the closer the discretized biodiversity signal will be to the original one. Nevertheless, the relative effect of these two parameters on the quality of the resulting correlation is far less obvious, an issue which is addressed through sensitivity analysis.

From this point of view, an additional key-parameter is particularly worth investigating: the potential relationship between taxonomic turnover dynamics and the time-location of biozone boundaries. Contiguous biozones frameworks as considered here usually result from the exclusive use, or a more or less explicit mixing, of four major types of biozones (range, interval, assemblage, and acme biozones). All of them are defined by the presence (eventually abundance) and/or absence, and thus the distribution, origination and/or extinction, and coexistence or mutual exclusion of taxa (Hedberg 1976; Cope 1993, 1994; Rey 1997; Woodburne 2012). In this context, the dependence between biozone boundaries and taxonomic turnover dynamics must be considered. Biozone boundaries within a given paleontological

dataset may have been established within timespans of high taxonomic turnover (resulting in a noticeable accumulation of origination and/or extinction events), with biozone centers thus corresponding to relatively lower turnover periods. However, biozone boundary locations may be formally decoupled from taxonomic turnover dynamics (Foote 1994; Alroy 1998, 2008; Woodburne 2012), even more so when defined by the origination and/or extinction of a very few index-taxa whose individual evolutionary histories do not necessarily reflect the whole-assemblage turnover dynamics. Incidentally, independence between turnover dynamics and the location of biozone boundaries can also be expected when studying biodiversity changes of a given taxonomic group using a biozonation built on another taxonomic group with a distinct biodiversity history. In addition to the two extreme cases of perfect dependence or independence between origination/extinction and biozone boundary location (corresponding to Foote's (2005) pulsed and continuous origination and extinction models), we also investigate here intermediate cases across a spectrum of potential relationships, ranging from a strong dependence to a total independence between biozone boundary location and taxonomic turnover dynamics.

Based on these simulation results, we propose a straightforward algorithm that generates a virtually continuous-time averaged curve of taxonomic richness, taxonomic origination, or extinction rate based on a discrete-time taxonomic richness dataset, as customarily constructed by paleontologists. Starting from the information available in any paleontological dataset (i.e., presence/absence of taxa within discrete time intervals), this algorithm randomly draws for each sampled taxon a continuous-time origination and extinction age within the corresponding time intervals. Building on the simulation approach detailed below, we are able to compare the time-discretized as well as back-transformed, virtually continuous-time reconstructed biodiversity histories against the "true", original (continuous-time) one. In spite of the simplicity of this algorithm, we show that the averaged, virtually continuous-time biodiversity history reconstructed in this way from the time-discretized dataset fits the original history much more closely than the discretized one, even when the dataset settings are particularly adverse to an accurate time-discretized reconstruction. The source code (written in R), which performs such a back-transformation for any real paleontological dataset associated with a time-calibrated biozonation, is available as electronic supplementary material at http…. (DRYAD URL - Annexe 2-)

(ii) Material & methods

The simulation approach developed here in order to explore the relationships between "true" (continuous-time), time-discretized and finally back-transformed (virtually continuous-time) reconstructed diversity curves relies on 5 successive steps (**Fig. 1**):

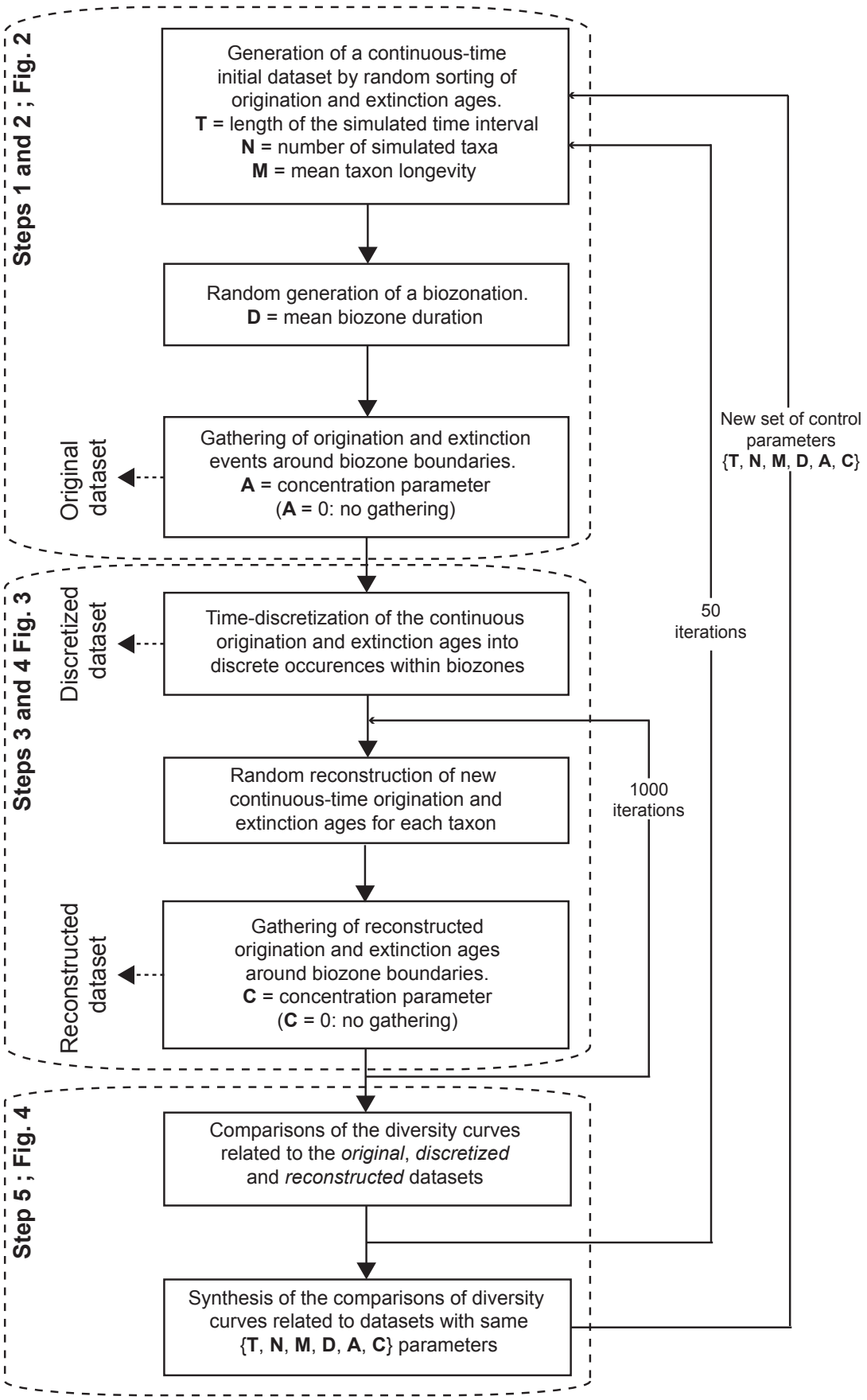


FIGURE 1. Flowchart of the simulation approach detailed in Figs. 2-4. The first main step of the simulation (Fig. 2) leads to the generation of an original, continuous-time dataset of taxon origination and extinction based on the T, N, M, D and A control parameters. The second main step (Fig. 3) leads to the time-discretization of the original dataset into a discretized dataset, then back-transformed into a virtually continuous-time reconstructed dataset (depending on control parameter C). The third main step (Fig. 4) refers to the comparison of the original, discretized and reconstructed time series based on different comparison metrics.

(1) generation of an initial, continuous-time dataset of taxa temporal distribution by random sorting of their origination and extinction ages based on a specified distribution of taxon longevity;

(2) random generation of a biozonation (i.e., ages of contiguous biozone boundaries) based on a specified distribution of biozone duration, and clustering of taxon origination and extinction ages around their closest biozone boundaries (--> **original** dataset);

(3) time discretization of the original dataset, i.e., transformation of continuous origination-extinction time intervals for each taxon into discrete occurrences within biozones (--> **discretized** dataset);

(4) random reconstruction of new, virtual origination/extinction ages for each taxon within their first and last occurrence biozone, respectively (--> **reconstructed** dataset);

(5) comparison of the diversity curves related to the original dataset (obtained at the end of step 2), the discretized dataset (end of step 3), and the reconstructed dataset (end of step 4).

This five-step simulation procedure relies on six control parameters introduced in **Table 1** and detailed below. Because these parameters are partly redundant, their selection could have been simplified by using, for example, parameters standardized with respect to mean taxon duration. Nevertheless, we favoured the use of raw, unstandardized parameters in order to keep their interpretation as realistic and intuitive as possible. This makes the comparison and discussion of the relationships between the simulation results and the analysis of real paleontological datasets easier and more straightforward. In any case, working on standardized parameters would not change the results, pointing toward the very same bias effects and first-order control parameters.

Simulation parameter	Simulated values	Meaning
T	10, 50, 100, 200 myr	total length of the simulated time interval
N	100, 500, 1000, 5000 taxa	number of simulated taxa
M	1, 5, 10, 15 myr	mean of the negative exponential distribution of taxon longevity
D	0.5, 1.325, 3.5, 5.4 myr	mean of the negative exponential distribution of biozone duration
A	0, 2/3, 1, 2, 3	Parameter controlling for the strength of concentration of original origination and extinction events around biozone boundaries
C	0, 1, 2, 4	Parameter controlling for the strength of concentration of reconstructed origination and extinction events around biozone boundaries

TABLE 1. Meaning and simulated values for the six simulation parameters used in this study.

Step 1 - Generation of an Initial Dataset

The first step relies on the random generation, for each simulated taxon, of an origination and an extinction age (in Ma, defined on a yearly basis), based on three control parameters: **T**, **N**, and **M** (**Table 1**; **Fig. 2**). Use of the negative exponential distribution as a model distribution for taxon longevity is based on Van Valen's (1973) observation of log-linearity of poly-cohort survivorship curves.

In order to generate diversity curves under a steady-state dynamic equilibrium, and to avoid edge effects (artifactual increase and decrease of taxonomic richness at the beginning and end of the simulated time interval, respectively), for each simulated taxon *i* the longevity L_i was first randomly generated within

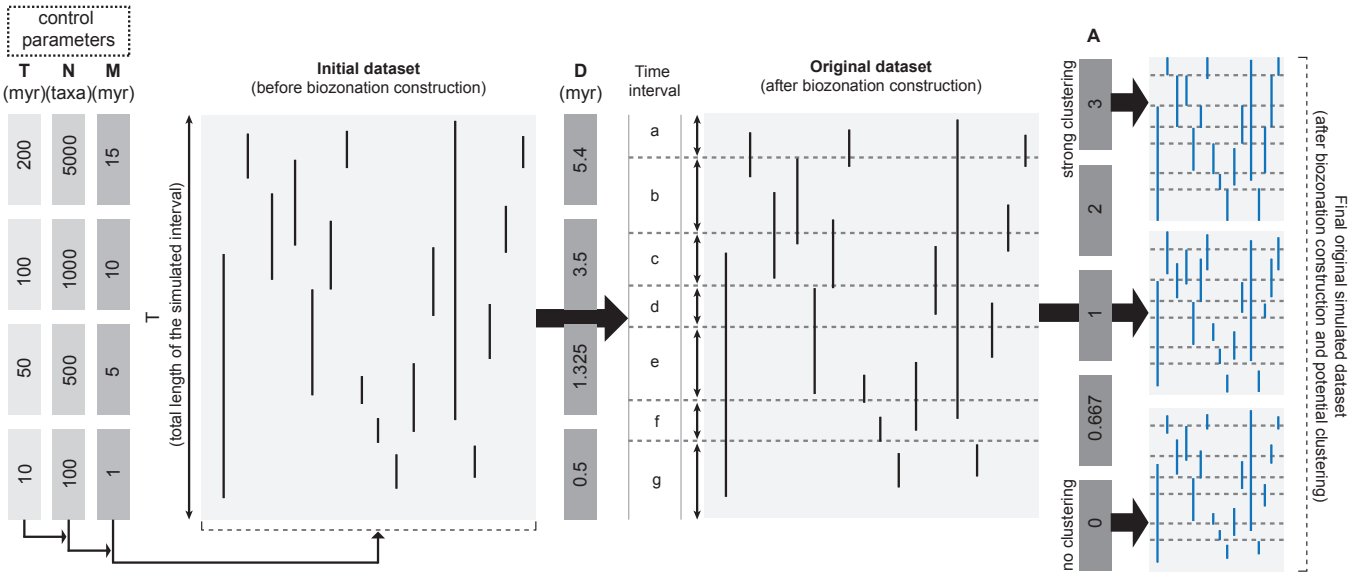


FIGURE 2. First main step of the simulation, leading to the original dataset. T: total length of the simulated time interval (in myr); N: number of simulated taxa; M: mean taxon longevity: D: mean biozone duration; A: intensity of origination and extinction gathering around biozone boundaries.

a negative exponential distribution of mean **M**, then the origination age o_i was uniformly drawn between 0 and **T** + L_i Ma, and finally the extinction age (falling between $-L_i$ and **T**) was calculated as $e_i = o_i - L_i$. In this way, all simulated taxa have at least part of their respective ranges falling within the [0; **T**] simulated time interval. Finally, this initial dataset is retained for the next simulation step only if the distribution of simulated longevities fits well-enough with its parent negative exponential model distribution, as assessed through computation of the coefficient of determination (R^2) between the two distributions (lower "acceptable" limit for R^2 ranging from 0.85 to 0.95 as **N** increases from 100 to 5000).

Step 2 - Construction of a Contiguous Biozones Framework and Origination/Extinction Clustering around Biozone Boundaries

The initial dataset resulting from step 1 consists of **N** taxa with origination and extinction ages randomly distributed along a continuous-time axis defined on a yearly basis, whereas fossil taxonomic richness information is usually recorded in a succession of discrete time intervals (biozones or even geological stages) with boundaries customarily defined by one or several roughly contemporaneous taxon origination(s) and/or extinction(s) (Hedberg 1976; Cope 1993, 1994; Rey 1997; Woodburne 2012). In order to simulate the information provided by the fossil record, a biozonation (i.e., a succession of biozone boundaries) is first established independently of the distribution of originations and extinctions in the initial dataset by random generation of successive biozone durations (**Fig. 2**) within a negative exponential distribution with a mean set between **D** = 0.5 (as observed, e.g., for Cenozoic biozonations based on fast-evolving and short-ranging organisms such as planktonic foraminifera; Huber 1992; Cope 1993) and 5.4 myr (corresponding to the average duration of Phanerozoic geological stages; Gradstein et al. 2012) (**Table 1**).

As a biozone (or stage) boundary is usually defined based on origination and extinction events of geographically widespread taxa, high taxonomic turnovers may occur around biozone/stage boundaries. In order to mimic such acute concentrations of taxon originations and extinctions around biozone/stage boundaries, origination and/or extinction ages for each simulated taxon can be recalculated by random generation from a normal distribution centred on the boundary closest to the initial age (**Fig. 2**). The standard deviation (SD) associated with this normal distribution controls the strength of concentration of origination/extinction events around the boundaries: the lower the SD, the higher the concentration effect. For each taxon origination or extinction age, SD is computed from the half-duration of the biozone/stage before or after the target boundary (randomly chosen with equal probability), weighted by a constant **A** empirically fixed between 2/3 (weakest concentration effect) and 3 (strongest concentration effect) (**Table 1**). More specifically:

with t_i being the age of the target boundary, and t_{i+1} and t_{i-1} the ages of the boundaries immediately before and after the target boundary, respectively. Several simulations were performed with various origination/extinction concentration intensities, from no concentration (i.e., origination and extinction ages remain

$$\mathrm{SD} = \begin{Bmatrix} \dfrac{t_{i+1} - t_i}{2A} \ (1) \\ \dfrac{t_i - t_{i-1}}{2A} \ (2) \end{Bmatrix}, \text{ with } proba(1) = proba(2) = 0.5$$

unchanged with respect to the initial dataset) to a very strong concentration effect (**A** = 3). The initial dataset resulting from step 1, combined with its superimposed biozonation, with taxon origination and extinction ages more or less clumped around biozone boundaries, ultimately constitute the **original** dataset (**Fig. 2**).

Step 3 - Transformation of a Continuous-Time Record into a Discrete-Time Record

The original dataset resulting from step 2 still records taxon occurrences along a continuous-time axis, and thus needs to be transformed into a discrete-time record corresponding to the presence/absence of each simulated taxon within each simulated biozone. Therefore, during this third step the original dataset is discretized in order to mimic a dataset as empirically constructed from the fossil record: a paleontological dataset of taxon occurrences within successive biozones/stages (**Fig. 3**). By comparing the continuous-time origination and extinction ages with the location of biozone boundaries, information about the presence or absence of each taxon within each biozone is obtained and recorded into a **discretized** dataset. A dataset where the exact origination and extinction numerical ages are lost and replaced by the lower boundary of the biozone where the taxon originates and the upper boundary of the biozone where it becomes extinct, respectively. From this discretized dataset, a new diversity stepping curve (as classically obtained from the fossil record) is computed and ultimately compared to the diversity curve corresponding to the original dataset (see last step).

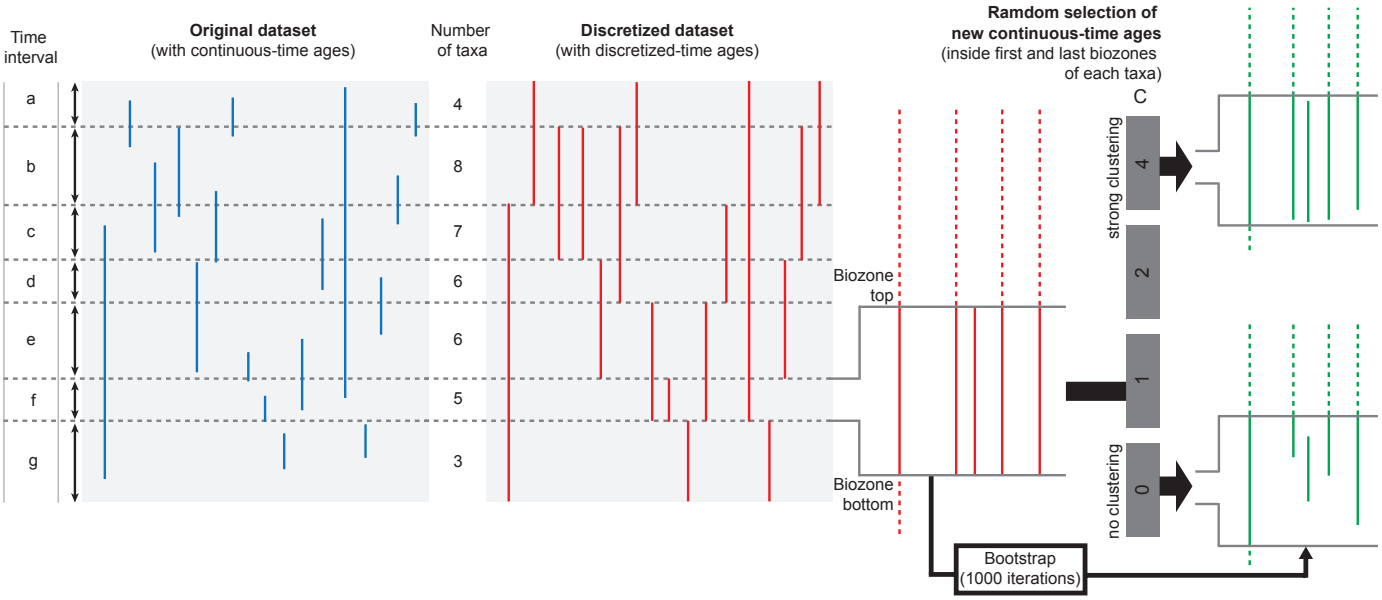


FIGURE 3. Second main step of the simulation, corresponding to the time-discretization of the original dataset (--> discretized dataset), and then back-transformation of the discretized dataset into a virtually continuous-time reconstructed dataset. C: intensity of the gathering of reconstructed taxon origination and extinction around biozone boundaries.

Step 4 - Reconstruction of Virtual Origination/Extinction Ages from the Discretized Dataset

Based on the discretized dataset, the next step consists of recalculating new continuous-time origination and extinction ages randomly selected within the first (origination) and the last (extinction) biozone where each taxon occurs (**Fig. 3**). For the very same reasons as those discussed for step 2, this random generation of new origination/extinction ages can be performed by uniform drawing between the lower and upper boundaries of the target biozone (no concentration of origination/extinction events around the biozone boundaries), or can be concentrated around the boundaries. Concentration of origination/extinction ages is obtained here through the use of a logistic model:

where t_{new} is the new continuous-time origination/extinction age, t_{low} and t_{upp} are the lower and upper boundary ages of the target biozone, x is a [0, 1] uniform random variate (x = 0 gives $t_{new} = t_{low}$ and x = 1 gives $t_{new} = t_{upp}$), and **C** modulates the steepness of the sigmoidal shape of the logistic function, and thus the intensity of the concentration of origination/extinction events around the boundaries (the larger **C**, the

$$t_{new} = \frac{t_{upp} - t_{low}}{1 + e^{-C(10x-5)}} + t_{low}$$

steeper the logistic function, the higher the concentration effect; the closer **C** to 0, the closer this model to a uniform random drawing of t_{new} between t_{low} and t_{upp}) (**Table 1**). We use here a logistic distribution model between two successive biozone boundaries rather than a normal distribution model centred on a given biozone boundary (as used in step 2) for two complementary reasons:

- During step 2 (computation of original origination and extinction ages), the biozone boundary closest

to the initial origination or extinction age is used as a "bilateral attractor" for the computation of a new origination or extinction age. This new age can equiprobably fall on both sides of the target boundary, implying that the original age has a 50% chance to fall ouside the biozone limits including the initial age. During step 4 (here), the reconstructed origination or extinction age (t_{new}) must be calculated within the biozone where the taxon originates or becomes extinct, suggesting that its lower and upper limits are the target biozone boundary ages (t_{low} and t_{upp}), a situation typically corresponding to a logistic distribution model bounded between t_{low} and t_{upp};

- As the exact distribution model(s) for the original ages around biozone boundaries is/are unknown in real case studies, it seems more sensible to use different distribution models in steps 2 and 4, so that the improvement resulting from the back-transformation algorithm (step 4) does not rely on the exact identity between the distribution models used in the two steps of the simulation.

The diversity curve related to the reconstructed dataset resulting from this procedure idiosyncratically depends on the randomly recalculated origination and extinction ages, making its direct comparison to the curves corresponding to the original and discretized datasets of little (if any) interest. This recalculation procedure is therefore coupled with a Monte-Carlo simulation in order to estimate an "average reconstructed curve" (**Fig. 3**): 1000 reconstructed datasets are independently obtained from the same discretized dataset, finally allowing the computation of an average reconstructed diversity curve and its associated 95% confidence interval (**Fig. 4**).

Step 5 - Comparison of the Original, Discretized and Average Reconstructed Diversity Curves

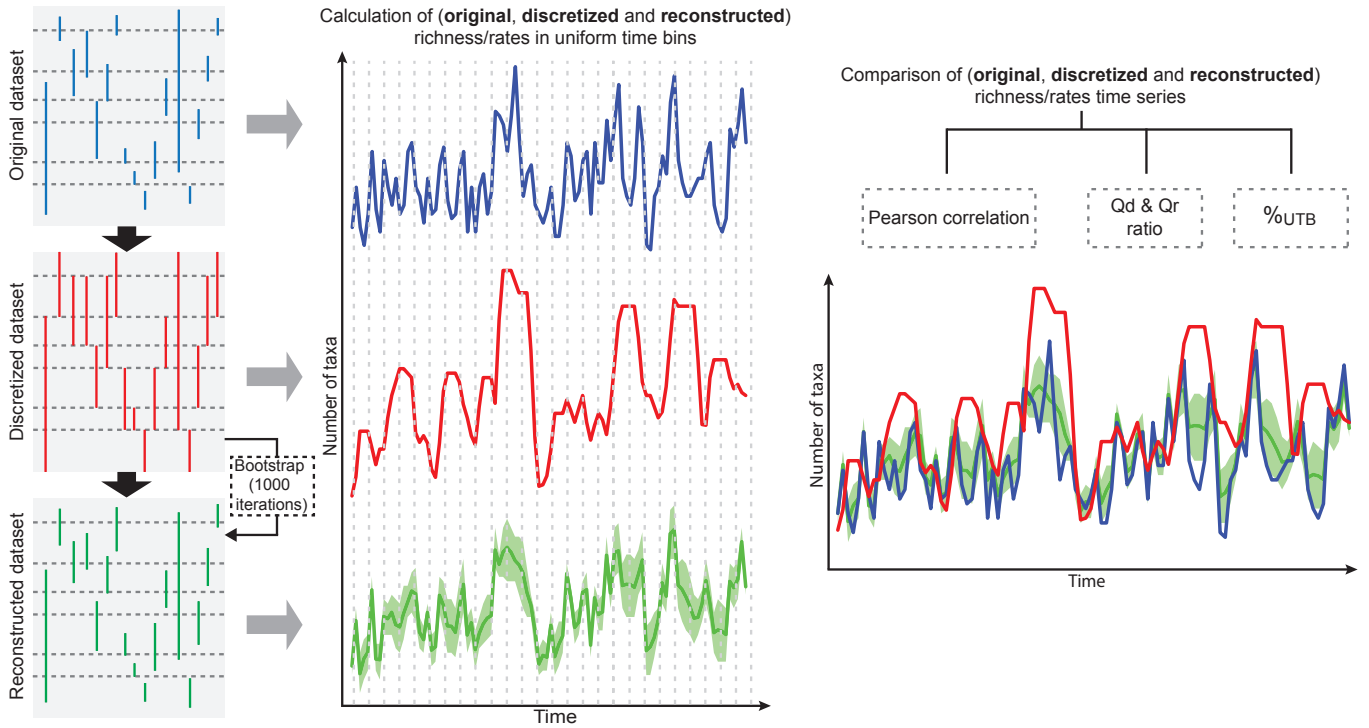


FIGURE 4. Third main step of the simulation, corresponding to the comparisons of the resulting original, discretized and reconstructed time series through three complementary indices: Pearson correlation, QD & QR ratios, and %UTB.

The diversity histories suggested by the original (end of step 2), discretized (end of step 3) and average reconstructed (end of step 4) datasets are finally compared by focusing on two complementary metrics: taxonomic richness and taxonomic origination and extinction rates (**Fig. 4**). The taxonomic richness/rate time series related to each of these three datasets are calculated within uniform time bins (UTB) with duration dependent on the mean biozone duration (**D**) used in the simulation. Indeed, using either a very small UTB-value for a dataset with a large **D**-value, or a large UTB-value for a small-**D** dataset would generate spurious effects artifactually increasing or decreasing the estimated quality of the relationships between the three diversity histories. Therefore, with **D** = 5.4 and 3.5 myr, UTB = 2 myr is used; with **D** =1.325 myr, UTB = 1 myr; and with **D** = 0.5 myr, UTB =0.1 myr.

Two distinct strategies are used in order to compute the discretized and reconstructed taxonomic richness curves, depending on whether singletons (i.e., taxa restricted to a single biozone/stage, and thus taxa that are not boundary crossers) are taken into account or not (Foote 2000; Alroy et al. 2001). Indeed, the richness values calculated for successive biozones/stages may vary independently with respect to the original ones due to several biasing factors such as variations in preservation rates and/or sampling effort, monographic or lagerstätte-effects, or even biozone/stage duration – the longer a time interval, the more likely it is to contain a large proportion of singletons. Therefore, ignoring taxa which originated and became extinct in the same time interval may help to at least partially circumvent some of those biases (Barry 1995; Bambach 1999), and thus to improve the quality of the relationships between the three diversity histories.

In addition to the computation and comparison of taxonomic richness time series, we also compute and compare the time series of taxonomic origination and extinction rates associated with the original, discretized and average reconstructed datasets. Indeed, such taxonomic rates are frequently computed alongside taxonomic richness time series in order to estimate the underlying richness- and time interval-standardized proportional changes in origination and extinction dynamics. This makes it worth investigating their relative behaviour with respect to the time discretization procedure as well as to the reconstruction algorithm. We use singleton-free Foote's (2000) per capita-myr origination (p) and extinction (q) rates

$$\hat{p} = \frac{-\ln\left(\frac{Nbt}{NFt+Nbt}\right)}{\delta t} \quad \text{and} \quad \hat{q} = \frac{-\ln\left(\frac{Nbt}{NbL+Nbt}\right)}{\delta t}$$

Where N_{bt} is the number of taxa that cross both bottom and top biozone/stage boundaries for the discretized dataset or bottom and top UTB boundaries for the original and reconstructed datasets, N_{Ft} is the number of taxa originating within the biozone/stage or UTB and crossing the top boundary, N_{bL} is the number of taxa crossing the bottom boundary and then going extinct within the biozone/stage or UTB, and δt is the duration of the biozone/stage or UTB, expressed in myr.

In both cases (taxonomic richness and rates), comparisons of the original, discretized and average reconstructed time series are achieved through three complementary approaches (**Fig. 4**):

- computation of the Pearson correlation coefficient. The closer to 1, the more parallel the two compared time series, implying that they tell the same story of relative changes through time;

- computation of the mean ratio, calculated over the *k* UTBs, between the discretized (Qd) or reconstructed (Qr) taxonomic richness/rate value and the original taxonomic richness/rate value. The closer to 1, the lesser the discretized or reconstructed time series consistently over- (Q > 1) or under-estimates (Q < 1) the original time series.

$$Qd = \frac{1}{k}\sum_{i=1}^{i=k}\frac{X_{d_i}}{X_{o_i}} \text{ and } Qr = \frac{1}{k}\sum_{i=1}^{i=k}\frac{X_{r_i}}{X_{o_i}}$$

Where , X_{oi}, X_{di} and X_{ri} are the taxonomic richness or rate values calculated for each UTB *i* for the original, discretized, and average reconstructed datasets, respectively;

- computation of the percentage of UTBs ($\%_{UTB}$) where the original taxonomic richness/rate value falls within the 95% confidence interval of the reconstructed taxonomic richness/rate. The closer to 100%, the closer the reconstructed time series to the original one;

The mean and standard deviation associated with these three metrics are ultimately estimated through 50 independent reiterations of steps 1-5 for each of the 5120 {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**} simulated combinations, based on the parameter values listed in **Table 1**.

Finally, based on these average comparison metric values obtained for each of the 5120 parameter combinations, multiple correlation analyses involving one of the comparison metrics (Pearson correlation, Qd, Qr or $\%_{UTB}$, averaged over 50 independent simulations) as the dependent variate and Log(**T**), Log(**N**), Log(**M**) and Log(**D**) as the independent variates, are achieved. These multiple correlation analyses are computed in order to untangle the respective contribution of each control parameter to each comparison metric describing the quality of the relationships between the original, discretized and average reconstructed time series.

Here we exemplify the relationships between the original, discretized and reconstructed datasets for four combinations of simulation parameters {**T**, **N**, **M**, **D**} as available from the fossil record (**Table 2**). These four examples illustrate the merits of the algorithm we propose in order to back-transform a discrete-time taxonomic richness dataset into a virtually continuous-time one under realistic control-parameter conditions ranging from slowly-evolving taxa/low-resolution biochronology/long time-interval (Mesozoic radiolarian and Meso-Cenozoic bird genera) to fastly-evolving taxa /high-resolution biochronology/short time-interval (Paleogene and Cenozoic mammal lineages) in real fossil datasets.

(iii) Results

Investigation of how and to what extent an original, continuous-time diversity curve is affected by

Dataset	**T** (myr)	**N** (Nb. taxa)	**M** (myr)	**D** (myr)	**Data source**
Mesozoic Radiolarian genera	188	593	26.7	2.8	O'Dogherty et al. (2009)
Mesozoic and Cenozoic bird genera	175	730	7.4	5.4	Paleobiology database
Cenozoic terrestrial mammal genera of North America	65	1230	5	1.325	Janis et al. (1998, 2008)
Paleogene mammal phyletic lineages from the Quercy and Limagne area, France	16	330	2.4	0.95	Escarguel and Legendre (2006), Escarguel et al. (2008)

TABLE 2. Realistic combinations of simulation parameters {T, N, M, D} used in this work.

time discretization has been achieved through sensitivity analysis based on the 5-step simulation protocol described above. Comparison of the simulation outputs from 5120 distinct {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**} combinations allowed the exploration of the relative impact of these six control parameters on the quality of the original *vs*. discretized *vs*. average reconstructed diversity time series from both taxonomic richness and origination/extinction rates viewpoints. The most salient results illustrating the effects of first-order control parameters are described and commented below; a detailed description of all other results (incl. supplementary figs. **S2-S18**) is provided as electronic supplementary material at http…. (**Annexe 2**). Synthesizing the main results from this sensitivity analysis, we show the appealing robustness properties of the reconstruction algorithm allowing the back-transformation of a discrete-time taxonomic richness dataset into a virtually continuous-time dataset. We illustrate such robustness properties through simulations based on four contrasted realistic {**T**, **N**, **M**, **D**} parameter combinations as estimated from the fossil record.

{**T**, **N**, **M**, **D**} Sensitivity Analysis

Taxonomic richness.—

First, we focus on the overall quality of the correlation between the original, discretized and average reconstructed time series by looking at the relative impact of the four simulation parameters {**T**, **N**, **M**, **D**} regardless of the intensity of the clustering of origination and extinction ages around biozone boundaries in the original (**A**) and reconstructed (**C**) datasets. Investigating the simulation outputs by simultaneously considering all simulated {**A**, **C**} combinations takes into account that these two parameters are actually unknown in real-condition paleontological dataset analysis, thus introducing some unavoidable noise in the {**T**, **N**, **M**, **D**}-controlled relations between the three time series under scrutiny.

Either singletons are retained (**Fig. 5, Figs. S2, S3, Table S1-S3**) or removed (**Figs. S4-S6, Table S4-**

S6) from the discretized and thus reconstructed datasets, parameter **D** (mean biozone duration) appears to have the highest relative impact on the quality of the original-discretized and original-reconstructed curves as estimated by Pearson correlation. Clearly, the smaller **D** (i.e., the shorter the mean biozone duration), the lower the absolute as well as relative amount of false co-occurrences generated by the time-discretization procedure, and the higher the overall correlations between the three taxonomic richness curves (**Fig. 5a**), a result confirmed by multiple correlation analysis (**Table S1**). Next, parameter **M** (mean longevity of taxa) also appears to have a rather high impact on the diversity curve correlations, especially

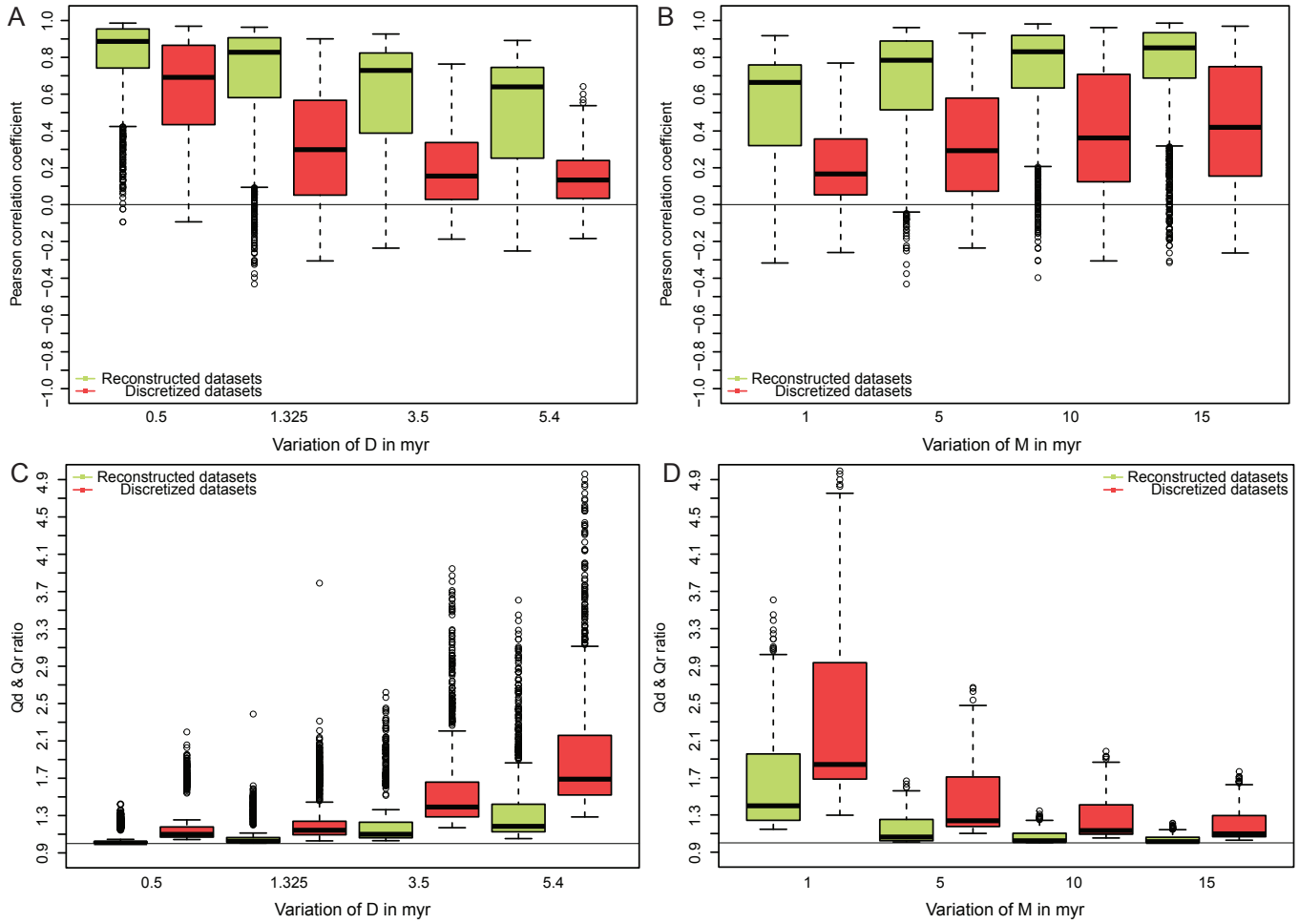


FIGURE 5. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) depending on the four simulation parameters D (A), M (B), and boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) depending on the four simulation parameters D (C), M (D), all {A, C}-parameter combinations considered simultaneously. See Fig. S2 for corresponding results without singletons.

for the original-reconstructed curves correlation (**Table S1)**. For a larger **M** (i.e., the longer the mean taxon longevity), the correlation is higher between the original and reconstructed time series (**Fig. 5b**). This result can be explained by the way the reconstructed signal is obtained from the discretized one: calculating new continuous-time origination and extinction ages necessarily modifies the original longevity of each taxon; the larger **M**, the lower the average relative difference between original and reconstructed ages and thus longevities, the more parallel the original and reconstructed time series, and so the higher their correlation.

Ultimately, this dependence on **M** exists because the mean biozone duration is noticeably shorter than the mean taxa longevity in 12/16 {**M**, **D**} simulated combinations, a situation also encountered in most real datasets due to the combinatorial nature of biozone construction. The **N** (number of simulated taxa; **Fig. S2a**) and **T** (length of the simulated time interval; **Fig. S2b**) parameters appear to have no major effect on the original-reconstructed curve correlation, but more strongly affect the original-discretized curve correlation (see suppl. results).

Next, we looked at the Qd, Qr and $\%_{UTB}$ metrics as complementary estimates of the accuracy of discretized (Qd) and reconstructed (Qr; see suppl. results for $\%_{UTB}$) richness values with respect to the original ones. From the Qd and Qr perspective (**Fig. 5, Fig. S2, Table S2**), **D** and **M** appear to be the major control parameters: the smaller **D** is (mean biozone duration; **Fig. 5c**), or the larger **M** is (mean taxon longevity; **Fig. 5d**), the closer Qd and Qr are to 1, i.e., the closer the discretized and reconstructed richness values are to the original ones. Again, these relations directly result from the false co-occurrences generated during the biozone construction (i.e., time discretization) process: the larger **D** and/or the smaller **M**, the larger the number of false co-occurrences, the larger Qd and Qr, i.e., the more the discretized and reconstructed richness values tend to overestimate the original signal. Comparatively, parameters **N** (number of simulated taxa; **Fig. S2c**) and **T** (length of the simulated time interval; **Fig. S2d**) have a weak average effect on Qd, and almost no average effect on Qr values, even if the maximum simulated Qr and Qd values tend to increase with increasing **N** and **T** values. Overall, for any {**D**, **M**, **N**, **T**} combination, the reconstructed richness values appear much more accurate than the discretized ones (i.e., Qr always closer to 1 than Qd).

Origination and extinction rates.—

Parallel to the sensitivity analysis of the taxonomic richness signal, we also investigated the effects of varying **T**, **N**, **M**, and **D** (all {**A**, **C**} combinations considered simultaneously) on singleton-free **Foote**'s **(2000)** per capita-myr origination () and extinction () rates, using the same complementary metrics: Pearson correlation, Qd & Qr ratios, and $\%_{UTB}$. Whereas correlation levels reached by origination and extinction rates when comparing the original and reconstructed time series are globally similar (average correlations ranging from 0.7 to 0.9 in most cases), those obtained when comparing the original and discretized time series appear much lower (average correlations never larger than 0.3; compare **Fig. 6** with **Fig. 5** and **Figs. S2, S4**). Clearly, the discretized taxonomic rate time series fit the original one less well than its taxonomic richness counterpart, a possible consequence of the nature of the taxonomic richness dynamics as a combination of origination and extinction dynamics. Nevertheless, contrary to taxonomic richness-based results (previous Section, **Table S1**), taxonomic rate-based multiple correlation analyses show somewhat different results depending on whether **A** = 0 (no clustering of origination and extinction events around the biozone boundaries in the original dataset; **Fig. S7**; **Table S7, S10**) or **A** > 0 (**Fig. S8**; **Table S7, S10**). **D** (mean biozone duration) appears as the only leading control parameter when

A = 0, whereas both **D** and **T** (total length of the simulated interval) lead the original-discretized relation and **N** (number of simulated taxa) leads the original-reconstructed relation when **A** > 0 (see suppl. results). From the Qd, Qr and $\%_{UTB}$ viewpoints, **D**, **M** and **N** appear to weakly affect both original-discretized and original-reconstructed time series relationships, **T** playing a rather weak ($\%_{UTB}$) to no (Qd and Qr) role here (**Fig. 7, Fig. S9, Table S8, S9**; see suppl. results). In all but one (for **D** = 0.5, i.e., very short mean biozone duration) case, the reconstructed origination and extinction rates values appear much more accurate than the discretized ones (i.e., Qr always closer to 1 than Qd).

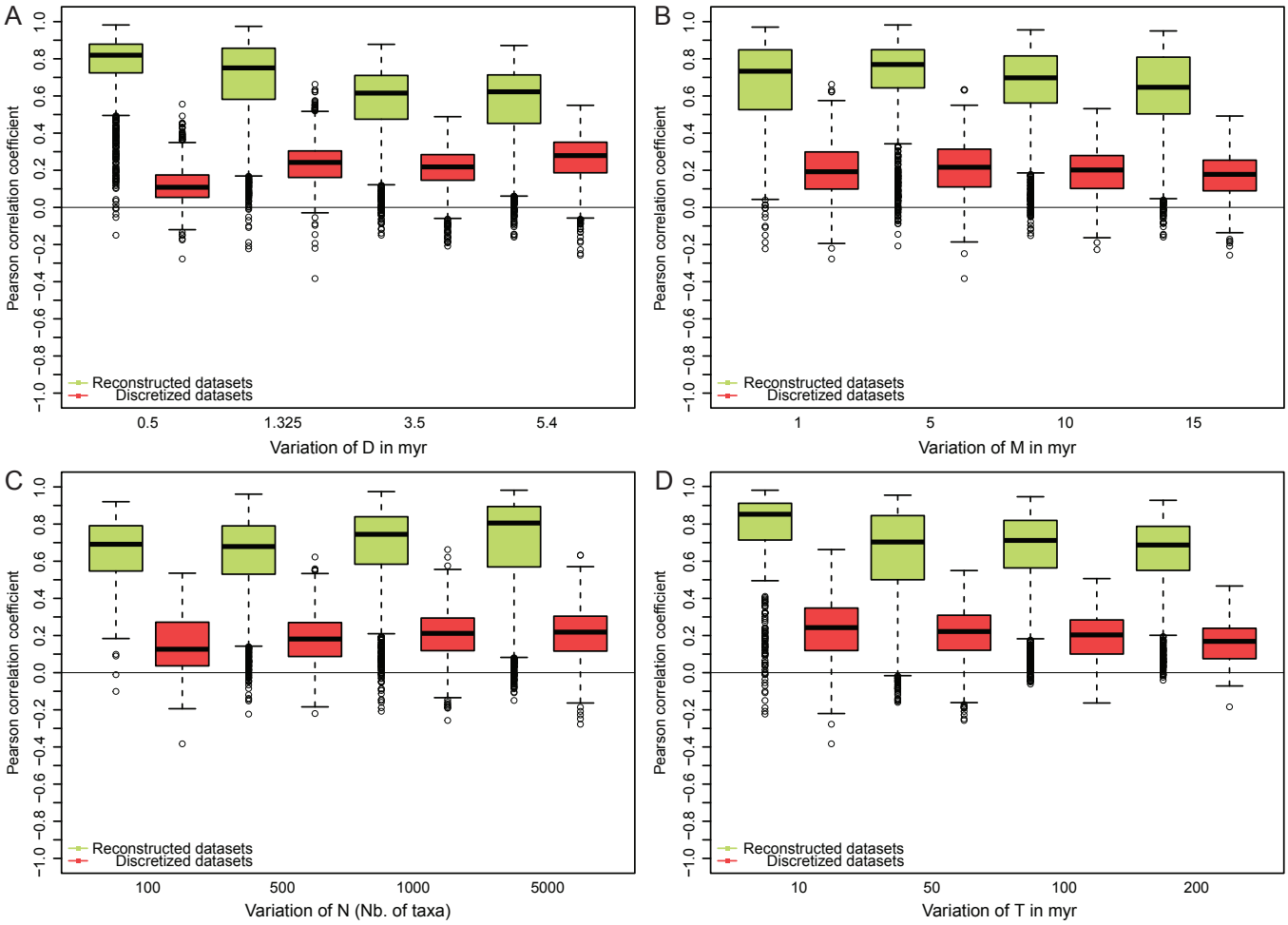


FIGURE 6. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series depending on the four simulation parameters D (A), M (B), N (C) and T (D), all {A, C}-parameter combinations considered simultaneously. Similar results are obtained for extinction rates, as illustrated by Table S10.

Robustness of the Reconstruction Algorithm to Varying Concentration of Originations and Extinctions around Biozone Boundaries

Building on the results presented above, we then investigated the effect of the clustering intensity of origination and extinction ages around biozone boundaries in the original (**A**) and reconstructed (**C**) datasets on the quality of the original-discretized and original-reconstructed time series of taxonomic richness and rates relations, as estimated by the same (Pearson, Qd, Qr and $\%_{UTB}$) metrics. Here, results from 224 over the 256 possible {**T**, **N**, **M**, **D**} combinations are considered simultaneously Simulation outputs

when **D** = 3.5 or 5.4 myr and **T** = 10 myr (regardless of **N** and **M** values), corresponding to 2 × 16 = 32 distinct parameter combinations, were discarded in order to remove erratic results based on a biochronological framework involving very few (usually < 5) successive biozones.

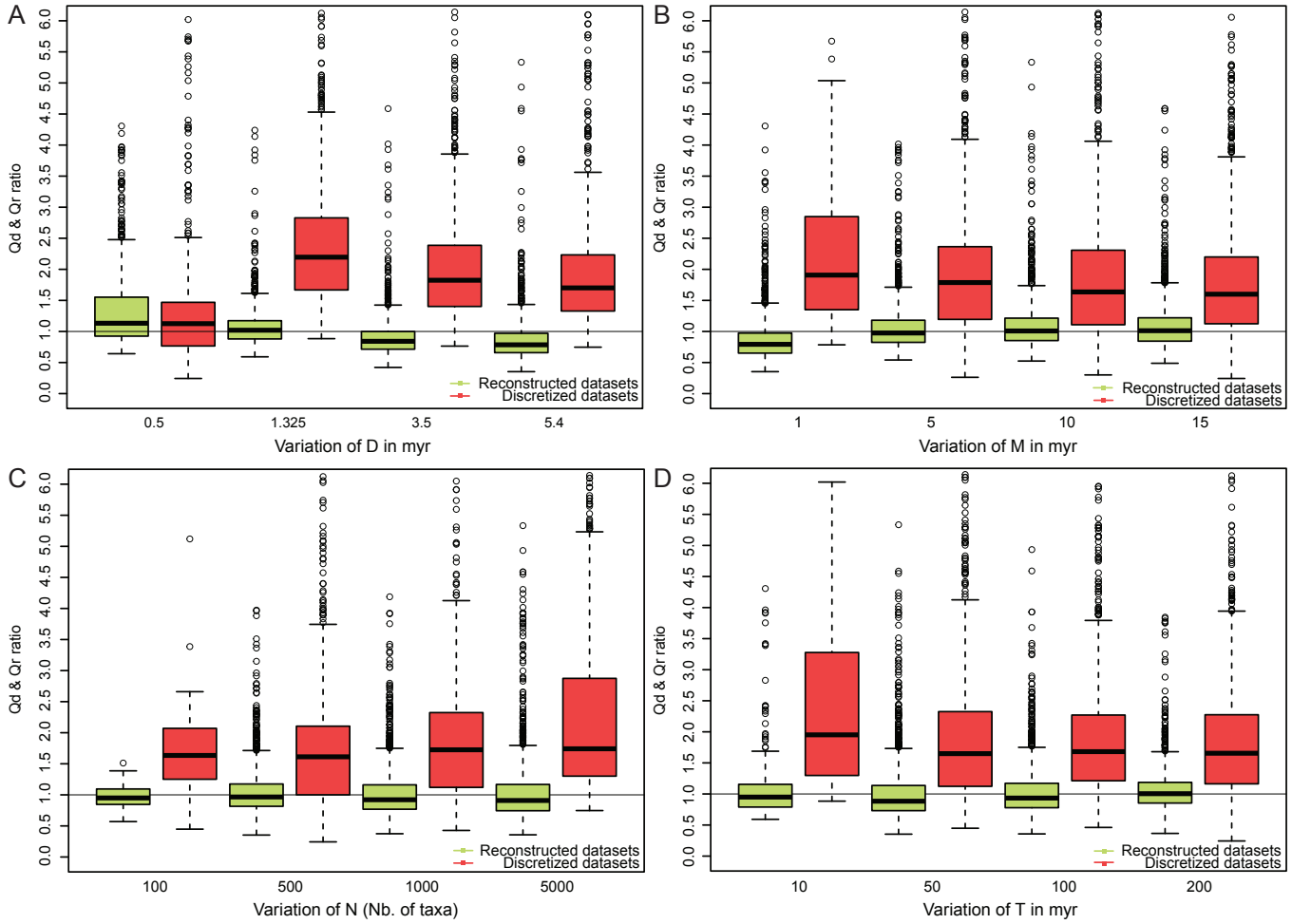


FIGURE 7. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series depending on the four simulation parameters D (A), M (B), N (C) and T (D), all {A, C}-parameter combinations considered simultaneously. Similar results are obtained for extinction rates, as illustrated by Table S11.

Based on the Pearson correlation related to the original-discretized and original-reconstructed curves relationships, the reconstructed signal appears to significantly outperform the discretized one in almost all {**A**, **C**} combination cases for both taxonomic richness and rates time series (**Fig. 8**). This is most particularly true when **A** > 0, whatever the value of **C**. Concerning taxonomic richness (either including or excluding singletons; **Fig. 8A, B**), average correlations range between 0.2 and 0.4 for the original-discretized relation, whereas they range between 0.4 and 0.8 when **A** = 0 and between 0.65 and 0.9 when **A** > 0 for the original-reconstructed relation. Concerning origination and extinction rates (**Fig. 8C, D**), average correlations range between 0.2 and 0.3 for the original-discretized relation, whereas they range between 0.05 and 0.3 when A = 0 and between 0.6 and 0.8 when A > 0 for the original-reconstructed relation. Therefore, from the Pearson correlation viewpoint, a taxonomic richness or rate discretized time series appears to poorly represent the original one, whereas its related reconstructed time series offers a much better fit, especially when **A** > 0. That is, when origination and extinction ages are more or less

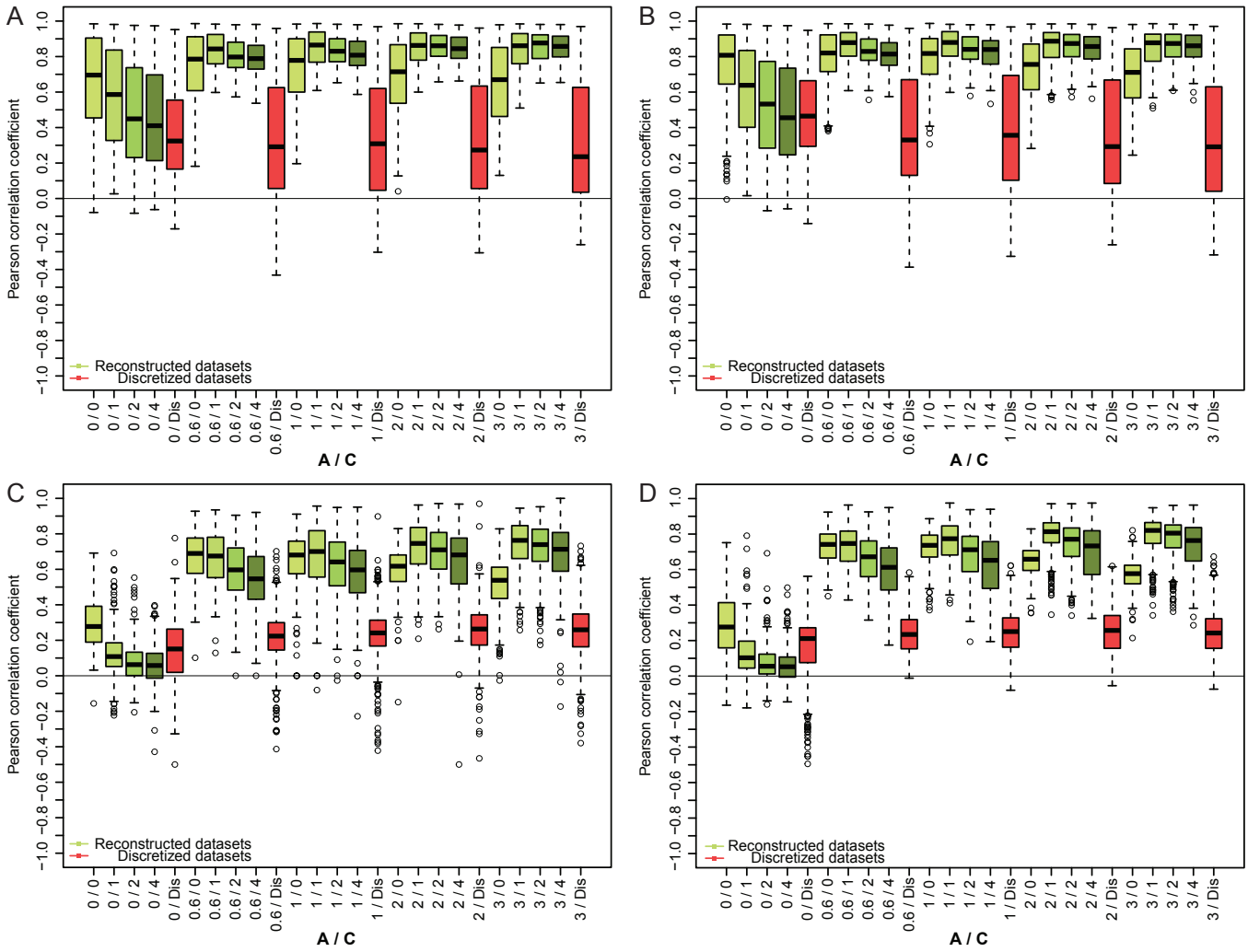


FIGURE 8. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) time series of taxonomic richness including (A) and excluding (B) singletons, and Foote's (2000) taxonomic origination (C) and extinction (D) rates, depending on the A and C simulation parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4), all {T, N, M, D}-parameter combinations considered simultaneously.

concentrated around biozone boundaries in the original dataset. Remarkably, even if the best correlation results are obtained for compatible **A** and **C** values, the reconstruction algorithm appears robust to discrepancy between these two parameters, especially when **A** > 0. In that case, reliable reconstructed time series can be expected even if ignoring the actual value of **A** and even if using **C** = 0. Comparatively, when **A** = 0, low average correlation values are expected even for the original-reconstructed relation, especially in the case of taxonomic rates, and all the more when **C** markedly differs from **A**. This suggests that on average, discretized as well as reconstructed rates time series poorly fit the original ones when **A** = 0, i.e., as origination and extinction ages are randomly distributed within biozones.

From the Qd and Qr viewpoints, the discretized time series appear to strongly overestimate the original taxonomic richness (with or without singletons) as well as the original taxonomic rates (median simulated Qd values significantly larger than 1), except for the case when **A** = 0. It suggests the unbiasedness of Foote's (2000) origination and extinction rates under a time-homogeneous rates evolutionary model (see next result section for a more nuanced conclusion) (**Fig. 9**). However, the reconstructed taxonomic richness time series still overestimate the original ones on average, but to a much lower extent, whereas

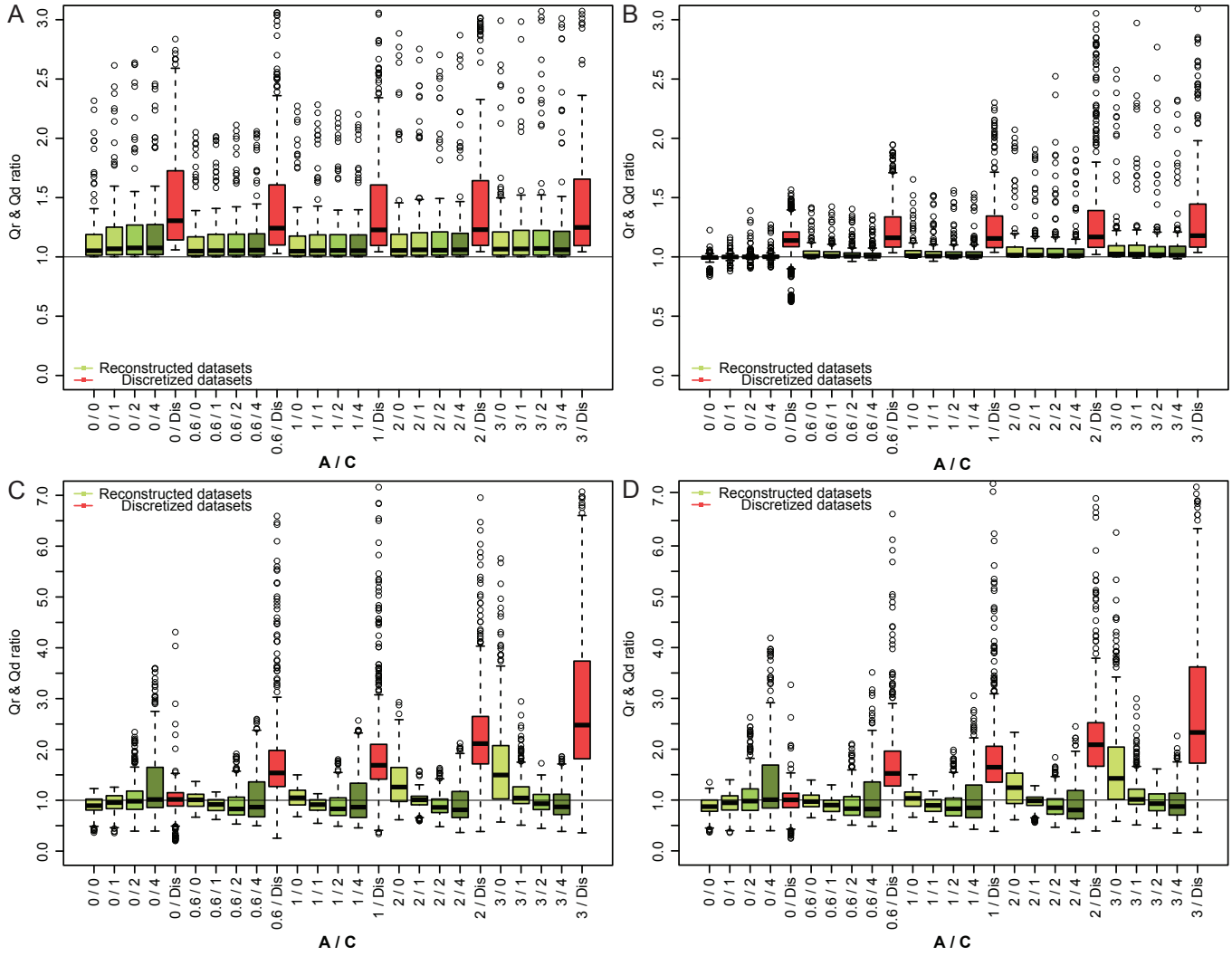


FIGURE 9. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) time series of taxonomic richness including (A) and excluding (B) singletons, and Foote's (2000) taxonomic origination (C) and extinction (D) rates, depending on the A and C simulation parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4), all {T, N, M, D}-parameter combinations considered simultaneously.

simulation results appear more variable for reconstructed taxonomic rates time series (see suppl. results).

*Simulation Results Based on Realistic {**T, N, M, D**} Parameter Combinations*

In a third and final step, we investigated simulation results based on four contrasted {**T**, **N**, **M**, **D**} parameter combinations inferred from the fossil record (**Table 2**). All but one (average taxonomic longevity for the Mesozoic radiolarian genera dataset) parameter value used here fall within the ranges of parameter values used in the sensitivity and robustness analyses detailed above, making these last simulation results special realistic cases useful for illustration purposes.

From the taxonomic richness viewpoint, Pearson correlation results highlight the importance of **M**/**D**, the ratio between the mean longevity of taxa (**M**) and the mean duration of biozones (**D**). The higher is, the higher **M**/**D** the correlation between the original and discretized as well as reconstructed time series (**Fig. 10:** singletons included, **Fig. S11:** singletons excluded). With **M**/**D** = 9.5, the slowly-evolving Mesozoic radiolarian genera parameter combination (**Fig. 10A, Fig. S11A**) clearly returns higher correlation levels than the Meso-Cenozoic birds parameter combination (with **M**/**D** = 1.4**; Fig. 10B, Fig. S11B**), with the two

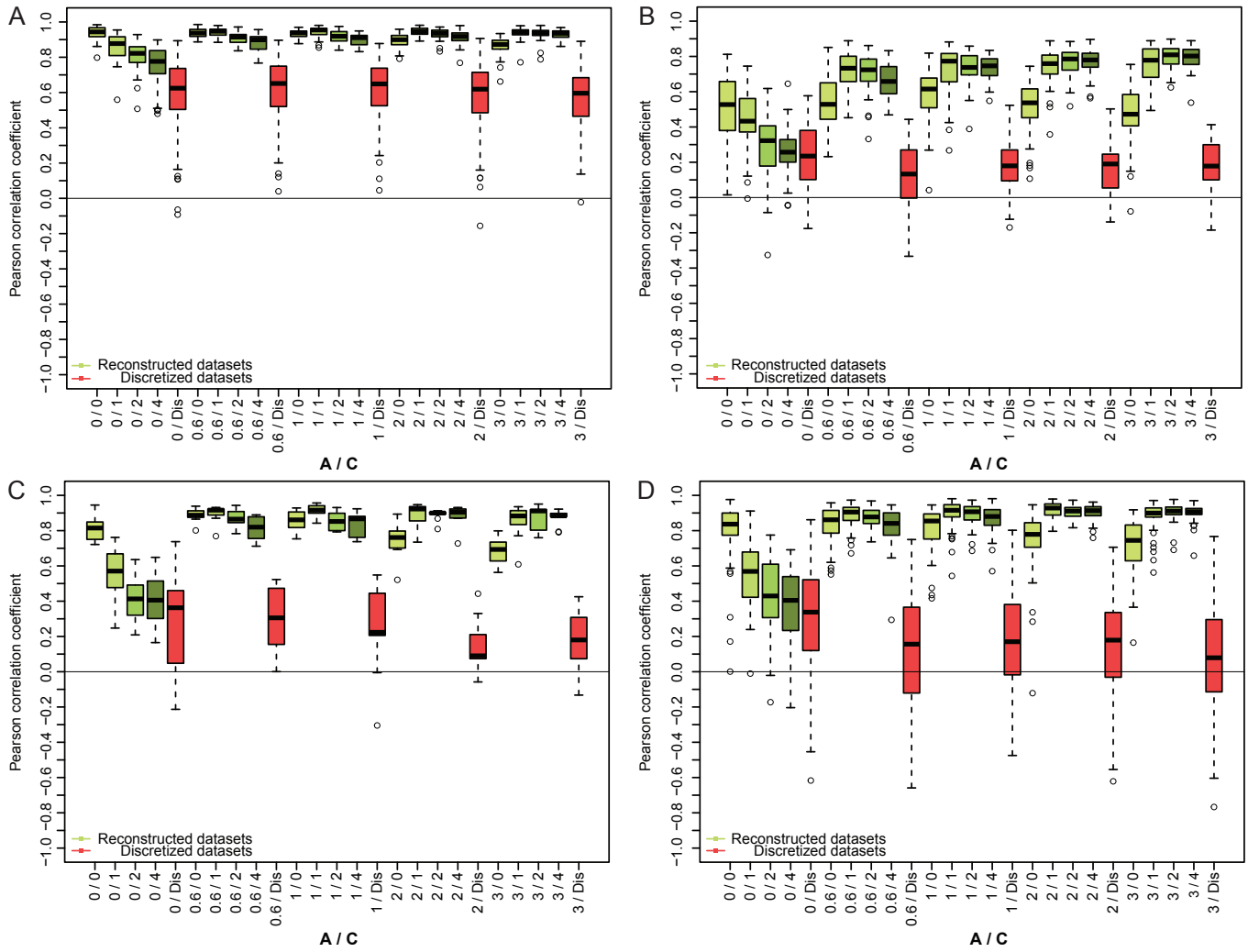


FIGURE 10. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (Table2), depending on the A and C parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S11 for corresponding results without singletons.

mammal parameter combinations as intermediate cases (US Cenozoic terrestrial mammals: **M/D** = 3.8; Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area: **M/D** = 2.6). In all cases, excluding singletons from the computations increases the correlations, all the more when originations and extinctions are not clustered around biozone boundaries (i.e., **A** = 0) and when **M/D** is large (compare **Fig. 10A, Fig. S11A** with **Fig. 10B, Fig. S11B**). Qd, Qr and $\%_{UTB}$ results highlight a similar effect of **M/D** on the accuracy of discretized and reconstructed taxonomic richness values with respect to the original ones (**Fig. 11, Fig. S12**; see suppl. results). Overall, from the viewpoint of taxonomic richness estimates and based on these four realistic parameter combinations (**Table 2**), the Mesozoic Radiolarian genera case demonstrates that a particular sets of parameters (e.g., with high **M/D** values) can greatly minimize the noise introduced during the discretization process, whereas other combinations (e.g., for Meso-Cenozoic bird genera) clearly illustrate the potentially large distortion effect of discretization. In all cases, the taxonomic richness time series as reconstructed by the simple algorithm proposed here always exhibits a much better fit to the original time series than the discretized one.

From the taxonomic rates viewpoint, Pearson correlation analyses for all four parameter combinations highlight the noisy effect of the discretization process on the original signal regardless of the value of **A** (i.e., the intensity of origination and extinction clustering around biozone boundaries), with average correlations between the original and discretized time series always ≤ 0.3 (**Fig. 12, Fig. S15**). Departing from taxonomic richness time series, this noisy effect also affects the original-reconstructed time series relationship when originations and extinctions are not clustered around biozone boundaries (i.e., **A** = 0) for all four {**T**, **N**, **M**, **D**} combinations. When **A** > 0, the correlation between original and reconstructed taxonomic rates time series is clearly improved, but appears more strongly affected by **A** and **C** values than for the taxonomic richness time series, with lower correlations for the most heterogeneous {**A**, **C**} combinations. Following the taxonomic richness results detailed above (**Fig. 10**), the lowest average correlations are obtained from the Meso-Cenozoic bird genera parameter combination (**Fig. 12B**), especially for the original-reconstructed relationships. Overall, the main drivers of the correlation between the original, discretized and reconstructed time series appears to be **D** and **N**: when **A** = 0, small

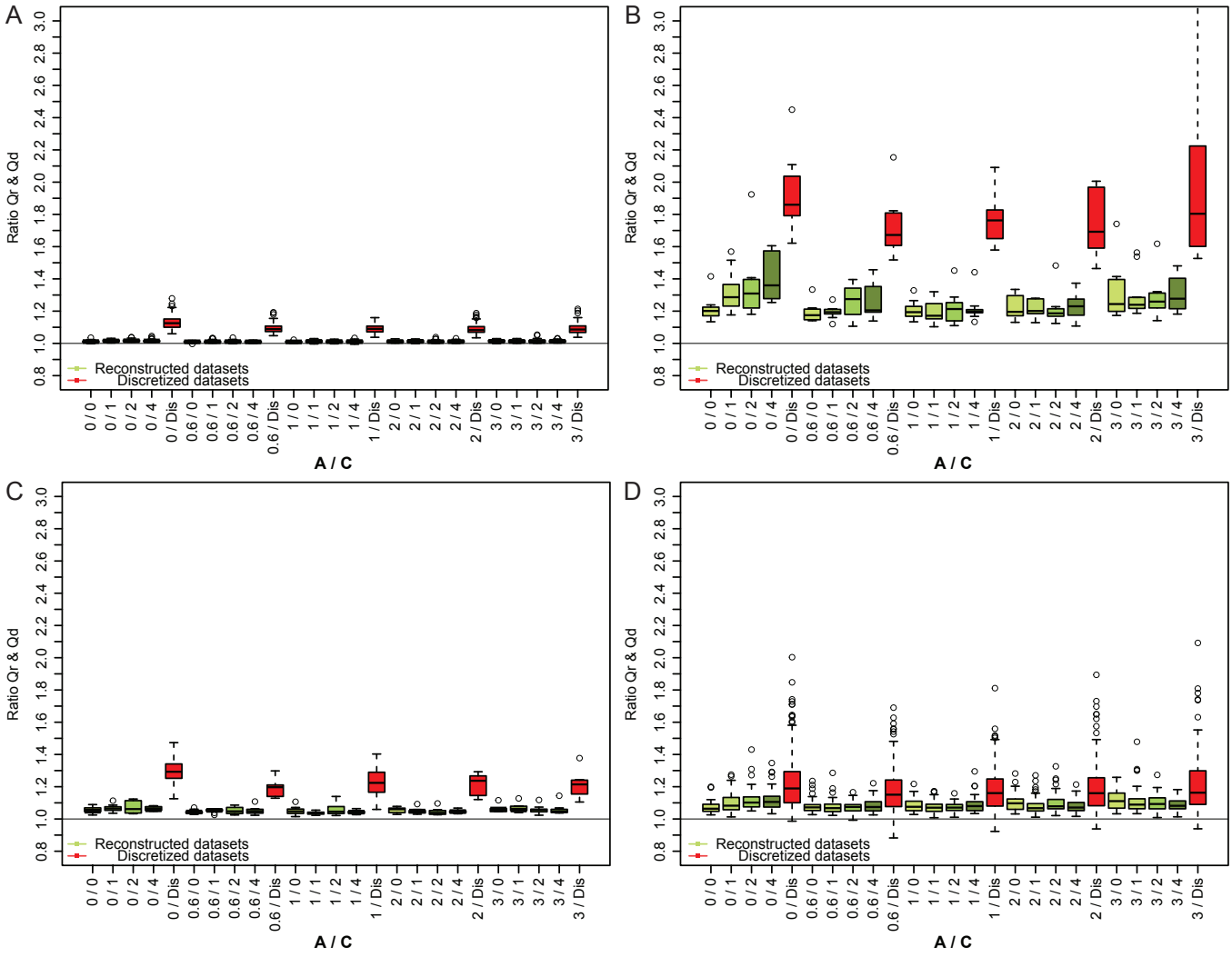


FIGURE 11. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (Table 2), depending on the A and C parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S12 for corresponding results without singletons.

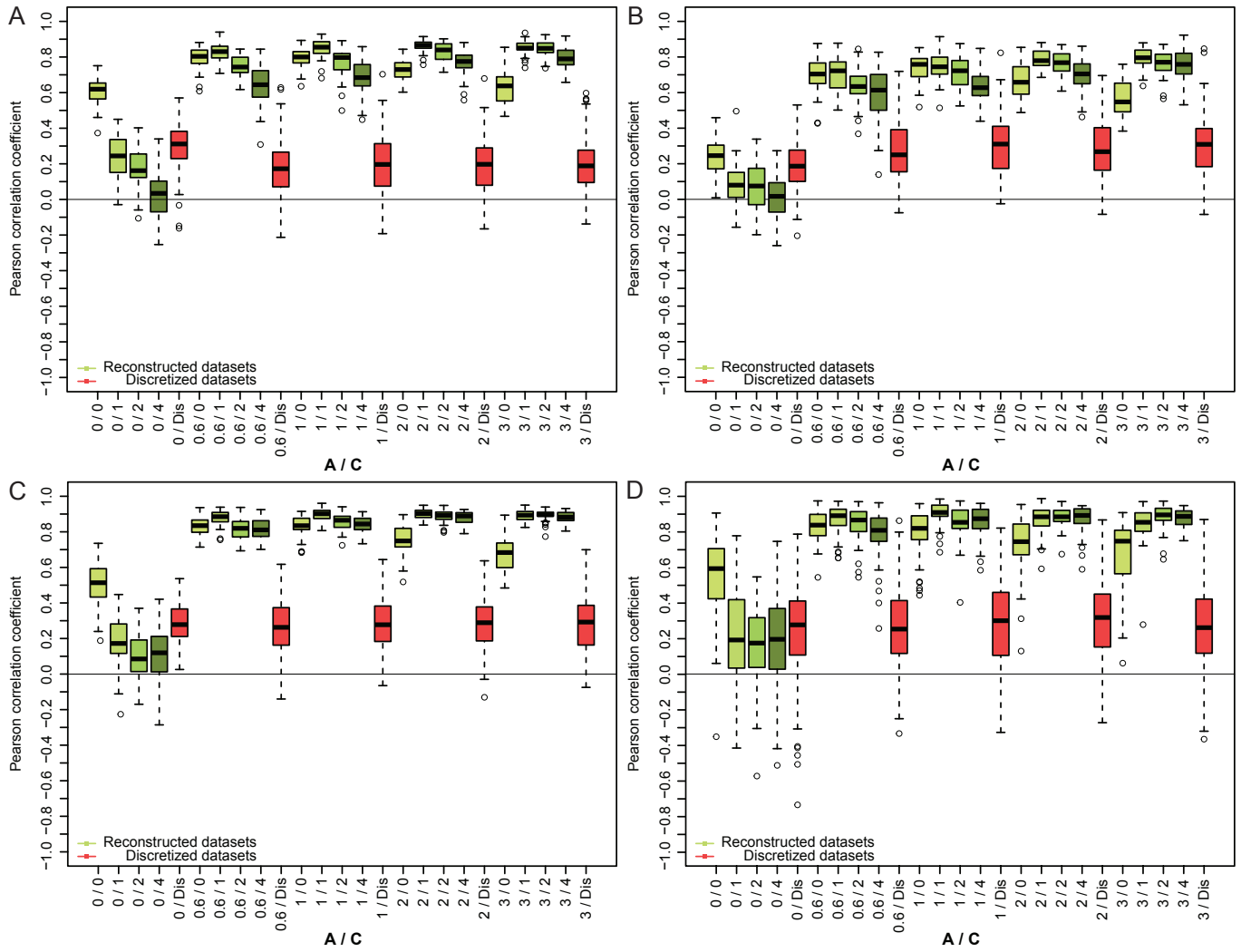


FIGURE 12. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (Table 2), depending on the A and C parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S15 for corresponding results for extinction rates.

D-values result in higher correlations, whereas higher **N**-values generate higher correlations when **A** > 0. Qd, Qr and %UTB results highlight somewhat distinct situations, depending on A (**Fig. 13, Figs. S16-S18**). Overall, based on Foote's (2000) origination and extinction rates, an original dataset resulting from a time-homogeneous rates evolutionary model (i.e., **A** = 0) leads to unbiased to very weakly biased discretized and reconstructed taxonomic rates estimates, an appealing property that no longer applies when **A** > 0, i.e., under a time-heterogeneous rates evolutionary model.

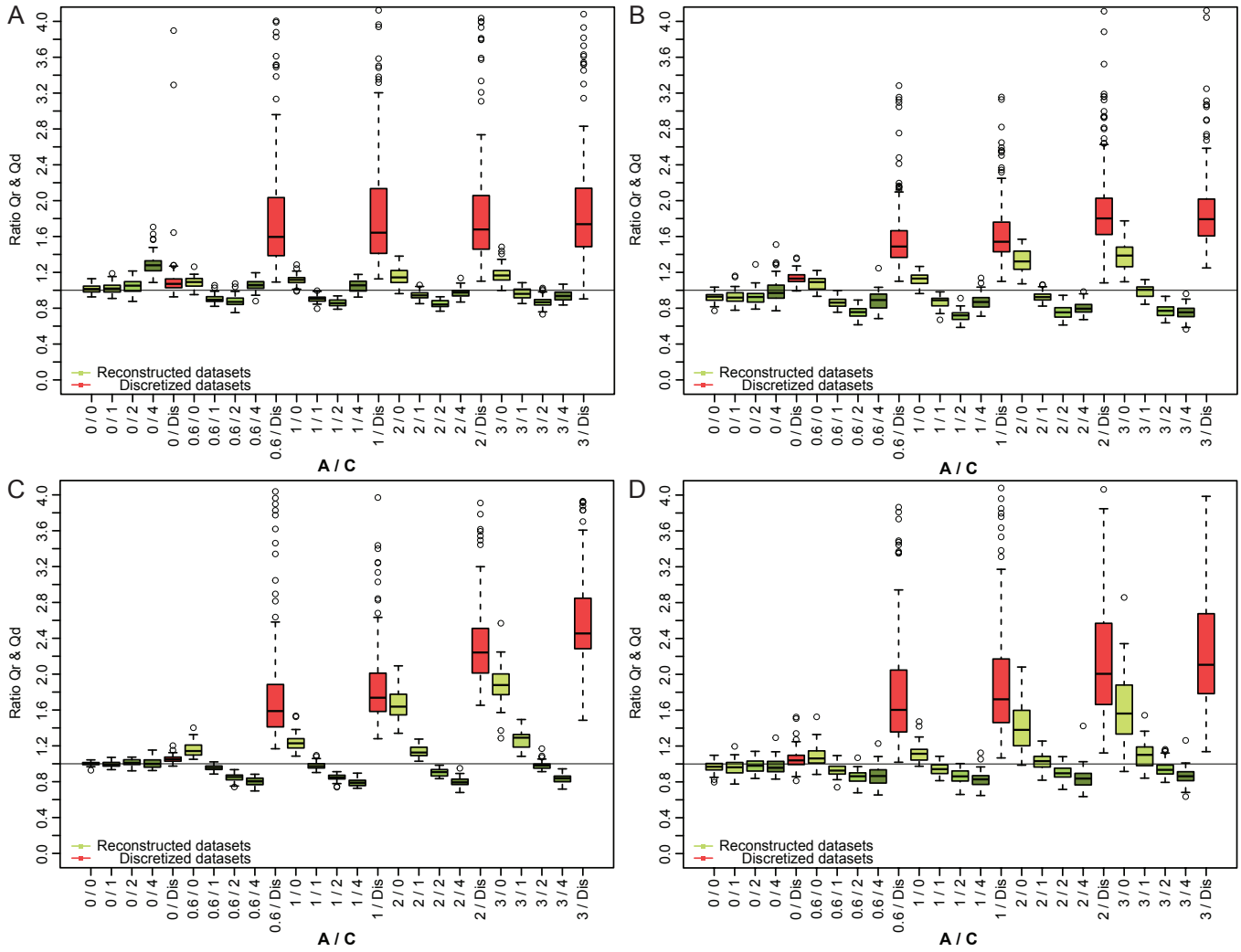


FIGURE 13. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (Table 2), depending on the A and C parameters (from lightest green for C = 0 to darkest green for C = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S16 for corresponding results for extinction rates.

(iv) Discussion

Based on the results presented above, two major discussion axes can be identified: (i) the effects of the transformation of an original, continuous-time diversity signal into a discrete-time signal and their consequences on the knowledge of deep-time biodiversity dynamics; (ii) the accuracy improvement resulting from the back-transformation of a discrete-time taxonomic richness dataset into a virtually continuous-time dataset. We discuss both aspects from the working hypothesis of a fully preserved and sampled taxonomical dataset, i.e., from the perspective of an exhaustively known complete fossil record including all taxa from the underlying living assemblages. We therefore deliberately ignore here all the methodological issues linked to the quality and reliability of paleontological datasets, including taphonomical biases (i.e., the degree to which a given fossil assemblage qualitatively and quantitatively actually reflects its parent living assemblage) and sampling biases (e.g., removing the rarest, smallest

or most fragile/fragmented specimens and species from the fossil record due to insufficient sampling effort or field, paleontological or systematic expertise). In doing this, we obviously do not suggest that taphonomical and sampling biases have negligible or no effects on our knowledge of deep-time diversity dynamics; they do affect it. Rather, we ignore such biases by simulating complete fossil datasets with respect to their parent datasets in order to evaluate and discuss the still comparatively understudied effects of time discretization on our knowledge of deep-time biodiversity dynamics. This is the reason why we chose to use Foote's (2000) taxonomical origination and extinction rates rather than more recent Alroy's (2014, 2015) rates integrating improved counting methods to minimize computational biases resulting from an incomplete fossil record. From that point of view, an exciting perspective deriving from the present study will be to add a taphonomical/sampling bias step to the simulation algorithm used here in order to further evaluate the relative accuracy and robustness of various diversity and rate metrics in paleontologically more realistic situations.

The qualitative and quantitative appraisal of biodiversity dynamics (considering either taxonomic richness, evolutionary rates or any other metrics of interest) strongly depends on the spatial and temporal scale and resolution level at which data have been observed and recorded (Ricklefs 1987, 2004; Wiens 1989; Caley and Schluter 1997; Escarguel et al. 2011). Even if the spatial scale of analysis is not explicitly taken into account in our simulation approach, it is implicitly accounted for, because the larger the geographical extent of the studied dataset is, the larger **N** (a direct consequence of the Species-Area relationship; Rosenzweig 1995) and **D** (for both ecological and biogeographical reasons, the absolute amount of biochronological contradictions between fossiliferous localities and sections is expected to increase with the geographical area under study, leading to a decrease in biochronological resolution and accuracy; Sadler and Cooper 2008) are as well. In addition, **T** may also increase with the geographical extent of the study, but not **M**. From that point of view, by considering various contrasted {**T**, **N**, **D**}-parameter combinations, our simulation approach actually covers a large spectrum of spatial and temporal resolutions from local (expected to imply relatively low **T**, **N** and **D** values) to global level analyses (expected to imply larger **T**, **N** and **D** values). Alternatively, varying **M** and **N** (irrespective of **T** and **D**) indirectly accounts for varying the taxonomic resolution level of the analysis, from lower taxonomic rank studies involving relatively small **M** values associated with large **N**/**M** ratios up to higher taxonomic rank studies involving relatively large **M** values associated with small **N**/**M** ratios.

Finally, it is worth noting that all the simulations presented here were performed under a single simple diversification scenario assuming stochastically constant diversity, origination and extinction – a steady-state equilibrium (random walk) model ignoring the possibility of a non-random short-term event and/or long-term background trend. Whereas non-random short-term changes in diversity are well known to paleontologists (e.g., extinction crises and adaptive radiation phases; Jablonski, 1986, 2005; Hallam & Wignall, 1997), whether non-random long-term background trends in diversity changes actually existed or not over geological times remains an open question falling largely beyond the scope of this work (Signor 1978; Raup and Sepkoski 1984; Jablonski 1986; Raup 1992; Alroy 1996, 2008, 2010b). Nevertheless, we

note that the existence of such non-random events or trends may likely modify the relative impact of time discretization on the quality of the discretized and reconstructed diversity signals with respect to the original one. Actually, the steady-state diversification model used here is a worst-case scenario with respect to the original *vs*. discretized *vs*. average reconstructed time series relationship – i.e., the scenario that minimizes the diversity dynamics signal:noise ratio in the analyzed dataset. Indeed, any nonrandom diversity event or trend added to this random walk process will necessarily increase the signal:noise ratio, ultimately improving the original *vs.* discretized *vs*. average reconstructed relationship. As a consequence, the back-transformation algorithm introduced here will generate at least equivalent, if not better results when applied to non-stationary diversity patterns. From that point of view, a new key question arises: how much does diversity or rate need to deviate from background diversity dynamics in order to be able to detect the change with time-discretized data? Complementary simulations will be necessary in order to answer this question, building on the simulation algorithm used here by adding varying intensity non-random events and/or trends in origination and/or extinction rates (and thus diversity). Critically, it will be necessary to distinguish among various cases including origination and/or extinction short-term pulses *vs*. long-term trends, with diversity-dependent or independent origination and/or extinction rates, which will severely increase the number of simulation outputs. This will also potentially affect the way the biozonation is constructed and applied to the original dataset, as on average, shorter biozones are expected with increasing origination and/or extinction rates (Escarguel and Bucher 2004).

Effects and Consequences of the Discretization of a Continuous-Time Diversity Signal

The computation of correlation coefficient and Qd ratio related to the original-discretized time series relationship for each of the 256 simulated combinations of {**T**, **N**, **M**, **D**} parameters and for four realistic parameter combinations: (i) provides an overview of the quality of the discretized diversity signal with respect to the original diversity signal, and (ii) evidences the best and worst conditions to preserve the original diversity signal through time discretization, making it possible to estimate the potential overall effect of discretization on actual paleontological datasets, regardless of the additional effects of any taphonomical and/or sampling biases.

Original taxonomic richness curves are best preserved through time discretization when mean biozone duration (**D**) is low and mean taxon longevity (**M**) is high, and thus when the **M**/**D** ratio is high (**Fig. 5a, b, Fig. S4a, b**). The sensitivity analysis clearly illustrates the primacy of **D** over all other control parameters: the correlation coefficients computed between original and discretized taxonomic richness time series when **D** = 0.5 myr are more than two times higher than when **D** = 1.325 myr, which in turn are nearly two times higher than when **D** = 3.5 or 5.4 myr. Beyond **D**, only **M** appears as an efficient control parameter. Indeed, realistic parameter combinations further show that even when a dataset is built from a biozonation with a high **D**-value (e.g., the Mesozoic Radiolarian genera dataset; **Table 2**), the discretized richness curve remains close to the original one as long as M stays high, a situation classically encountered

when studying long-ranging (slowly evolving or higher-level) taxa. While the **M**/**D** ratio plays a major role in controlling the quality of the relationship between the original and discretized taxonomic richness time series, the total duration of the dataset (**T**) and the number of simulated taxa (**N**) appear as second-order parameters, with higher correlation values when **N** is low and to a lesser extent when **T** is high, which indirectly increases the number of biozones over the simulated time interval, and thus decreases the relative importance of the false co-occurrence effect generated by time discretization (**Figs. S2c, d, S4c, d**).

From the point of view of taxonomic origination and extinction rates, the relative effect of the control parameters on the correlation between the original and discretized time series is similar to those observed for taxonomic richness curves up to when **A** = 0, i.e., the original, continuous-time origination and extinction ages for each taxon are not clustered around biozone boundaries (**Fig. S8, Table S4, S7**). When **A** > 0, i.e., when origination and extinction ages are more or less strongly concentrated around biozone boundaries, the highest correlations between the original and discretized taxonomic rate curves are achieved by high **N** and **D** values combined with low **T** and **M** values (**Fig. 7**, **Table S4, S7**). This rather counterintuitive reversal of parameter influence with respect to the **A** = 0 condition can be explained by the decrease of the relative amount of false co-occurrence generated by the time-discretization process (i.e., the decrease of average relative differences between original and discretized taxon longevity) as **N** and **D** increase and **M** decreases when the taxonomic turnover is concentrated around the biozone boundaries – an explanation supported by the fact that the higher **A**, the more originations and extinctions cluster around biozone boundaries, the greater the relative effect of **D** in controlling the quality of the original-discretized rates relationship. The fact that the main control parameters of the original-discretized rates relationship differ depending on whether **A** = 0 or **A** > 0 may be seen as problematic because in most, if not all, real cases the actual value of **A** is unknown. However, our simulation results clearly show that whatever **A**, the correlation expected between the original and discretized taxonomic rate curves is very low (**Fig. 6, Figs. S7, S8**), casting doubts on the overall accuracy of taxonomic rate relative changes through time based on even a complete paleontological dataset.

Focusing on the Qd ratio, i.e., exploring the degree to which the discretized rate time series consistently over- (Qd > 1) or under-estimates (Qd < 1) the original one, the mean biozone duration (**D**) only marginally affects the accuracy of the discrete-time rate estimates with respect to the original, continuous-time rate values, as expected for Foote's (2000) origination and extinction rates (**Fig. 9**). However, Qd appears highly dependent on the value of **A**, the concentration level of originations and extinctions around biozone boundaries. When **A** = 0, the discretized rate estimates are on average very close to the original ones, leading to Qd values close to 1, whereas when **A** > 0, Qd consistently increases with **A**. The more originations and extinctions cluster around biozone boundaries, the more the discretized rates overestimate original rates on average.

Overall, our simulation results lead to two contrasted conclusions. In most cases time variations of discretized time series of origination or extinction rates rather poorly correlate with original, continuous-

time ones, indicating that the interpretation of relative changes in taxonomic rates may be strongly transformed by the time-discretization process. However, discretized rates provide unbiased estimates of original rates on average when originations and extinctions are not more or less strongly clustered around biozone boundaries, i.e., **A** ≅ 0. Even if the actual value of **A** is unknown for most if not all real paleontological datasets, we note that **A** ≅ 0 is expected when the biodiversity history of a given clade is investigated through a biozonation built on another, independently evolving clade with distinct life history traits. In that case, the origination and extinction dynamics of the clade under study are not expected to closely match the biozone boundaries, except when such limits coincides with global events having significant effects on biodiversity.

Back-transformation of a Discretized Diversity Signal: Is It Worth Doing?

As discussed above, the discretization of an originally continuous-time biodiversity dataset into a time-discontinuous dataset through the construction of a biochronological framework is likely to lead to the loss of the absolute values and relative variations of the original signal. By assigning taxa to biozones, i.e., by shifting origination ages downward and shifting extinction ages upward, time discretization modifies the distribution of taxonomic longevities and, most critically, generates false co-occurrences of taxa that actually did not coexist in time. This results in discretized time series potentially quite different from the original time series, depending on the {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**}-parameter combination. Recognizing such a major effect of time discretization on our knowledge of deep-time biodiversity history, the back-transformation of a discrete-time dataset as customarily built from the fossil record by paleontologists and biostratigraphers into a virtually continuous-time averaged time series offers a straightforward solution. Interestingly, based on both Pearson correlation and Qd/Qr comparison metrics and whatever the original degree of origination and extinction clustering around biozone boundaries (controlled by parameter **A**), this solution appears robust and accurate from both taxonomic richness as well as origination and extinction rates points of view (**Fig. 8**). Nevertheless, the overall quality of the improvement resulting from this back-transformation algorithm depends on the combination of {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**}-parameter values. In the same way, the process of biozonation construction more strongly impacts the discretized origination and extinction rates curves than the discretized taxonomic richness curves with respect to the original ones, and the back-transformation algorithm leads to better results (i.e., higher improvement levels) for taxonomic richness than for origination and extinction rates.

From the point of view of taxonomic richness, best results based on the correlation between the original and reconstructed time series are obtained from short mean biozone durations (**D**), as illustrated by sensitivity analysis and simulations based on the realistic parameter combinations derived from the North-American and French mammal datasets (**Figs. 5, 10**), both characterized by relatively low **D**-values (1.325 and 0.95 myr, respectively). Alternatively, from the point of view of the Qd and Qr ratios, best results are obtained from high values of mean taxon longevity (**M**), as also illustrated by sensitivity analysis

and simulations based on the two other realistic combinations of parameters used in this work, both characterized by relatively large **M**-values (7.4 and 26.7 myr) (**Figs. 5, 11**).

The improvement generated by the back-transformation algorithm is lower for origination and extinction rates than for taxonomic richness, especially when **A** = 0 (i.e., when originations and extinctions are not clustered around biozone boundaries). Nevertheless, the discretization effect on the original curves of origination and extinction rates is also the weakest when A = 0. The worsening effect of discretization of an origination or extinction rate signal with respect to the original one increases with increasing **A** values, especially from the point of view of the Qd ratio. Overall, the improvement achieved by the back-transformation algorithm for origination and extinction rates is similar to that achieved for taxonomic richness when A ≠ 0 (**Fig. 8**). In that case, sensitivity analysis and simulations based on realistic parameter combinations show that a low **D**-value (i.e., a short mean biozone duration) maximizes the improvement from the discretized to the reconstructed rate signal.

Interestingly, our results show that the level of improvement reached by the back-transformation algorithm does not critically depend on the value of **C** (**Fig. 8**), the concentration effect around biozone boundaries introduced in the back-transformation process. Best improvements are obviously achieved with **A** and **C**-values leading to similar levels of origination and extinction clustering around biozone boundaries – the higher **A** is, the higher **C** is as well. However, high improvement levels are achieved with **C** = 0 regardless of the actual value of **A** ≠ 0, a worth-noting result because **A** is unknown for most if not all real paleontological datasets. Conversely, when **A** = 0, values of **C** larger than 0 generate rather poor results from both correlation and $\%_{UTB}$ viewpoints. Therefore, whatever the real, but unknown value of **A**, use of a naïve **C** = 0 value for the back-transformation algorithm appears as a rather robust and accurate solution which in most cases generates a reconstructed time series more closely agreeing with the original signal than the discretized one.

(v) Conclusion

Regardless of the various taphonomical and sampling biases which inherently affect our knowledge of the deep-time biodiversity history, the simulations presented in this work illustrate the usually strong deleterious effect of time discretization on an initially continuous-time signal, making time-discretized real paleontological datasets a possibly poor reflection of the genuine, but unknown original biodiversity history. Indeed, even in an optimal context where neither taphonomical nor sampling bias modifies the fossil record with respect to the original biodiversity history, time discretization through biochronological construction may dramatically affect the original *vs*. discretized taxonomic richness as well as origination and extinction rate relationships by artifactually generating spurious coexistences of taxa within discrete time intervals (i.e., biozones). Ultimately, the sensitivity analysis performed based on 5120 distinct {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**} control-parameter combinations shows that very weak to null correlations between original

and discretized time series can be obtained from various realistic parameter combinations, a result further illustrated through additional simulations based on four contrasted {**T**, **N**, **M**, **D**} combinations taken from the fossil record (**Table 2**). Among the parameters controlling simulation results, the mean biozone duration (**D**) and taxon longevity (**M**) appear to be the main drivers of the quality of the original *vs*. discretized time series relationships, best results (i.e., lowest deleterious effects) corresponding to high **M**/**D** values. Beyond these two main drivers, a low number of biozones (i.e., a low **T**/**D** value) and a high number of taxa (**N**) relative to the **T**, **M** and **D** values are second order, but still efficient drivers of this negative effect.

Facing such effects of time discretization on the biodiversity signal, we introduce a simple and straightforward algorithm enabling the back-transformation into a virtually continuous-time averaged time series of a time-discretized dataset as customarily constructed by paleontologists from the fossil record. By randomly generating new origination and extinction ages for each analyzed taxon within their respective origination and extinction biozones, this algorithm reduces the amount of spurious co-occurrences generated by time discretization, leading to reconstructed time series closer to the original signal than the discretized signals. We show that the level of improvement reached by this procedure is robust to the intensity of origination and extinction clustering around biozone boundaries, an interesting property when considering that the actual value of this parameter is unknown for most if not all paleontological datasets. Overall, we show that this procedure generates reconstructed time series closer to original time series than discretized ones for almost all simulated {**T**, **N**, **M**, **D**, **A**, **C**}-parameter combinations, thus offering a significantly improved biodiversity signal even for parameter combinations adverse to an effective time-discretized reconstruction. The source code (written in R) of the back-transformation algorithm proposed and discussed in this work, which works for any real paleontological dataset associated with a time-calibrated biozonation, is available as electronic supplementary material to this paper at http…(**DRYAD URL -** Annexe 2**-**)

Acknowledgements

We thank Serge Legendre, Stéphane Dray and Emmanuel Fara for stimulating comments and helpful advice, as well as Maxime Gaudin for his help with C++ programming and Matthew Makou for his helpful correction. We also thank Michael J. Foote and an anonymous reviewer for insights and comments that improved a first version of this article.

References

Ager, D. V. 1976. The nature of the fossil record. Proceedings of the Geologists' Association 87:131–159.

Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North Ameri can mammals. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 127:285-311.

——— 1998. Equilibrial diversity dynamics in North American mammals. pp. 233-287 in M. L. McKinney and J. A. Drake, eds. Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa and communities. Columbia University Press, New York.

——— 2008. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:11536–11542.

——— 2010a. Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. Quantitative methods in paleobiology. Paleontological Society Papers, 16:55-80.

——— 2010b. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. Science 329:1191-1193.

——— 2014. Accurate and precise estimates of origination and extinction rates. Paleobiology, 40:374-397.

——— 2015. A more precise speciation and extinction rate estimator. Paleobiology, 41:633 39.

Alroy, J., C. R. Marshall, R. K. Bambach, K. Bezusko, M. Foote, F. T. Fürsich, T. A. Hansen, S. M. Holland, L. C. Ivany, D. Jablonski, D. K. Jacobs, D. C. Jones, M. A. Kosnik, S. Lidgard, S. Low, A. I. Miller, P. M. Novack-Gottshall, T. D. Olszewski, M. E. Patzkowsky, D. M. Raup, K. Roy, J. J. Sepkoski, M. G. Sommers, P. J. Wagner, and A. Webber. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. Proceedings of the National Academy of Sciences 98:6261–6266.

Alroy, J., M. Aberhan, D. J. Bottjer, M. Foote, F. T. Fürsich, P. J. Harries, A. J. W. Hendy, S. M. Holland, L. C. Ivany, W. Kiessling, M. A. Kosnik, C. R. Marshall, A. J. McGowan, A. I. Miller, T. D. Olszewski, M. E. Patzkowsky, S. E. Peters, L. Villier, P. J. Wagner, N. Bonuso, P. S. Borkow, B. Brenneis, M. E. Clapham, L. M. Fall, C. A. Ferguson, V. L. Hanson, A. Z. Krug, K. M. Layou, E. H. Leckey, S. Nürnberg, C. M. Powers, J. A. Sessa, C. Simpson, A. Tomašových, and C. C. Visaggi. 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. Science 321:97–100.

Bambach, R. K. 1977. Species richness in Marine Benthic habitats through the Phanerozoic. Paleobiology 3:152-167.

Bambach, R. K. 1999. Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. Geobios 32:131–144.

Barry, J. C. 1995. Patterns of faunal turnover and diversity in the Neogene Siwaliks of Northern Pakistan. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 115:209-226.

Benton, M. J., A. M. Dunhill, G. T. Graeme, F. G. Marx. 2011. Assessing the quality of the fossil record: insight from vertebrates. Geological Society, London, Special Publications 358:63-94.

Benton, M. J. 2010. Naming dinosaur species: the performance of prolific authors. Journal of Vertebrate Paleontology 30:1478–1485.

Benton, M. J., and F. J. Ayala. 2003. Dating the tree of life. Science 300:1698–1700.

Benton, M. J., 1993. The fossil record 2. Chapman & Hall, London.

Benson, B. J., R. J. Butler, J. Lindgren, A. S. Smith. 2009. Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting vertebrates. Proceeding of the Royal Society B 277:829-834.

Buckman, S. S. 1893. The Bajocian of the Sherborne District: its Relation to Subjacent and Superjacent Strata. Quarterly Journal of the Geological Society 49:479–522.

Caley, M. J., and D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. Ecology 78:70-80.

Cope, J. C. W. 1993. High resolution biostratigraphy. Geological Society, London, Special Publications 70:257–265.

——— 1994. The nature and resolution of Jurassic Ammonite biozones. Geobios 17:127-132.

Crampton, J. S., A. G. Beu, R. A. Cooper, C. M. Jones, B. Marshall, and P. A. Maxwell. 2003. Estimating the rock volume bias in paleobiodiversity studies. Science 301:358–360.

d'Orbigny, A. 1842-1849. Paléontologie française; terrains jurassiques. 1.

Escarguel, G., and H. Bucher. 2004. Counting taxonomic richness from discrete biochronozones of unknown duration: a simulation. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 202:181–208.

Escarguel, G., S. Legendre, and B. Sigé. 2008. Unearthing deep-time biodiversity changes: The Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). Comptes Rendus Geoscience 340:602–614.

Escarguel, G., E. Fara, A. Brayard, and S. Legendre. 2011. Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! Comptes Rendus Biologies 334:351–359.

Foote, M. 1994. Temporal variation in extinction risk and temporal scaling of extinction metrics. Paleobiology 20:424-444

——— 2000. Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems. Paleobiology 26:74–102.

——— 2001. Inferring temporal patterns of preservation, origination, and extinction from taxonomic survivorship analysis. Paleobiology 27:602–630.

——— 2005. Pulsed origination and extinction in the marine realm. Paleobiology, 31:6-20.

——— 2007. Extinction and quiescence in marine animal genera. Paleobiology 33:261-272.

Guex, J. 1991. Biochronological Correlations. Springer-Verlag, Berlin, 252 pp.

Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., and Ogg, G. (eds.) 2012. The Geologic Time Scale 2012. 1176 pp. Elsevier, Amsterdam.

Hallam, A., P. B. Wignall. 1997. Mass extinctions and their aftermath. Oxford University Press, New York, NY. 320 pp.

Harland, W. B., C. H. Holland, M. R. House, N. F. Hughes, A. B. Reynolds, M. J. S. Rudwick, G. E. Satterthwaite, L. B. H. Tarlo, and E. C. Willey. 1967. The fossil record; a symposium with documentation, Geological Society of London, London, 827 pp.

Hedberg, H. D. ed. 1976. International stratigraphic guide. New York: Wiley.

Huber, B. T. 1992. Biogeographic Patterns in the Cretaceous Ocean Paleobiogeography of Campanian-Maastrichtian foraminifera in the southern high latitudes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 92:325–360.

Jablonski, D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology 31:192-210.

Jablonski, D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. Science 231:129-133.

Janis, C. M., K. M. Scott, and L. L. Jacobs, eds. 1998. Evolution of Tertiary mammals of North America: Volume 1, terrestrial carnivores, ungulates, and ungulate like mammals. Cambridge University Press, New York.

Janis, C. M., G. F. Gunnell, and M. D. Uhen, eds. 2008. Evolution of Tertiary mammals of North America: Volume 2, small mammals, xenarthrans, and marine mammals. Cambridge University Press, New York.

Koch, C. F. 1978. Bias in the published fossil record. Paleobiology 4:367-372.

Lu, P. J., Yogo, M. and Marshall, C. R. 2006. Phanerozoic marine biodiversity dynamics in light of the incompleteness of the fossil record. Proceedings of the National Academy of Sciences 103 :2736-2739.

Maitre, E., M. Hugueney, J. G. Astruc, J.-Y. Crochet, G. Escarguel, M. Godinot, S. Legendre, B. Marandat, C. Mourer-Chauviré, J.-C. Rage, J. A. Rémy, R. Simon-CoinÇon, J. Sudre, P. Valette, and B. Sigé. 2006. Huit nouvelles faunes éocènes et oligocènes des phosphorites du Quercy. Strata 13:113–127.

O'Dogherty, L., E. S. Carter, P. Dumitrica, Š. Goriččan, P. D. Wever, A. N. Bandini, P. O. Baumgartner, and A. Matsuoka. 2009a. Catalogue of Mesozoic Radiolarian Genera. Part 2: Jurassic-Cretaceous. Geodiversitas 31:271–356.

O'Dogherty, L., E. S. Carter, P. Dumitrica, Š. Goriččan, P. D. Wever, A. Hungerbühler, A. N. Bandini, and A. Takemura. 2009b. Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Part 1: Triassic. Geodiversitas 31:213–270.

Oppel, A. 1856-1858. Die Juraformation Englands, Frankreichs und sudwestlichen Deutschlands. Wiirttemberger Naturforschende Jahreshefte. 12-14.

Phillips, J. 1860. Life on the Earth: Its Origin and Succession. Macmillan and Company.

Raup, D. M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. Science 177:1065–1071.

——— 1976. Species diversity in the Phanerozoic: An Interpretation. Paleobiology 2:289-297.

——— 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. Paleobiology 17:37–48.

——— 1991. Extinction: bad genes or bad luck? New York, Norton. 210 pp.

Raup, D. M., and J. J. Sepkoski. 1984. Periodicity of extinctions in the geologic past. Proceedings of the National Academy of Sciences 81:801:805.

Rey, J. 1997. Stratigraphie, terminologie française: Volume 19, Bulletin Centres Recherche Exploration-Production, 164 pp.

Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235:167-171.

——— 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7:1-15.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.

Sadler, P. M. and R. A. Cooper. 2008. Best-Fit intervals and consensus sequences. Comparison of the resolving power of traditional biostratigraphy and computer-assisted correlation. P. J. Harries, eds. High-resolution approaches in stratigraphic paleontology.

Sepkoski, J. J. 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders. Paleobiology 4.223-251.

——— 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity II. Early Phanerozoic Families and multiple equilibria. Paleobiology 5:222–251.

——— 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. Paleobiology 7:36-53.

——— 1993. Ten Years in the Library: New data confirm paleontological patterns. Paleobiology 19:43–51.

——— 2002. A compendium of fossil marine animal genera. Bulletins of American Paleontology No. 363.

Sepkoski, J. J., R. K. Bambach, D. M. Raup, and J. W. Valentine. 1981. Phanerozoic marine diversity and the fossil record. Nature 293:435–437.

Sepkoski, J. J., D. Jablonski, and M. Foote. 2002. A compendium of fossil marine animal genera. Bulletins of American paleontology.

Signor, P. W. 1978. Richness in the Phanerozoic: An investigation of sampling effects. Paleobiology 4:394-406.

Signor, P. W., and J. H. Lipps. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. Geological Society of America Special Papers 190:291–296.

Smith, A. B. 2001. Large–scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 356:351–367.

Smith, W. 1816. Strata identified by organized fossils. Giuseppe Castrovilli.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. Evolutionary theory, 1 :1-30.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3:385-397.

Woodburne, M. O. 2012. Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and geochronology. Columbia University Press.

C. Application de l'algorithme de correction développé dans l'article 1 sur les courbes de variation temporelle de la richesse taxinomique à l'échelle des régions biogéographiques au sein de la base de données des mammifères cénozoïques nord-américains.

Dans ce premier article, l'utilisation de l'algorithme de reconstruction (Annexe 2) de courbes de variation temporelle de biodiversité est limitée à des jeux de données simulés. Cependant, la base de données géoréférencée construite durant ce travail de thèse permet d'extraire des jeux de données d'occurrences des mammifères cénozoïques nord-américains à l'échelle continentale comme à l'échelle régionale. Ainsi des courbes de variation temporelle de la richesse taxinomique vont être produite à partir de ces jeux de données, d'abord à partir des longévités discrétisés des taxons au sein des intervalles temporels (courbes classiques en paléontologie), puis à partir des longévités en temps continu générées par l'algorithme de reconstruction temporelle.

Des 14 régions biogéographique distinguées par Tedford (1987) et utilisées au sein de la base de données, seules 7 sont suffisamment échantillonnées pour permettre la construction de courbes de variations temporelle de richesse spécifique à l'échelle du Cénozoïque (Table 7) : le nord (NP : Fig. 51) et le centre (CP : Fig. 52) des grandes plaines, le nord (NB : Fig. 53) et le sud (SB : Fig. 54) du grand bassin, le nord (PN Annexe 2.2) et le sud (CC Annexe 2.2) de la côte Ouest, ainsi que la région du golfe du Mexique (GC Annexe 2.2).

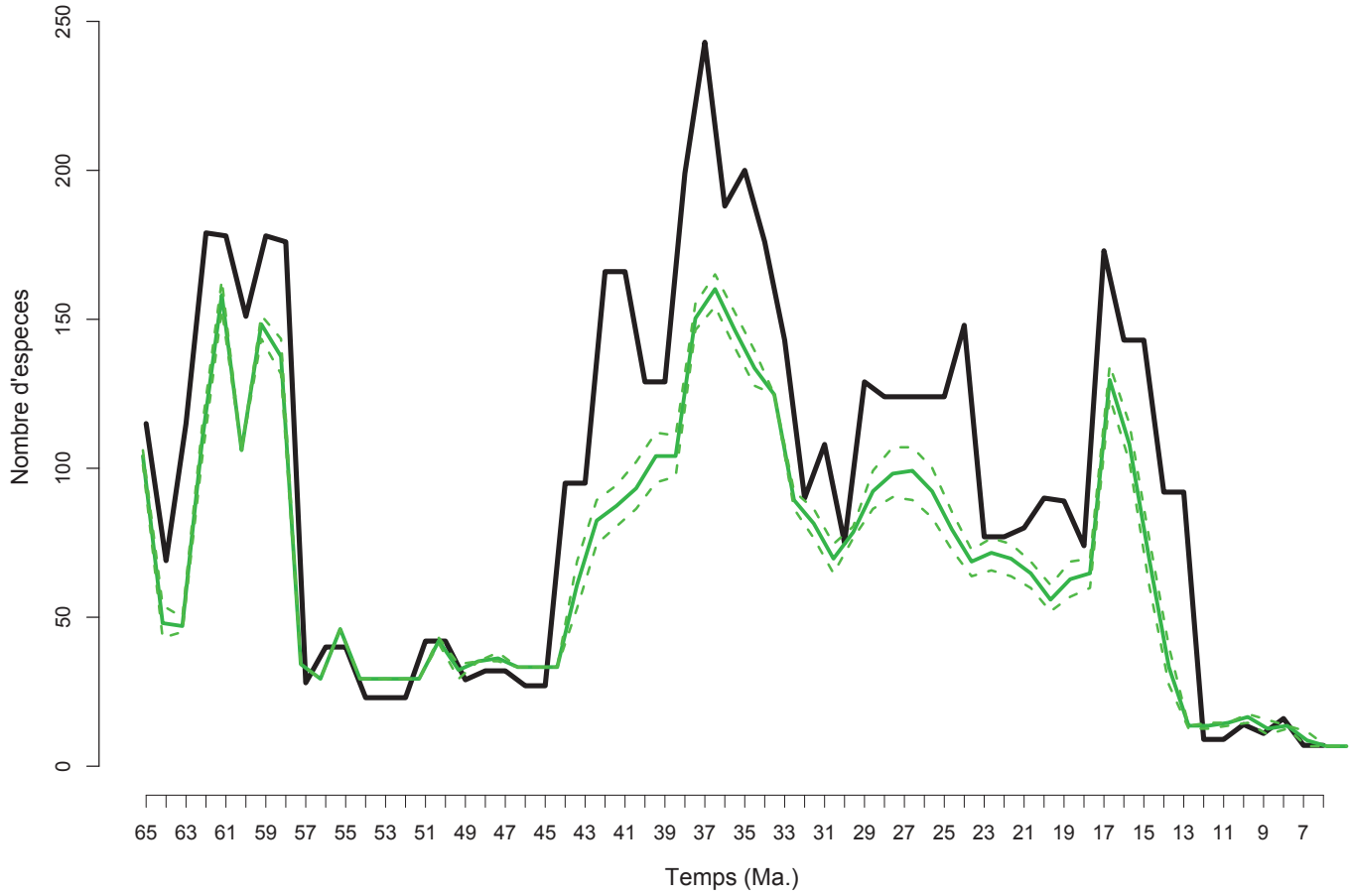


Figure 51. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au Nord des grandes plaines (NP). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

(i) Variation de la richesse spécifique :

La comparaison des séries temporelles discrétisées et en temps continu reconstruit produites à partir des mêmes données d'occurrences au sein de la région au nord des grandes plaines (NP) permet de clairement visualiser l'effet de l'algorithme de reconstruction :

- la richesse spécifique est surestimée par le signal discrétisé en comparaison du signal reconstruit. Vers 38-36 Ma. notamment, la diversité au sein du signal discrétisé atteint un maximum (~250 espèces) inégalé durant le reste du Cénozoïque. Une fois la série temporelle reconstruite, ce maximum disparait au profit de trois « pics » de diversité d'intensités comparables (~130 – 160 espèces) ;

- des événements temporellement « ponctuels » disparaissent lorsque le signal est reconstruit. Le cas le plus visible sur cet exemple (Fig. 51) se situe autour du maximum de diversité situé à la fin de l'Eocène (~38-36 Ma.). Dans la série temporelle discrétisée, un premier pic de diversité est observé entre ~42 et 41 Ma, puis après le maximum vers 38-36 Ma. deux autres périodes d'augmentation de la richesse (~35 Ma. et ~31 Ma.) vont interrompre la tendance à la baisse. Aucun de ces « événements » n'est visible sur le signal reconstruit, ces variations de richesse spécifique étant « lissées » par la redistribution temporelle aléatoire des âges d'apparitions et d'extinctions de chaque espèce.

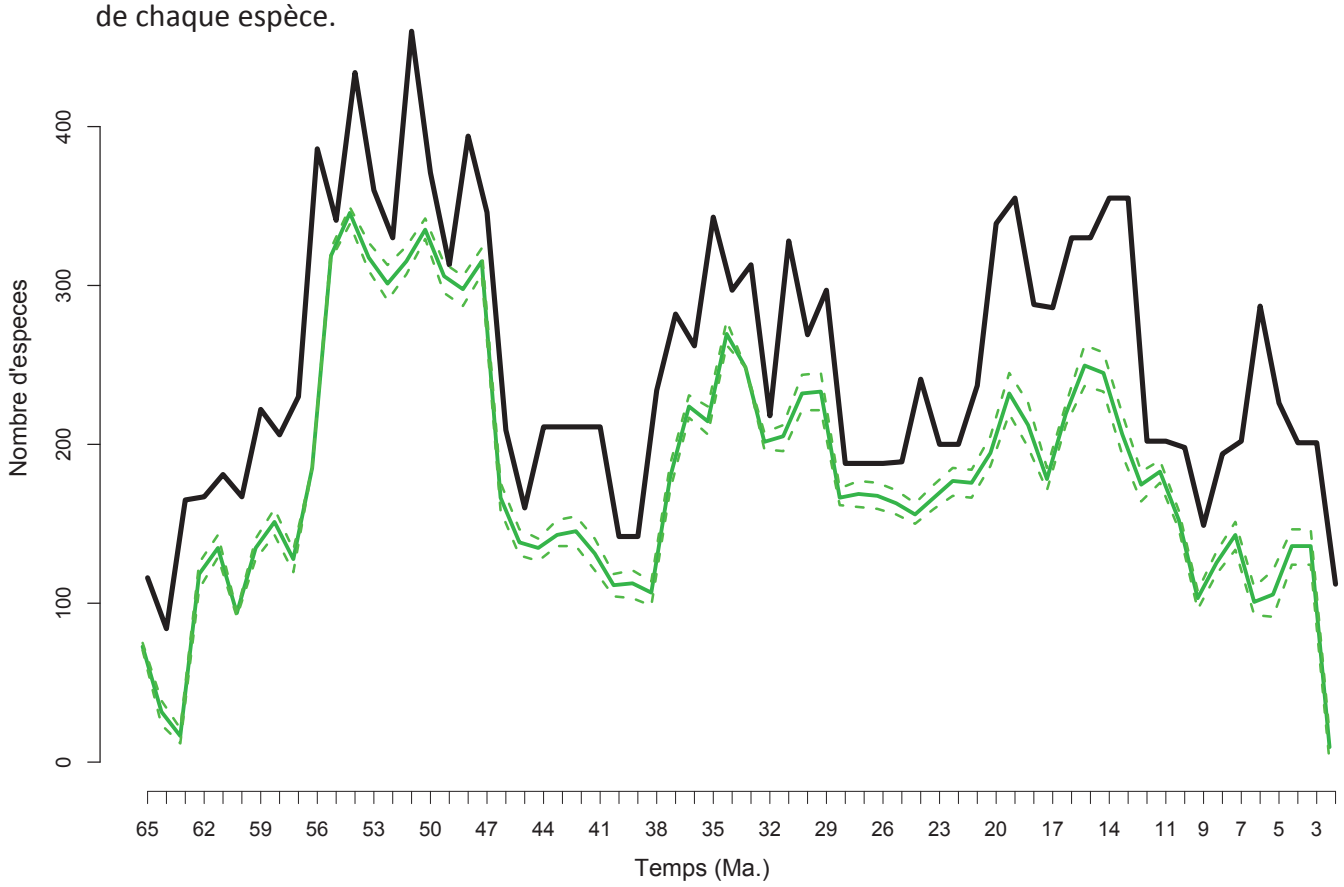


Figure 52. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au centre des grandes plaines (CP). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

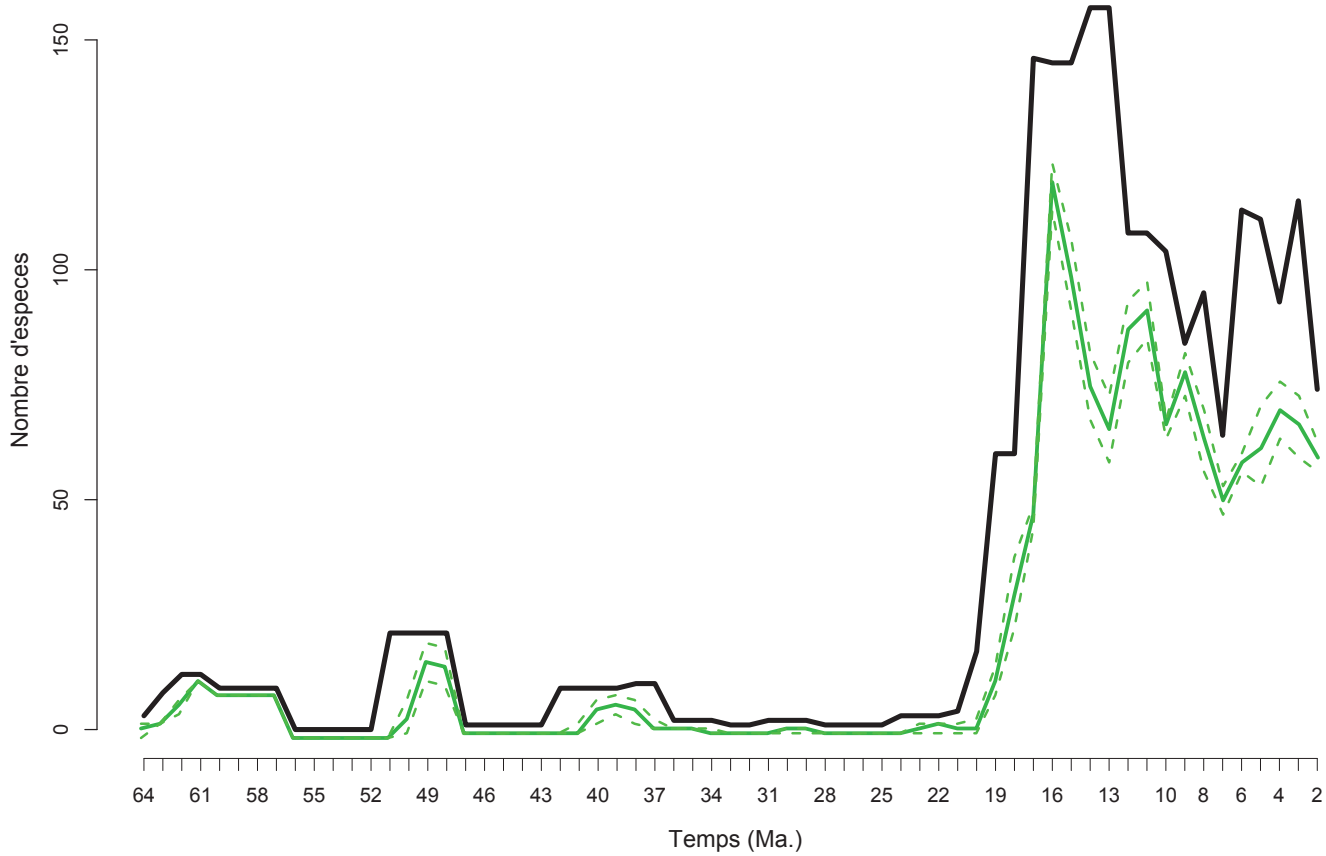


Figure 53. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au Nord du grand bassin (NB). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

Les deux effets de l'algorithme décrits ci-dessus sont également visibles au sein des grandes plaines centrales (CP), où la discrétisation des longévités des espèces au sein des intervalles temporels NALMA génère également de fausses co-occurrences et engendre une surestimation du signal réel. En outre, certains événements de faible intensité disparaissent (p. ex., augmentation limitée de la richesse à ~56 Ma. et ~24 Ma.) et d'autres voient leurs dynamiques inversés (p. ex., vers 7-5 Ma.).

Nous constatons les même différences lors de l'analyse des variations de richesse spécifique au cours du Cénozoïque au sein du grand bassin (NB, SB ; Fig. 53, 54). Ainsi, le signal discrétisé illustre une forte augmentation de la richesse spécifique après une chute démarrée vers 16 Ma. (95 % d'augmentation), alors que le signal reconstruit montre une augmentation bien plus modérée (30 %).

Enfin, lorsque la variation de la diversité taxonomique est observée à l'échelle du continent nord-américain dans son ensemble, l'algorithme de reconstruction temporelle reste toujours aussi efficace pour corriger la surestimation de la richesse taxinomique induite par la discrétisation temporelle (Fig. 56). Comme pour les séries temporelles régionales, la courbe reconstruite de variation de la richesse spécifique montre des différences importantes avec la courbe discrétisée, cela pour plusieurs périodes :

- vers 45-39 Ma., le signal discrétisé forme un « pic » de richesse spécifique traduisant une migration/ apparition de ~200 espèces suivie d'une extinction de ~100 espèces. Le signal reconstruit montre une augmentation de la richesse (~44 Ma.) de ~40 espèces sans pour autant identifier de diminution

consécutive, contrairement à ce que le signal discrétisé suggère ;

- le même phénomène est visible vers 25-22 Ma., où le signal discrétisé décrit une augmentation puis une baisse de la richesse spécifique tandis que le signal reconstruit ne montre aucune variation significative ;
- entre ~7 et 4 Ma., les deux séries temporelles de richesse illustrent des dynamiques évolutives opposées ;
- entre ~45 Ma. et ~22 Ma. le signal discrétisé de richesse montre plusieurs augmentations et diminutions importantes de la richesse taxinomique (de ~310 à ~540 espèces), tandis que le signal reconstruit n'en montre qu'une seule et de plus faible intensité (~33-31 Ma. : ~300 à ~400 espèces) ;
- enfin, en étudiant les variations de richesse générique plutôt que spécifique, les effets de l'algorithme de reconstruction temporelle restent les mêmes (Fig. 57).

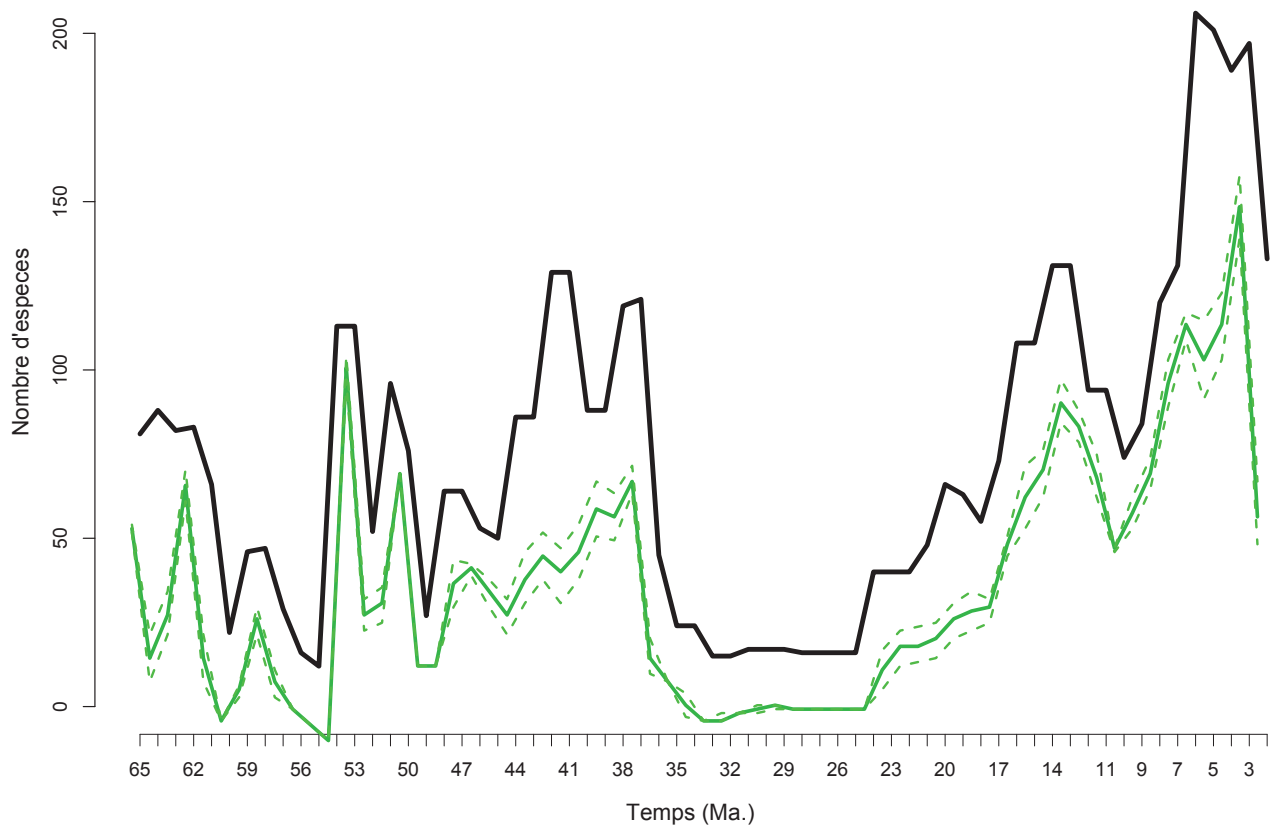


Figure 54. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au Sud du grand bassin (SB). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

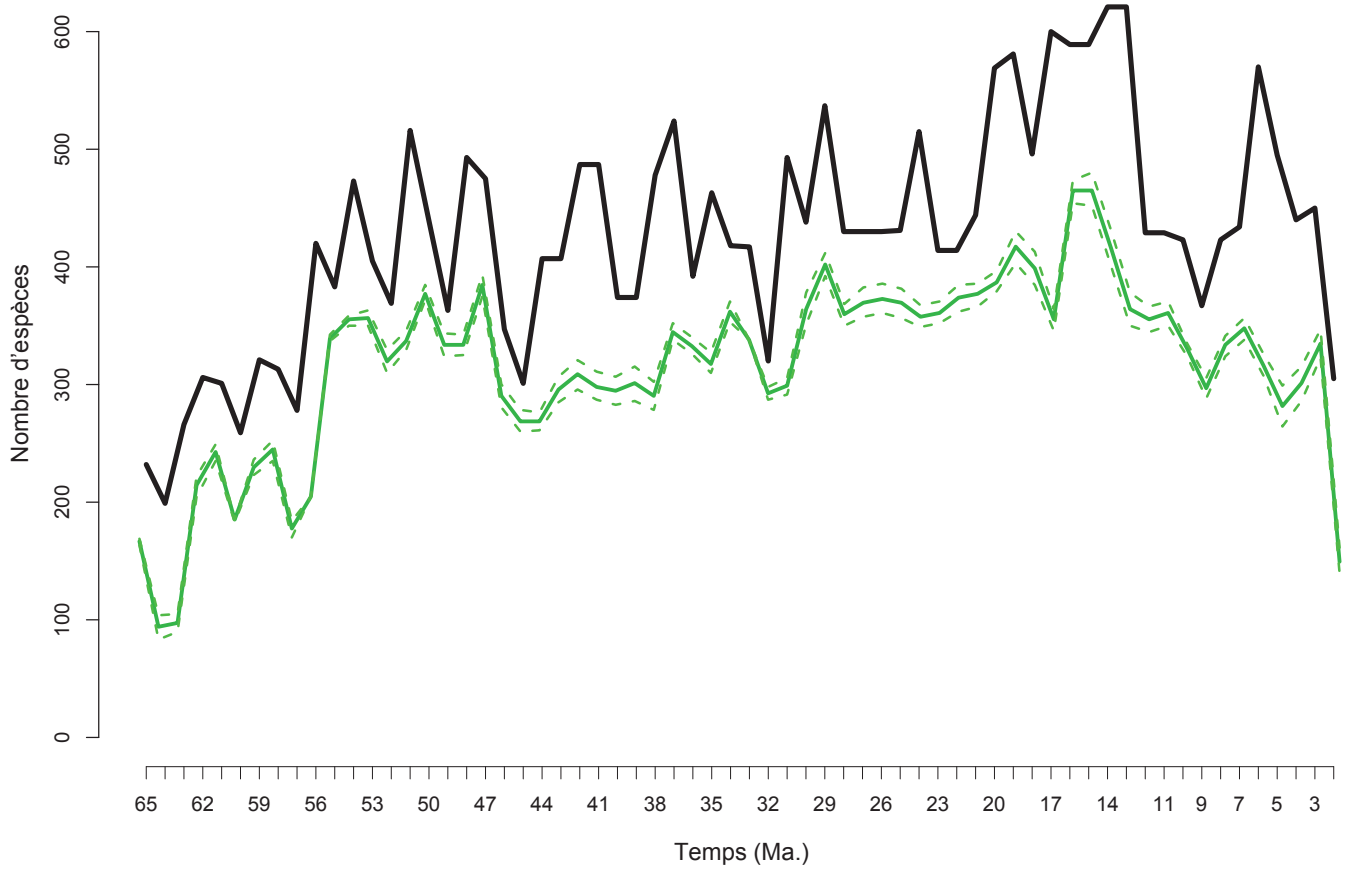


Figure 55. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains à l'échelle continentale. Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

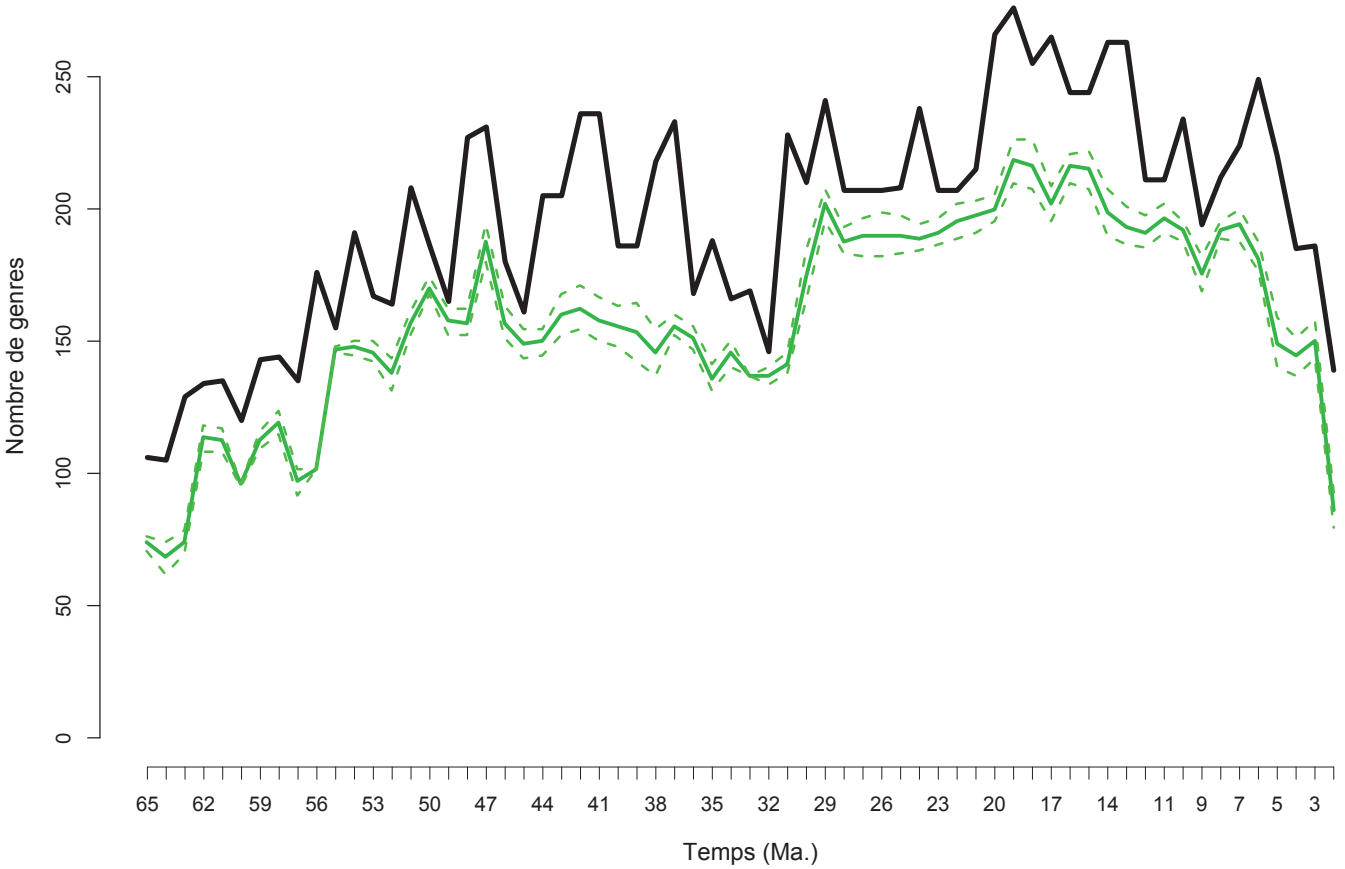


Figure 56. Variation temporelle de richesse générique des mammifères nord-américains à l'échelle continentale. Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

Chapitre 3 : Macroécologie

Ce troisième chapitre est consacré à l'étude de la dynamique compositionnelle des assemblages de mammifères nord-américains. Un algorithme est développé à partir de la méthode SIMPER (Clarke 1993) afin de distinguer l'effet de deux processus biologiques distincts sur la dynamique de composition d'assemblages d'espèces : l'assemblage par la niche écologique (« niche-assembly ») et la dispersion aléatoire (« dispersal-assembly »). Cette étude fait l'objet d'un article en préparation et s'inscrit dans le débat ouvert entre les visions neutralistes et déterministes de la dynamique de constitution et de maintien des assemblages d'espèces au sein des écosystèmes.

I. Les niches écologiques et la dispersion

A. La niche écologique et son utilisation dans les théories des assemblages taxinomiques

Historiquement, le premier concept avancé afin d'expliquer la nature et la composition des assemblages d'espèces est celui de la niche écologique. Au début du XXème siècle, c'est Grinnell (1917) qui, le premier, définit la niche comme étant la « place » occupée par une espèce au sein de l'environnement, c'est-à-dire l'ensemble des conditions nécessaires à son existence -- conditions aussi bien biotiques (quantité et type de nourriture accessible, présence et abondance des compétiteurs et des prédateurs, existence de refuges, etc.) que abiotiques (température, niveaux d'humidité et de précipitation, etc.). En écho à la classification hiérarchique des êtres vivants, où l'espèce constitue la brique élémentaire, Grinnell (1924) conçoit la niche écologique comme la l'élément fondamental, le premier échelon dans l'organisation fonctionnelle hiérarchique des écosystèmes. Dix ans plus tard, Elton (1927) utilise aussi le terme de « niche écologique » pour définir la place d'une espèce au sein d'une communauté ou d'un assemblage. Dans la conception eltonienne de la niche écologique, la position d'une espèce au sein d'une communauté se définit par son positionnement trophique, et donc pour un animal sa relation à ses prédateurs et ses proies. Cette définition de la niche se concentre donc sur la position de l'espèce au sein des chaines trophiques de la communauté observée (Elton 1927). Ces deux concepts proches de la niche écologique sont parfois distingués en tant que « niche d'habitat » (Grinnel) et « niche fonctionnelle » (Elton) (Whittaker 1973 ; Pocheville 2015).

Toujours dans la première moitié du XXème siècle, Gause (1932) va, à l'aide de cultures de levures et de paramécies élevées en laboratoire, tester les travaux de Lotka & Volterra (1924, 1926) sur l'effet de la compétition et de la prédation sur la dynamique des populations. Il en conclu que deux espèces occupant la même niche écologique au sein d'un environnement homogène ne peuvent pas coexister. En plus de reconnaitre l'existence et l'effet des niches écologiques, ce principe nommé « principe d'exclusion compétitive » (« Competitive Exclusion Principle » ; Gause 1934), ou Principe de Gause, deviendra par la suite un élément central des théories d'assemblage des espèces par la niche (Park 1948, 1954, 1962 ; Brown & Wilson 1956 ; Hardin 1960 ; Vandermeer 1972 ; Pianka 1974, 1981 ; Connor & Simberloff 1979 ;

Chesson 2000a, 2000b ; Yu & Wilson 2001 ; Chase & Leibold 2003 ; Cadotte et al. 2006 ; Pocheville 2015 ; Fig. 57, 58).

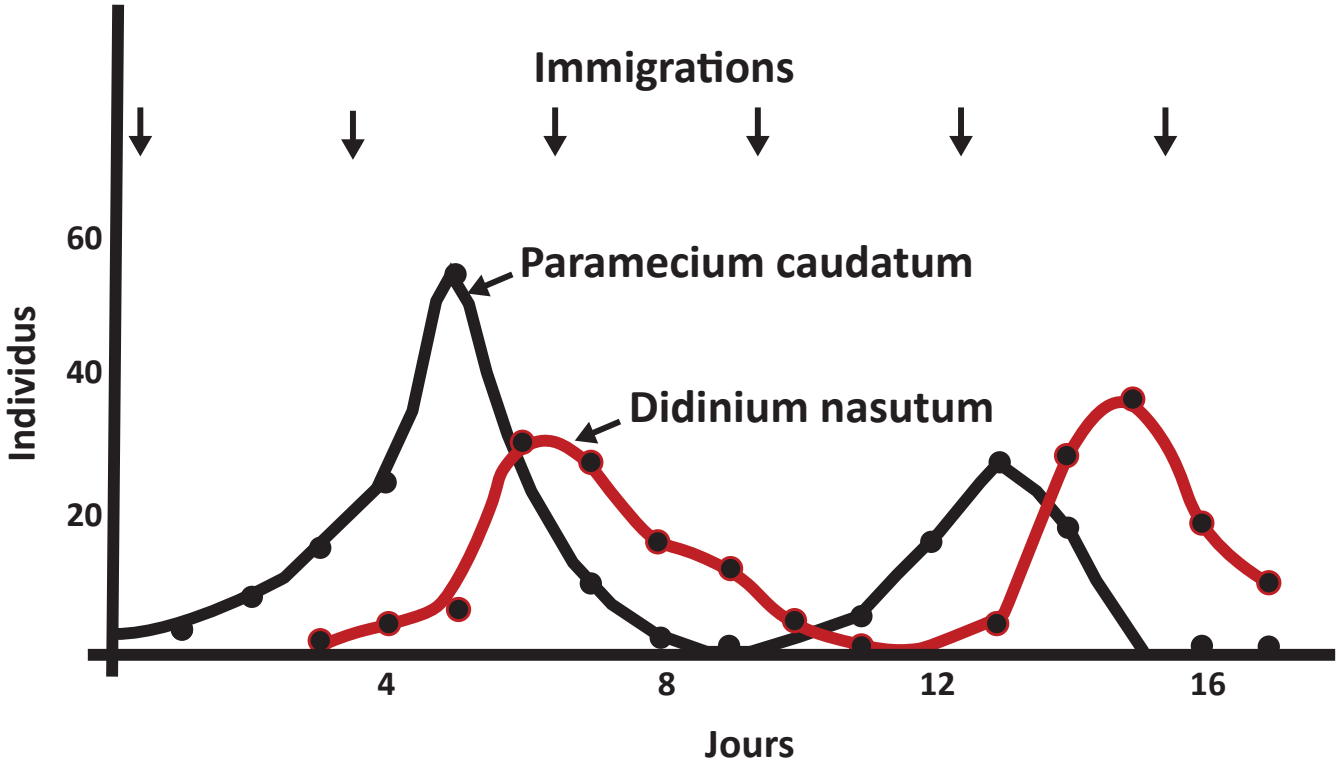


Figure 57. Variation de la taille des colonies bactériennes (en nombre d'individus) au cours de l'expérience de Gause (1934). D. nasutum se nourrit de P. caudatum jusqu'à l'exclure du milieu, sa disparition (~10 jours) permet à P. caudatum de s'installer à nouveau et de se développer (modifié d'après Gause 1934)

Finalement, 30 ans après les travaux d'Elton, Hutchinson (1957) va encore une fois modifier le concept de niche écologique en en changeant l'acteur principal : la niche écologique est désormais un attribut de l'espèce et non plus de l'environnement. Hutchinson (1957) définit la niche comme un hypervolume à N dimensions, où chaque dimension est une condition environnementale ou une ressource biotique/abiotique (Fig. 59 ; Chase & Leibold 2003 ; Soberon 2007 ; Holt 2009). Néanmoins, le cœur du concept reste le même : en dehors de sa niche écologique, une espèce ne peut perdurer. A ce titre, les assemblages et communautés d'espèces sont donc une conséquence de l'existence de niches écologiques. En vertu du principe de Gause, cette définition des assemblages et des communautés reste cependant incomplète : une communauté est un regroupement d'espèces aux niches écologiques proches (notion de « niche overlap » ; Colwell & Futuyma 1971 ; May & MacArthur 1972 ; Pianka 1974, 1981), ces espèces

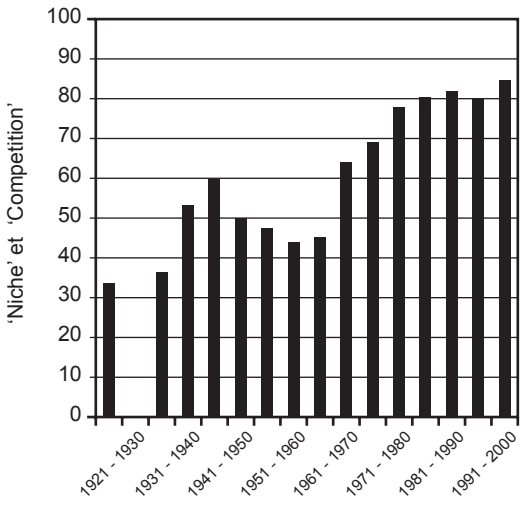


Figure 58. Evolution temporelle du nombre d'articles incluant les mots «niche» et «compétition» ensemble (d'après Chase & Leibold 2003).

pouvant partager un même biotope mais leurs niches écologiques restant assez distinctes pour ne pas se superposer les unes les autres (Gause 1934 ; Chase & Leibold 2003). C'est précisément ce que formule Hutchinson (1957) en distinguant la niche fondamentale, c'est-à-dire le volume (Fig. 59) théorique maximal occupable par une espèce donnée au sein de l'hypervolume définit par l'ensemble des variables environnementales, et la niche réalisée qui est le volume réellement occupé par l'espèce au sein de la niche fondamentale, une fois les « conflits » avec les compétiteurs résolus (Fig. 59).

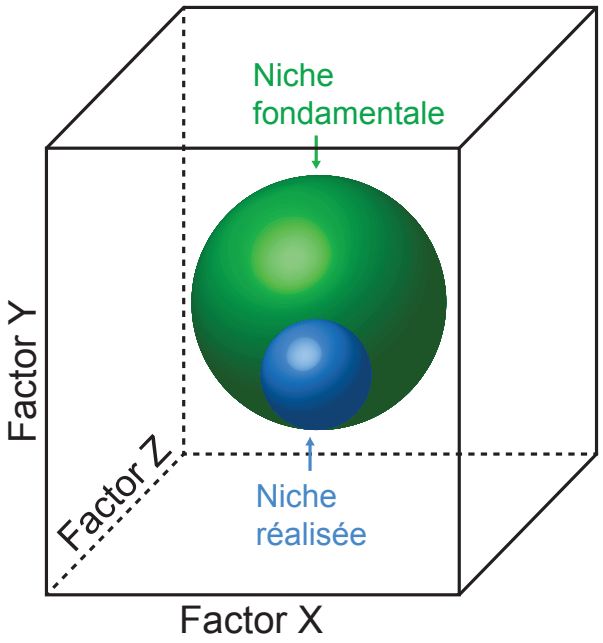


Figure 59. Schéma explicatif de la niche écologique comme un hypervolume à N dimensions, selon la définition de Hutchinson (1957). Factor X, Y, Z : dimensions de la niche écologique. La niche potentiellement exploitable pour l'espèce, nommée Niche fondamentale est représentée en vert. La niche réellement occupée dans la nature par l'espèce, nommée niche réalisée est représentée en bleu (d'après Chase & Leibold 2003)

A la suite de Hutchinson, MacArthur & Levins (1967) vont s'intéresser directement à la dynamique des communautés et à la coexistence des espèces. Ces hypothèses de fonctionnement des assemblages basées sur la niche hutchinsonienne et donc sur la compétition entre les espèces sont formalisées sous le nom de « théorie des niches » (MacArthur 1968, 1970 ; Vandermeer 1972 ; Whittaker & Levin 1975 ; Pianka 1981 ; Leibold 1995 ; Chase & Leibold 2003). Les modèles établis au sein de cette théorie considèrent les communautés comme des assemblages d'espèces à l'équilibre. Bien que ce type d'hypothèses soit toujours très utilisé aujourd'hui (Chase & Leibold 2003 ; Tilman 2004 ; Kylafis & Loreau 2011), la théorie des niches est critiquée, et ce depuis ses fondements par MacArthur et Levins il y a 50 ans de cela, où elle est présentée comme confusive, tautologique ou inutile à la compréhension des dynamiques de la biodiversité (Root 1967 ; Margalef 1968 ; Peters 1976). A partir des années 1980, la théorie marque le pas (Fig. 60), à cause de deux types d'objections principales. Premièrement, l'utilisation de modèles au sein de la théorie des niches (Case & Gilpin 1974 ; Pianka 1974, 1981) n'est presque jamais associée à la formulation rigoureuses d'hypothèses nulles adéquates (Connor & Simberloff 1979 ; Hanski 1982 ; Silvertown 1983 ; Weiher & Keddy 1995 ; Gotelli & Graves 1996 ; Bell 2001 ; Hubbell 2001). Deuxièmement, des types d'interactions interspécifiques autres que la compétition (p. ex., hétérogenéité spatio-temporelle ; stress abiotique ; prédation) sont mis en avant et le rôle trop abstrait de la compétition perd en importance (Fig. 58 ; Menge & Sutherland 1976 ; Pacala & Roughgarden 1982 ; Gilinsky 1984 ; Holt 1984 ; Powell &

Richerson 1985 ; Chesson 2000 ; Shurin & Allen 2001).

Aujourd'hui, le concept de niche écologique se retrouve dans de très nombreuses disciplines : écologie évolutive et fonctionnelle, écologie des populations et des communautés, paléontologie, macroévolution et macroécologie (Brown 1995 ; Peterson et al. 1999 ; Uyeda et al. 2011 ; Hansen 2012). Au début des années 2000, Chase & Leibold (2003) régénèrent le concept et le précisent encore en intégrant l'impact de l'organisme sur les facteurs écologiques qui l'entourent et qui constituent les dimensions de sa niche écologique. La niche devient alors l'ensemble des réponses de l'organisme à l'environnement et des impacts de l'organisme sur l'environnement (Tilman 1982). En revitalisant la théorie des niches, Chase & Leibold (2003) défendent le fait qu'une science des assemblages et des communautés sera plus performante en apprenant de son histoire qu'en l'ignorant. De fait, ils testent des hypothèses simples de la théorie des niches désormais associées à des modèles nuls rigoureusement formulés (Fig. 61).

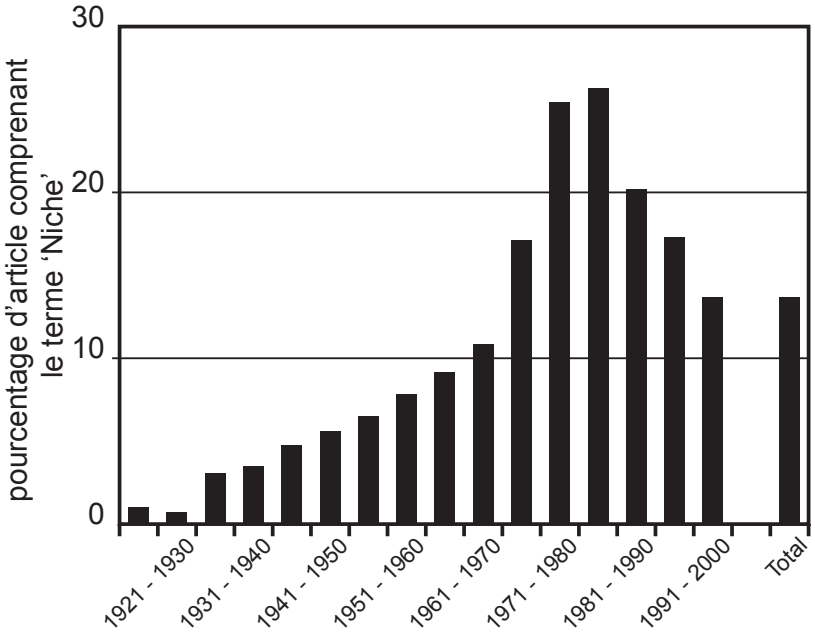


Figure 60. Pourcentage d'articles en écologie utilisant le terme «niche» en fonction du temps (d'après Chase & Leibold 2003).

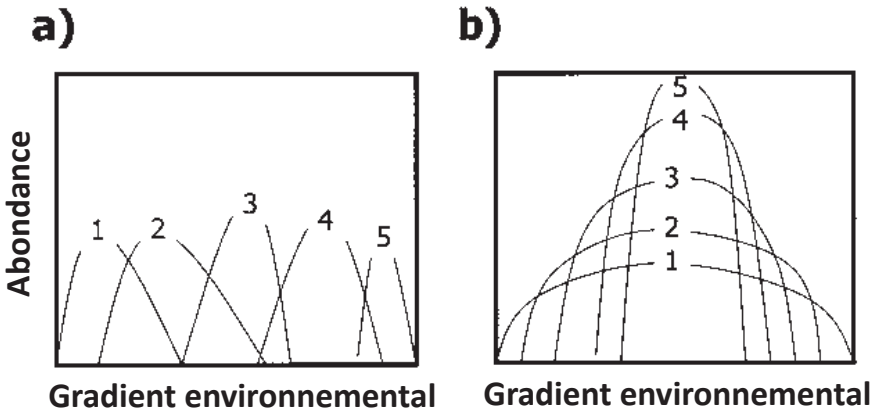


Figure 61. Deux hypothèses de distributions de 5 espèces le long d'un gradient environnemental. a) les espèces s'excluent mutuellement et se répartissent le long du gradient, b) les espèces aux niches les plus étroites sont distribuées au sein des espèces aux niches les plus vastes (d'après Chase & Leibold 2003).

B. La compétition comme mécanisme régulateur de la coexistence des espèces et de la composition des communautés

La théorie des niches, telle que formulée par MacArthur & Wilson (1963 ; Wilson & MacArthur 1967) puis réinvestie par Tilman (1982) et Chase & Leibold (2003), cherche à explorer combien d'espèces peuvent coexister au sein d'une communauté ou d'un assemblage et de quelle manière (Chesson 2000).

La théorie est construite à partir d'une brique élémentaire, la niche écologique (Hutchinson 1957), et son moteur principal est la compétition entre les espèces et donc in fine le principe d'exclusion compétitive de Gause (1934). Pour alimenter la théorie des niches, plusieurs paramètres des niches écologiques et de la compétition entre ces niches vont être définis, mesurés et modélisés. Comme le volume de la niche écologique (« niche breadth » ; Colwell & Futuyma 1971 ; Petraitis 1979 ; Feinsinger et al. 1981 ; Smith 1982), le taux de partitionnement de niche (« niche partitionning » ; Tokashi 1993, 1997 ; Tokeshi & Schmid 2002), le taux de recouvrement de niches (« niche overlap » ; MacArthur 1970, 1972 ; May & MacArthur 1972 ; Pianka 1974, 1981 ; Hurlbert 1978), ou encore la dynamique de colonisation des assemblages (Keddy & Weiher 2001). Les modèles établis, appuyés par des expériences de laboratoire ou des observations de terrains (Park 1948, 1954, 1962 ; Hairston 1951 ; Brown & Wilson 1956 ; Miller 1967 ; Fenchel 1975), vont ainsi montrer l'existence de nombreux mécanismes de compétition entre les espèces menant à leur coexistence ou à leur exclusion des communautés (Pianka 1981 ; Chesson 2000).

Les communautés observées et modélisées dans le cadre de la théorie des niches sont des assemblages d'espèces (1) appartenant au même niveau trophique, et (2) à l'équilibre ; c'est-à-dire que la coexistence des espèces au sein de telles communautés est un équilibre dynamique (ou climax) rendue possible par l'utilisation équilibrée et statistiquement constante au cours du temps des ressources nécessaires à leur maintien (Pianka 1981 ; Chesson 2000b). Parmi les nombreux mécanismes régulant cet équilibre, plusieurs ont été enrichis d'hypothèses plus ou moins complexes jusqu'à devenir des champs de recherche à part entière, comme par exemple la théorie de recouvrement de niches (« Niche overlap theory » ; Pianka 1972, 1981 ; Roughgarden & Feldman 1975). Cette théorie s'intéresse aux dynamiques de coexistence des espèces en estimant ou en mesurant les taux de recouvrement de niches des différentes espèces au sein d'un assemblage. Ces taux de recouvrement sont comparés aux richesses et distributions d'abondances des assemblages (May 1974 ; Pianka 1974, 1981). A partir de l'observation de ces relations, plusieurs concepts voient le jour comme celui de « similarité limitante » (« limiting similarity » ; Hutchinson 1959 ; MacArthur & Levins 1967), selon lequel pour coexister, des espèces ne peuvent pas avoir des niches trop similaires ; le déplacement des caractères évolutifs (« character displacement » ; MacArthur & Levins 1964 ; Schluter & McPhail 1992 ; Schluter 2000) provoqués par la coexistence de plusieurs espèces aux niches se recouvrant ; ou encore l'augmentation de la diversité via le partitionnement et la différentiation de niche (« species packing » par « ressource-partitioning » et « niche-differentiation » ; Brown et Wilson 1956 ; MacArthur & Levins 1967 ; Abrams 1975, 1983, 1986, 1987a,b ; Remsen 1991 ; Chesson 2000 ; Mouillot et al. 2007 ; Fig. 61).

Un des modèles les plus connus et les plus simples de partitionnement de niche est le modèle de compromis entre colonisation et compétition (« competition-colonization trade-offs » ; Tilman 1990, 1994 ; Pacala & Rees 1998 ; Yu & Wilson 2001). Contrairement aux modèles plus anciens, celui-ci est spatialisé, c'est-à-dire qu'il intègre explicitement la notion d'hétérogénéité spatiale de l'environnement (Chesson & Warner 1981 ; Comins & Noble 1985 ; Tilman 1994) et de colonisation de la communauté par des espèces provenant d'un « pool » régional (Levin & Paine 1974 ; Tilman 1994 ; Mouillot et al.

2007). L'hypothèse centrale soutenant ce modèle est que deux espèces peuvent coexister tant que la première est une meilleure compétitrice (dans son utilisation d'une ressource) et que la seconde est la plus à même de se disperser (et ainsi d'éviter la compétition avec la première) (Sevenster & Van Alphen 1993 ; Rees 1993 ; Westoby et al. 1996 ; Nadell & Bassler 2011). Ce modèle, comme ceux précédemment évoqués, est déterministe, c'est-à-dire que, aussi bien la construction et l'évolution d'un assemblage d'espèces (« community succession » ; Tilman 1982, 1985, 1988, 1990, 1994) que son maintien à l'équilibre (« community assembly » ; Diamond 1975 ; Weiher & Keddy 1999) sont dus aux propriétés intrinsèques des espèces le composant (e.g. le taux d'accroissement intrinsèque, la densité, la capacité locomotrice, le mode d'alimentation ; Hutchinson 1957 ; Simpson 1964 ; Caswell 1978 ; Chase & Leibold 2003 ; Ockinger et al. 2010). De ces propriétés résulte un faisceau de relations et d'interactions limitées, nommées « principes d'assemblage » (« assembly rules » ; Stokstad 2009 ; Pocheville 2015) :

e.g. chez les communautés insulaires d'oiseaux (Diamond 1975 ; Connor & Simberloff 1979 ; Gotelli & McCabe 2002) :

- De tous les assemblages d'espèces possible, seul un certains nombre existe dans la nature ;

- Les assemblages existants sont résistants à l'intégration de nouvelles espèces capable de les destabiliser ;

- Un assemblage stable sur une île abritant de nombreuses espèces ou de grande taille peut être instable sur une île abritant peu d'espèces ou de petit taille ;

- La taille d'une île ou le nombre d'espèce y vivant va influencer la capacité des assemblages à intégrer de nouvelles espèces ;

- Certaines espèces ne peuvent coexister, ni à l'échelle de la paire d'espèce ni à celle d'un assemblage plus important ;

Néanmoins, cette conception strictement déterministe de l'assemblage des communautés n'est pas sans poser problème. Qu'observe-t-on lorsque deux communautés partagent les mêmes environnements ? Sont-elles dès lors composées des mêmes espèces (McCune & Allen 1985 ; Jenkins & Buikema 1998) ? Si la construction des assemblages était totalement déterministe, alors la réponse devrait être positive. Or ce n'est pas nécessairement le cas : des facteurs historiques ont aussi leur importance, comme l'ordre d'arrivée des espèces (McCune & Allen 1985 ; Paine et al. 1985 ; Bazely and Jeffries 1986 ; Petraitis & Dudgeon 1999 ; Zhang et al. 2005), même si de nombreuses études montrent que c'est d'abord l'environnement local qui contraint la nature et la composition d'un assemblage (Park 1962 ; Neill 1975 ; Tilman et al. 1986 ; Sommer 1991 ; Weiher & Keddy 1995).

A partir des années 1990, de nouvelles notions viennent ainsi enrichir la théorie des assemblages par les niches, comme la spatialisation des modèles (Roughgarden 1998 ; Kerr et al. 2002 ; Tilman 2004 ; Soberon 2007 ; Kearney & Porter 2009), la prise en compte des facteurs historiques (McCune & Allen 1985 ; Jenkins & Buikema 1998 ; Chase 2003) et temporels (Tilman 1982, 1985, 1988, 1990, 1994), mais surtout la construction d'hypothèses nulles contre lesquelles les prédictions faites par cette théorie peuvent être testées (Schoener 1982 ; Gotelli & Graves 1996 ; Bell 2001 ; Hubbell 2001).

C. Le recul des approches pan-déterministes et l'essor des théories neutralistes, de MacArthur à Hubbell

A la fin des années 1970 et au cours des années 1980, un nouveau paradigme vient contester l'hégémonie des « théories des assemblages » par les niches et la compétition (MacArthur 1968, Pianka 1981). En s'inspirant notamment de la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1970), quelques auteurs (Caswell 1976 ; Hubbell 1979, 2001 ; Bell 2000, 2001) vont formuler une nouvelle série d'hypothèses expliquant la coexistence des espèces d'un point de vue strictement stochastique et non plus déterministe. Dans cette perspective, les communautés ne sont plus des groupes fermés où les espèces coexistent grâce à une compétition interspécifique équilibrée les menant à se spécialiser dans des niches de plus en plus étroites (Pontin 1982), mais des ensembles ouverts, non équilibrés, où la coexistence des espèces est la conséquence de facteurs historiques (apparitions et extinctions) et de la dispersion aléatoire des espèces. Après une lente maturation durant les années 1980 et 1990, ce nouveau paradigme stochastique est détaillé par Hubbell (2001) dans sa « théorie neutraliste unifiée de la biodiversité et de la biogéographique ».

Le changement de paradigme dans la dynamique de composition des assemblages ne se limite pas à l'abandon de mécanismes déterministes (interactions, compétitions, prédation…) et à leur remplacement par des mécanismes stochastiques ; il est aussi associé à un changement de « brique élémentaire » utilisée pour expliquer la coexistence locale des espèces. La prépondérance des facteurs biologiques propres aux espèces (i.e. niche écologique ; Hutchinson 1957) dans la dynamique de composition des assemblages est ici abandonnée : tous les individus, et par extension toutes les espèces sont supposés équivalents au sein de leur communauté trophique. Si la théorie de Hubbell (2001) est qualifiée de neutraliste, c'est justement parce qu'elle suppose que tous les individus d'une communauté ont des probabilités stochastiquement équivalentes de disparaitre ou de se disperser (Gotelli & McGill 2006 ; Hubbell 2006 ; Adler et al. 2007 ; Leigh 2007 ; Rosindell et al. 2011).

Afin de faciliter la distinction entre le modèle déterministe et le modèle stochastique de composition des communautés, nous adoptons ici le vocabulaire de Hubbell (2001) : les hypothèses déterministes sont groupées sous le nom de « théories des assemblages par les niches » (« niche-assembly perspective ») et les hypothèses stochastiques sont groupées sous le nom de « théories des assemblages par la dispersion »

(« dispersal-assembly perspective »). La théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1967), sur laquelle se base la « théorie neutraliste unifiée » de Hubbell (2001), impliquait déjà une hypothèse d'assemblage stochastique et neutraliste. En effet, selon ce modèle, la richesse spécifique d'une île dépend uniquement des taux de migration et d'extinction des espèces, indépendamment de leurs identités taxinomique et fonctionnelle (Fig. 4 ; MacArthur & Wilson 1963, 1967). Néanmoins, le formalisme adopté par MacArthur & Wilson (1967), limité à des contextes biogéographiques particuliers où la dispersion joue intuitivement un rôle important, n'entraina pas de réaction notable de la part de la communauté scientifique de l'époque (Pocheville 2015).

Dans les années 1980, la « théorie des assemblages par les niches » est vivement critiquée du fait de son absence d'association avec des modèles nuls rigoureusement formulés (Caswell 1976 ; Gotelli & Graves 1996 ; Hubbell 2001) : en toute rigueur, les effets de processus déterministes testés et démontrés dans ces études ne peuvent pas être distingués de ceux produits par des mécanismes strictement stochastiques. Afin de corriger ce biais méthodologique, des modèles nuls sont développés et associés aux études de composition des assemblages (Gotelli & Graves 1996 ; Gotelli 2000 ; Bell 2001 ; Gotelli & McGill 2006). Ce développement de nouveaux tests va entrainer la création d'hypothèses évacuant totalement de leur principe le déterminisme lié aux niches écologiques, hypothèses envisageant la composition des assemblages comme un processus purement historique et stochastique. Deux types de modèles nuls sont distingués (Bell 2001). Les premiers, nommés « modèles nuls faibles », servent à la construction de distributions de variables écologiques (comme les distributions d'abondance relative et de richesse spécifique au sein des assemblages) qui seront comparées à des modèles déterministes et aux distributions observées en milieu naturel. Ces modèles ne fournissent pas d'explication biologique quant à l'origine des distributions de variables écologiques observées (Gotelli & Graves 1996). Les seconds, nommés « modèles nuls forts », servent aussi à la construction de distributions de variables écologiques et fournissent en même temps des explications sur les processus neutralistes à l'origine de ces distributions.

Les modèles formulés au sein de la théorie neutraliste unifiée de Hubbell (2001) sont des modèles nuls forts (Bell 2001), car ils sont construits à partir de mécanismes stochastiques supposés opérer dans les systèmes naturels. Les distributions d'abondance ou de diversité obtenus à l'aide de ces modèles sont semblables aux distributions observées dans la nature (Gaston 2000 ; Bell 2001 ; Fig. 62) parce qu'elles partagent un même mécanisme de construction : la dérive écologique. La dynamique de composition des communautés est supposée ne dépendre que de la dispersion, des apparitions et des extinctions aléatoires des taxons (Hubbell 2001).

Au cœur de la théorie unifiée de Hubbell, ce concept de dérive écologique est directement inspiré du développement de la théorie neutraliste au sein de la génétique des populations (Kimura 1983 ; Kimura & Ohta 1969 ; Leigh 2007). Cette théorie neutraliste de l'évolution moléculaire suppose que la plupart des mutations ont une valeur adaptative équivalente au regard de la sélection naturelle – n'induisant aucun différentiel de valeur adaptative (fitness) entre individus, elles sont de fait sélectivement neutres.

Autrement dit, la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire est basée sur l'hypothèse nulle que les mutations n'ont pas de valeur sélective significative (Lande 1988 ; Rosindell et al. 2011 ; Pocheville 2015). La théorie neutraliste de la biodiversité est, elle, basée sur l'hypothèse nulle sous-tendue explicitement ou implicitement par les travaux en théorie des niches : les individus et les espèces sont équivalents et distribués aléatoirement (Connor & Simberloff 1979 ; Gilpin & Diamond 1984 ; Gaston 2000 ; Rosindell et al. 2011). Ainsi, les théories neutralistes (en génétique comme en écologie) résultent d'un renversement de perspective, où l'hypothèse nulle d'autrefois devient l'hypothèse biologique centrale du concept théorisé (Gotelli & McGill 2006 ; Leigh 2007 ; Pocheville 2015).

Totalement ignorée au sein des modèles non spatialisés (Gause 1934 ; Hutchinson 1957 ; Park 1948, 1954, 1962 ; Brown & Wilson 1956 ; Hardin 1960 ; Vandermeer 1972), l'influence de la dispersion aléatoire fut théorisée au sein de modèles comme le « competition-colonization trade-offs » (Yu & Wilson 2001 ; Cadotte 2006, 2007 ; Calcagno 2006). Par ailleurs, les modèles spatialisés vont prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et temporelle des environnements et des relations de compétitions entre les espèces (Chesson & Warner 1981 ; Comins & Noble 1985 ; Tilman 1994 ; Mouillot et al. 2007). Finalement, la formulation de la théorie neutraliste de Hubbell (2001) va faire sortir la dispersion de son rôle de modulateur de la compétition pour en faire le mécanisme principal de la constitution des assemblages au détriment de la compétition (Bell 2001 ; Rosindell et al. 2011 ; Wennekes et al. 2012).

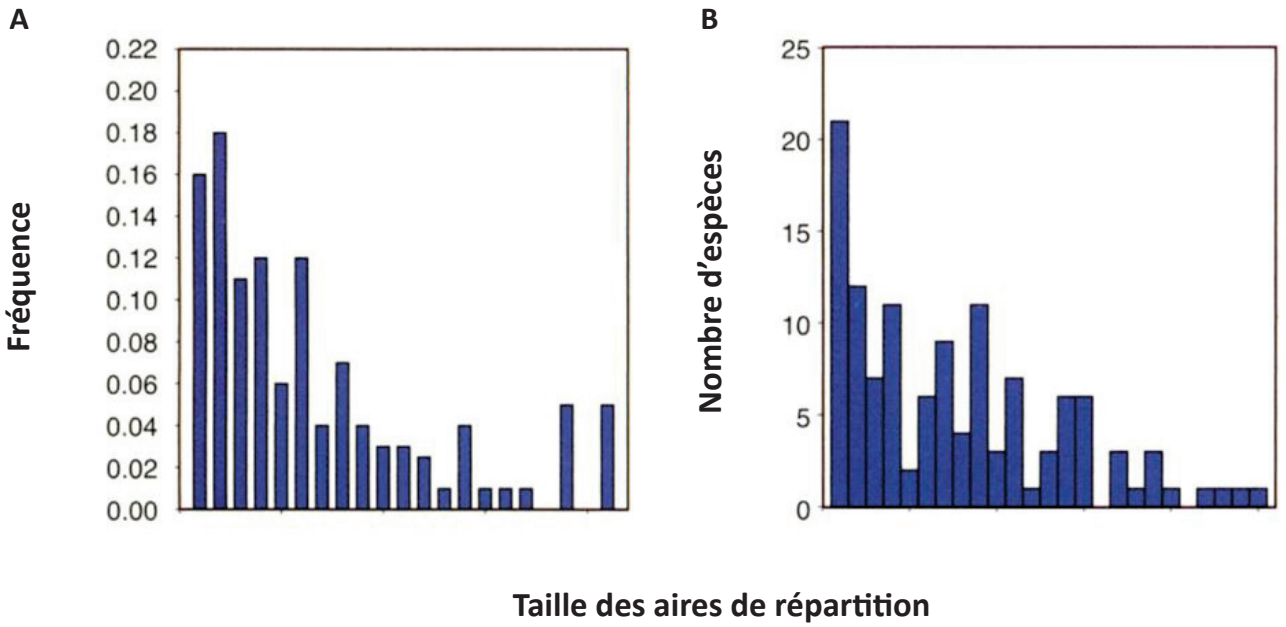


Figure 62. Distribution de la taille des aires de répartition des espèces d'oiseaux en Amérique du Nord (A) et distribution de la taille des aires de répartition des espèces simulés au sein d'un modèle neutre de communauté (B) (d'après Bell 2001).

D. Critique des modèles neutres au regard de leur capacité à expliquer les patrons empiriques de distribution d'abondance des espèces au sein de communautés

Historiquement, les premiers modèles de distribution d'abondance d'espèces au sein d'une communauté furent des modèles inductifs, construits de manière empirique (Fisher et al. 1943 ; Preston 1948 ; Fig 63), pour lesquels aucun mécanisme générateur n'est explicitement associé. Vinrent ensuite les théories d'assemblage par la niche (MacArthur 1968, 1970 ; Vandermeer 1972 ; Chase & Leibold 2003), les règles d'assemblages (Diamond 1975) et leurs modèles associés (Pianka 1974, 1981 ; Gotelli & McCabe 2002 ; Finke & Snyder 2008), et enfin les théories neutralistes et leurs modèles nuls forts (Bell 2001 ; Hubbell 2001). Malheureusement, observer des communautés et décrire leur richesse et distribution d'abondance spécifique ne suffit pas pour distinguer les mécanismes à l'origine de ces distributions : ces données ne permettent pas de distinguer l'effet d'un modèle neutre des communautés (MNC) de celui d'un modèle déterministe de niche (Bell 2001 ; Chave 2004 ; McGill et al. 2006). Autrement dit, ces deux modèles sont également capables de reproduire la plupart des distributions observées, alors même que les hypothèses d'assemblage qu'ils sous-tendent sont diamétralement opposées. En outre, les modèles neutres sont particulièrement difficiles à tester car contrairement aux modèles de niches, ceux-ci ne s'intéressent pas aux détails des interactions entre les individus, des interactions pourtant largement documentées dans le cadre de la théorie des niches.

Il s'agit là d'une première objection forte contre les modèles neutres de biodiversité : au sein d'une même communauté trophique, les espèces ont bien des fitness différentes (Antonovics 1976). Par ailleurs, les effets de la compétition sur la distribution des taxons peuvent être observés et même expérimentés (Park 1948, 1954, 1962 ; Hairston 1951 ; Brown & Wilson 1956 ; Miller 1967 ; Fenchel 1975). Ainsi, de nombreuses hypothèses fondant la théorie d'assemblage de niche, comme le « character displacement »

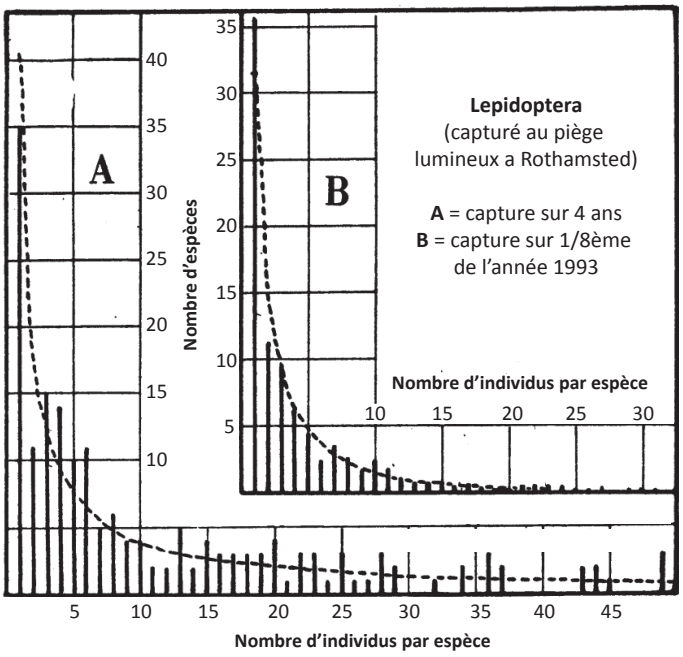


Figure 63. Distributions du nombre d'individus par espèce de Lépidotpère capturés sur une période de 4 ans (A), et de 40 jours (B) en 1993 à Rothamsted (Fischer et al. 1943)

(Hairston 1951 ; Crowell 1962), le « niche shift » (Brown & Wilson 1956) ou encore le principe de Gause (Park 1948, 1954 ; Neil 1975 ; Wilbur 1972) ont été observées en laboratoire ou dans la nature. Cependant, pour les défenseurs des modèles neutres, il ne s'agit pas de nier l'existence des interactions entre les espèces, mais de considérer que ces interactions et les règles qui les régissent ne sont pas in fine responsables de la composition des communautés locales et des métacommunautés régionales (Bell 2001 ; Hubbell 2001).

Enfin, il a aussi été reproché aux MNC d'intégrer un trop grand nombre de paramètres descripteurs, rendant ainsi potentiellement possible la modélisation a posteriori de n'importe quel type de distribution d'abondances. Ce dernier type d'argument peut cependant tout aussi bien être utilisé à l'encontre les théories d'assemblages de niche, car du point de vue de cette dernière, la quantité d'interactions pouvant influencer la distribution des individus et des espèces dans un écosystème naturel est potentiellement immense (Bell 2001).

E. Les différentes hypothèses de coexistence des espèces

Plus de 15 ans après la publication de l'ouvrage fondateur de Hubbell (2001), le débat entre théorie neutraliste et théorie de niche reste vivace. Aujourd'hui, il suit le développement initié par Hubbell (2001) qui désirait réconcilier et non opposer ces deux visions. Les études tentant d'unir ces deux théories sont désormais nombreuses (Tilman 2004 ; Bell 2005, 2011 ; Adler et al. 2007 ; Chase and Myers 2011 ; Chust et al. 2013 ; Matthews & Whittaker 2014 ; Rominger et al. 2015) et, à l'image de la théorie neutraliste de l'évolution moléculaire et de ses rapports avec la théorie de la sélection naturelle, les concepts de dynamique des communautés associés à la théorie des niches et à la théorie neutraliste sont désormais conçus comme les deux extrémités d'un gradient possible d'explications (Chave 2004 ; Maurer and McGill 2004 ; Purves & Pacala 2005 ; Gotelli & McGill 2006 ; Matthews & Whittaker 2014). Au cœur de ce « gradient niche-dispersion », plusieurs hypothèses coexistent afin de rendre compte des facteurs permettant et contrôlant la coexistence des espèces (Mouillot et al. 2007 : Fig. 64) :

Hypothèse de « Species sorting » : les espèces sont réparties entre les différentes niches écologiques (partitionnement de niche) en fonction de leurs caractéristiques intrinsèques ainsi que des hétérogénéités de l'environnement ;

Hypothèse de « Mass effect » : les « bons » compétiteurs se répartissent entre les différentes niches écologiques en fonction des hétérogénéités de l'environnement, et les « moins bons » compétiteurs migrent vers d'autres communautés proches. Cette seconde hypothèse se base sur la théorie des niches tout en intégrant explicitement la possibilité de dispersion des espèces. Elle est associée au principe « competition-colonization trade-offs » ;

Hypothèse de dynamique de patch : les localités sont identiques, l'hétérogénéité environnementalle n'est

pas un filtre pour sélectionner les espèces. La coexistence des espèces résulte donc exclusivement de compromis entre compétition et dispersion. Cette hypothèse s'inscrit dans le principe de « competition-colonization trade-offs » ;

Hypothèse de neutralité : les individus et les espèces sont fonctionnellement équivalents au sein des communautés, et il n'existe donc pas de meilleur compétiteur ou de meilleur migrateur. De fait, la constitution des assemblages dépend exclusivement de la dérive écologique, c'est-à-dire du hasard des dispersions, apparitions et extinction d'espèces dans les communautés.

Partant de là, le manuscrit présenté dans ce chapitre (Gibert & Escarguel, en cours) introduit une nouvelle méthode analytique visant à déterminer la dynamique de composition d'assemblages taxinomiques à partir de données empiriques d'occurrences (abondances ou incidences). Les résultats produits par cette méthode sont interprétés comme une indication de la « position » de la dynamique compositionnelle des assemblages étudiés au sein du « gradient niche-dispersion » discuté précédemment. Cette nouvelle méthode, nommée PER-SIMPER, se base sur le couplage de la méthode SIMPER (Clarke 1993) avec différents types de permutation aléatoire de la matrice d'occurrence empirique.

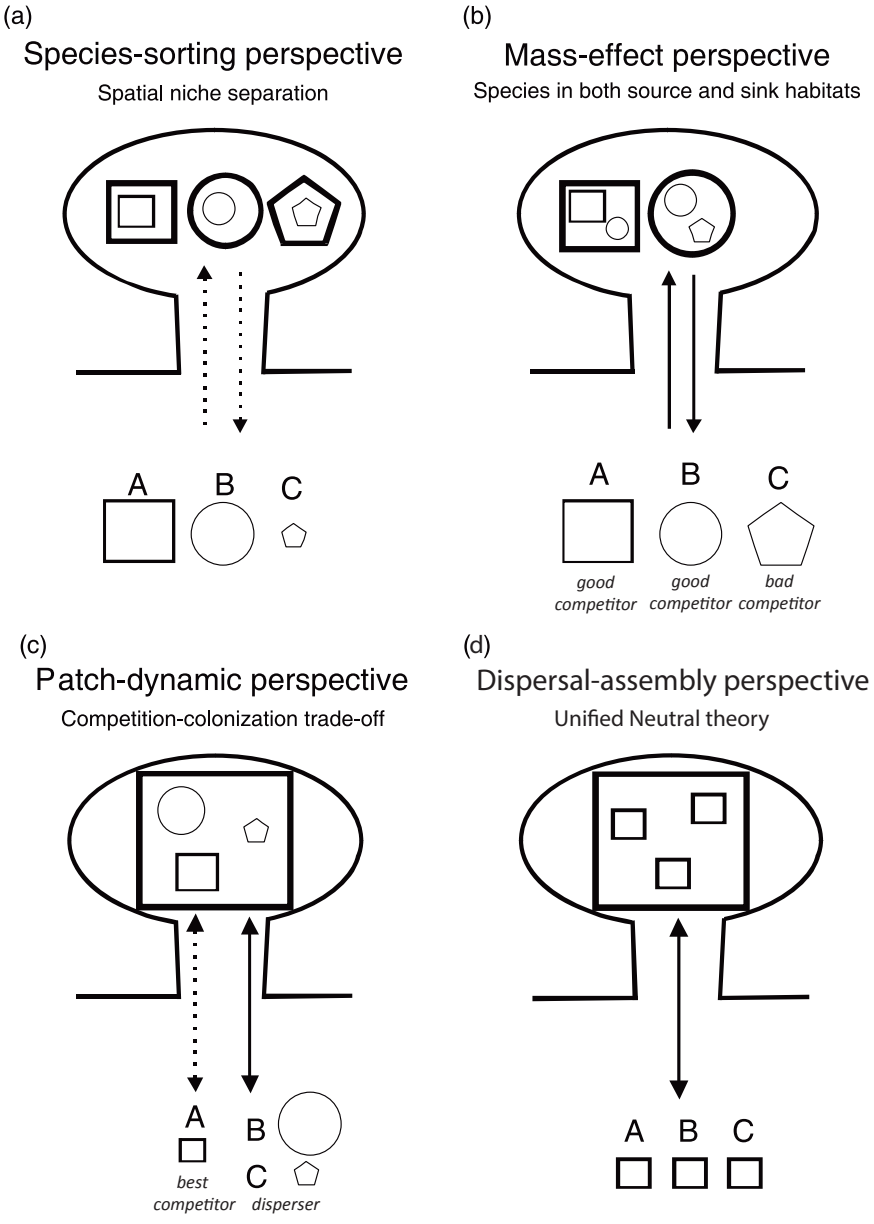


Figure 64. Différentes hypothèses de coexistence des espèces, a) «species sorting», b) «mass-effect», c) «competition-colonization trade-off», d) «neutral theory». Les formes géométriques en traits épais représentent les spécificités de l'environnement, celles en traits fins représentent les traits et les niches des espèces (modifié d'après Mouillot et al. 2007).

II. La méthode SIMPER

La méthode SIMPER (Clarke 1993) permet de classer les taxons d'un jeu de données d'occurrence (abondances ou incidences) par ordre de leur contribution à la dissimilarité taxinomique totale observée entre deux (ou plus) groupes d'assemblages. Elle trouve ses origines dans les analyses de structure de communauté (Field et al. 1982). L'analyse SIMPER telle que proposée par Clarke (1993) est basée sur le calcul, à partir d'une matrice assemblages/taxons, de l'indice de dissimilarité taxinomique de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957), indice équivalent aux indices de Dice (1945) et Sorensen (1948) pour des données d'incidence (= présence/absence) (Fig. 65 ; Legendre & Legendre 2012). L'usage de ce type d'indice et d'analyse, en biologie de la conservation tout comme pour des études de dynamique compositionnelle des communautés, permet de caractériser la façon dont différents taxons se distribuent spatialement au sein et entre différents groupes d'assemblages. En étudiant par exemple l'effet de l'isolation générée par la mise en place ou la disparition d'une barrière à la dispersion des espèces (Davis 2005), le calcul de ces indices de (dis)similarité compositionnelle permet de comprendre l'effet homogénéisant ou diversifiant de divers événements écologiques (McKinney & Lockwood 1999 ; Olden 2006 ; Vellend et al. 2007).

	C.lepophagu	B.diversiden	T.taxus	T.macrodon	L.rexroaden	P.lacustris	C.ossifagus	H.blancoens	C.arizonensi	N.peninsulat	E.simpliciden	E.calobatus	E.cumminsi	S.primitivus	S.mirificus	S.aquaticus	S.taylori	N.jacksoni	M.leptostom	G.chapadma	H.furlongi	H.ringoldens	N.progressu	S.howelli	C.hibbardi	P.barbouri	P.gidleyi
MB38IIB	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB13B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
MB32B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB12B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB33A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MB33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB13A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MB35IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB12C	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB33B	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB35IIC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
MB36IIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MB36IIB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB65	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB35A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB35B	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB67	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB15	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB16	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SB63	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB64	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB14A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
SB62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB37A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB34IB	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB37B	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB38IIC	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB14B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB14C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB58C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SB18A0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Figure 65. Exemple d'une matrice assemblages/taxons utilisée avec la méthode SIMPER, séparée en deux clusters géographiques. Données d'incidence des mammifères nord-américains entre le Nord et le Sud du grand bassin

La méthode SIMPER telle que proposée par Clarke (1993) est basée sur le calcul de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis (pour données d'abondance ; Bray & Curtis 1957 ; Legendre & Legendre 2012). Il est d'abord calculé pour chaque paire d'assemblages échantillonnés au sein des deux ou plusieurs groupes d'assemblages identifiés (clusters), ici entre les assemblages *j* et *k* :

$$\delta_{jk} = \sum_{i=1}^{p} \delta_{jk}\,(i)$$

Où $\delta_{jk(i)}$ est la contribution à la dissimilarité calculée entre les assemblages *j* et *k* de chaque espèce

présente au sein des deux assemblages :

$$\delta_{jk}(i) = \frac{100|y_{ij-}\, y_{ik}|}{\sum_{i=1}^{p}(y_{ij} + y_{ik})}$$

Où *p* est le nombre d'espèces au sein de deux assemblages *j* et *k*, Y_{ij} est l'abondance de l'espèce *i* dans l'assemblage *j* et Y_{ik} est l'abondance de la même espèce i dans l'assemblage *k*. La valeur de dissimilarité « totale » entre les différents clusters est alors obtenue en calculant la moyenne des dissimilarités δ_{jk} attribuées à chaque paire d'assemblages : $\bar{\delta}$ (ou OAD pour « Overall Average Dissimilarity » ; Clarke 1993). De la même manière, la contribution moyenne de chaque espèce à la dissimilarité entre les clusters comparés est obtenue en calculant la moyenne des $\delta_{jk(i)}$: $\bar{\delta}_i$.

Dans le cas du travail présenté dans la section suivante (chapitre 3.IV.B), les données d'occurrence enregistrées dans la matrice assemblages/taxons sont les incidences (= présence/absence) des taxons, et non pas leur abondance (Fig.65). Dans ce cas, l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis devient alors similaire aux indices de Dice et de Sorensen (Dice 1945 ; Sorensen 1948). L'indice de Bray-Curtis est d'ailleurs parfois nommé « indice quantitatif de Sorensen » (Magurran & McGill 2011).

La plupart des indices de (dis)similarité taxinomiques, dont ceux présentés ci-dessus, sont bornés entre 0 et 1 (ou 100, lorsque l'indice est multiplié par 100 comme c'est le cas dans l'analyse SIMPER). Pour un indice de dissimilarité comme l'indice de Bray-Curtis utilisé dans SIMPER, 0 correspond à deux assemblages identiques et 1 (ou 100) à deux assemblages totalement dissemblables dans leurs compositions. L'indice de Bray-Curtis calculé entre différents clusters d'assemblages est donc la moyenne (entre 0 et 100) des indices de chaque paire d'assemblages possibles entre ces clusters :

A partir de l'exemple précédent (Fig. 66) : $\bar{\delta}$ = 95.53

La méthode SIMPER vise à identifier le(s) taxon(s) qui contribue(nt) le plus à la dissimilarité totale entre différents clusters d'assemblages. Ainsi, après avoir calculé la dissimilarité moyenne totale inter-groupe (OAD = $\bar{\delta}$) et la contribution à $\bar{\delta}$ de chaque taxon *i* ($\bar{\delta}_i$) cette dernière sera exprimée en pourcentage de l'OAD (Table 66). Finalement, la contribution relative (%) de chaque taxon à l'OAD sera illustrée sous la forme d'un graphique appelé ci-après « profil SIMPER » (Fig.67).

La méthode développée ci-après, nommée PER-SIMPER, consiste en la génération de trois modèles nuls différents par permutation de la matrice de données Taxon/Localité utilisée pour construire le profil SIMPER empirique. La comparaison des distributions des profils SIMPER associées à ces trois modèles nuls avec le profil SIMPER empirique permet de caractériser au premier ordre la dynamique compositionnelle des assemblages comparés.

Overall average dissimilarity: 95,53

Bray-Curtis
Cosine
Chord

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %	Mean abund. 1	Mean abund. 2
E.calobatus	6,996	7,324	7,324	0,231	0,5
T.taxus	4,724	4,945	12,27	0,154	0,103
E.simplicidens	4,494	4,704	16,97	0	0,397
Teleoceras_felic	2,846	2,98	19,95	0	0,224
A.vagus	2,706	2,833	22,79	0,308	0
C.arizonensis	2,703	2,829	25,62	0,0769	0,172
B.secundus	2,678	2,804	28,42	0,154	0
A.anzensis	2,406	2,519	30,94	0,154	0,0172
S.primitivus	2,318	2,426	33,36	0,0769	0,121
P.hagermanensi	2,202	2,305	35,67	0,154	0,121
E.giganteus	2,179	2,281	37,95	0,154	0,0517
S.minor	1,852	1,939	39,89	0,154	0,103
D.pattersoni	1,623	1,699	41,59	0,0769	0,0345

Figure 66. Résultat de l'analyse SIMPER sous forme de table : contribution de chaque taxon à l'OAD

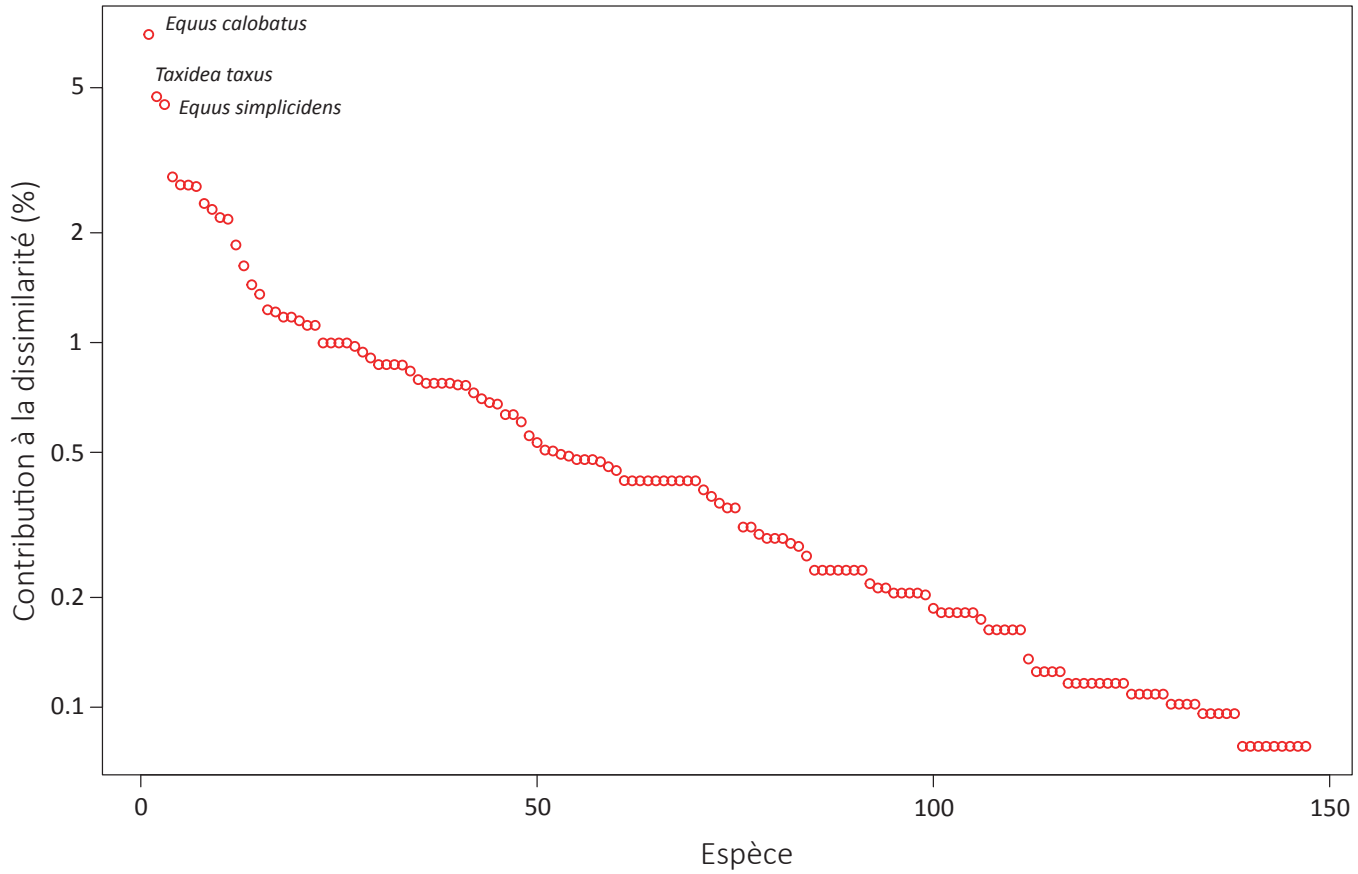


Figure 67. Résultat de l'analyse SIMPER sous forme de graphique ou «Profil SIMPER». Les espèces sont classées en fonction de leur participation à l'OAD

III. Les biais de la méthode SIMPER

Le calcul d'un indice de (dis)similarité taxinomique sert à comparer les compositions d'assemblages naturels à partir d'assemblages échantillonnés. Ces comparaisons sont basées sur des hypothèses liées aux propriétés mathématiques de ces indices (Magurran & McGill 2011). Ces hypothèses sont de trois types (Table 8):

- Monotonie : le sens de la variation de l'indice est constant. Par exemple, si dans la comparaison de deux assemblages des espèces uniques à un des assemblages sont successivement ajoutées, la dissimilarité calculée doit augmenter à chaque nouvel ajout ;

- Invariance de densité : les indices ne sont pas sensibles aux abondances totales mais uniquement aux abondances relatives des espèces ;

- Invariance de réplication : si trois assemblages d'une même région présentent des profils d'abondances relatives identiques, mais des compositions taxinomiques différentes, les indices de (dis)similarité calculés doivent être identiques à l'échelle de la région, mais aussi à l'échelle des paires d'assemblages ainsi que lorsqu'un assemblage est comparé à l'ensemble de la région.

Indice de similarité/ dissimilarité	Monotonie	Invariance de densité	Invariance de réplication
Dice-Sorensen	Oui	Oui	Oui
Bray-Curtis	Oui	Non	Oui

Table 8. Propriétés mathématiques des indices de (di)similarité utilisés dans la méthode SIMPER

L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis utilisé dans la méthode d'analyse SIMPER (Clarke 1993) ne remplit pas la condition d'invariance en fonction de la densité car les abondances absolues et non relatives des espèces au sein des assemblages sont utilisées dans l'équation de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957 ; Magurran & McGill 2011). De plus, la méthode SIMPER confond les effets de la variation de l'abondance moyenne (effet de positionnement) et de la variabilité de l'abondance (effet de dispersion) (Warton et al. 2012). Ce type de biais complique l'interprétation des analyses SIMPER lorsque des clusters ou des assemblages aux abondances absolues très contrastées sont comparés. Cependant, les résultats obtenus dans le cadre du travail présenté ci-dessous ne sont pas directement impactés par ces restrictions, ayant été réalisées sur des tableaux de présence/absence en utilisant l'indice de Dice-Sorensen. Cependant ces indices (comme Bray-Curtis) ne sont pas indépendants des différences de richesse entre assemblages (Baselga 2010 ; Carvalho & Cardoso 2012), elles mêmes dépendantes des différences d'abondances entre les espèces.

IV. Article 2 : PER-SIMPER – a new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences

Le manuscrit présenté ci-dessous est en cours de finalisation, pour une soumission prévue à la revue *Ecography*. Il est consacré à la présentation et à l'explication de la méthode PER-SIMPER développée au cours de cette thèse, méthode esquissée ci-dessus. Un résumé étendu de ce manuscrit est donné ci-dessous en Français.

A. Résumé étendu de l'article 2 – Gibert & Escarguel, en cours

Comme discuté au chapitre 3.I, comprendre la nature des processus historiques et fonctionnels, la chronologie de ces processus et l'échelle géographique et temporelle à laquelle ils contrôlent la construction des assemblages taxinomiques est un débat écologique ancien mais encore vivace. Ce débat est dominé par deux théories initialement opposées : la théorie d'assemblage par les niches (« Niche-assembly theory » ; MacArthur 1963, 1970 ; MacArthur & Wilson 1967 ; Tilman 1982 ; Hubbell 2001 ; Chase & Leibold 2003) et la théorie d'assemblage par la dispersion (« Dispersal-assembly theory » ; Bell 2001 ; Hubbell 2001). La première est basée sur un faisceau d'hypothèses déterministes considérant les interactions et la compétition interspécifique comme la cause proximale de la répartition spatiale des organismes (Gause 1934 ; Hutchinson 1975 ; Pianka 1974, 1981). Ces interactions sont vues comme la conséquence du chevauchement des niches écologiques (« niche overlap » ; MacArthur 1970, 1972 ; May & MacArthur 1972 ; Pianka 1974, 1981) et la cause de la coexistence des espèces grâce au déplacement et au partitionnement des niches réalisées (Tokeshi 1993, 1997 ; Tokeshi & Schmid 2002). La seconde théorie est basée sur un cas particulier de modèle nul dit neutre (Gotelli & McGill 2006). Un modèle d'assemblage neutre suppose que tous les individus et les espèces au sein d'un assemblage sont fonctionnellement équivalents. Dès lors, le moteur principal de la coexistence des espèces n'est plus la compétition interindividuelle et/ou interspécifique, tous les acteur du système ayant la même fitness, mais un mécanisme stochastique appelé dérive écologique (Hubbell 2001), correspondant à la combinaison de dispersions, apparitions et extinctions aléatoires d'espèces au sein et entre les communautés.

Les hypothèses et mécanismes qui soutiennent ces deux théories semblent de nature contradictoire, l'une étant purement déterministe et l'autre stochastique. Longtemps opposées l'une à l'autre, elles sont désormais conçues comme les deux extrémités (les « pôles purs ») d'un « gradient niche-dispersion » (Maurer and McGill 2004 ; McGill et al. 2005 ; Gotelli et McGill 2006 ; Mouillot et al. 2007). Plusieurs hypothèses de construction d'assemblages coexistent au sein de ce gradient, et la méthode développée ici permet de distinguer leur influence respective sur la constitution des groupes d'assemblages taxinomiques comparés. A l'aide de cette nouvelle méthode d'analyse des dynamiques de composition des assemblages, il devient possible d'estimer si la répartition des espèces entre deux (ou plus) clusters d'assemblages résulte au premier ordre de la dispersion des espèces (« dispersal-assembly perspective ») ou des spécificités

fonctionnelles intrinsèques des espèces et de l'environnement (« Niche-assembly perspective »).

L'analyse PER-SIMPER a pour origine l'analyse SIMPER de Clarke (1993). Initialement, SIMPER est une analyse descriptive visant classer les taxons d'un jeu de données d'occurrence (abondances ou incidences) par ordre de leur contribution à la dissimilarité taxinomique totale observée entre deux (ou plus) groupes d'assemblages. A partir d'une matrice localité/taxon (ligne/colonne), la dissimilarité de Bray-Curtis (données d'abondances absolues) ou de Dice-Sorensen (données de présence/absence) est calculée entre chaque assemblage constituant les deux (ou plus) clusters comparés. La contribution de chaque taxon à la dissimilarité inter-assemblage totale est ensuite ordonnée et illustrée sous la forme d'un « profil SIMPER » empirique. Dans la méthode PER-SIMPER, ce profil SIMPER empirique est comparé à trois distributions nulles de profils SIMPER générées par permutation aléatoire de la matrice localité/taxon:

- La permutation conserve uniquement les totaux en lignes de la matrice localité/taxon (modèle de permutation #3 in Legendre et al. 1997). La richesse taxinomique de chaque assemblage est ainsi préservée comme approximation du nombre de niches écologiques disponibles dans chaque localité ; en revanche, le nombre de localités au sein desquelles chaque taxon est présent (proxy de son degré d'ubiquité, et donc de sa capacité de dispersion) n'est pas conservé lors de la permutation. La distribution nulle des profils SIMPER ainsi générée correspond à l'hypothèse de contrôle des assemblages par les niches (« niche-assembly perspective »).

- La permutation conserve uniquement les totaux en colonnes de la matrice localité/taxon (modèle de permutation #1 in Legendre et al. 1997). Le nombre de localités colonisées par chaque taxon (i.e., son degré d'ubiquité) est ainsi préservé comme approximation de sa capacité de dispersion ; en revanche, la richesse taxinomique de chaque localité (proxy du nombre de niches écologiques disponibles) n'est pas conservée lors de la permutation. La distribution nulle des profils SIMPER ainsi générée correspond à l'hypothèse de contrôle des assemblages par la dispersion (« dispersal-assembly perspective »).

- La permutation conserve simultanément les totaux en lignes et en colonnes de la matrice localité/taxon (Gotelli 2000 ; Gotelli and Entsminger 2001). La distribution nulle des profils SIMPER ainsi générée correspond à l'hypothèse de contrôle simultané des assemblages par les niches et par la dispersion. Elle définit de fait une « ligne de référence maximalement inéquitable » pour le profil SIMPER – une distribution nulle où les différences aléatoires de contribution de chaque taxon à l'OAD inter-groupe sont maximales.

La précision et la consistance de cette approche par permutation est explorée à l'aide de simulations basées sur des automates cellulaires. Ces simulations permettent de tester la capacité de la méthode PER-SIMPER à distinguer les processus de niche et de dispersion à l'origine des assemblages, en fabriquant des matrices localité/taxon où les assemblages sont contraints uniquement par la diversité des niches et/ou

par la dispersion aléatoire des taxons.

Finalement, la méthode PER-SIMPER est utilisée sur les assemblages de mammifères nord-américains enregistrés dans la base de données décrite au chapitre 1.V (Janis et al. 1998, 2008) pour deux intervalles de temps bien échantillonnés : le Barstovien (Miocène moyen : 16-13,6 M.a.) et le Blancien (Pliocène-Pléistocène inférieur : 4,8-1,9 Ma). Les différences compositionnelles entre les régions biogéographiques établies par Tedford (1987) sont d'abord testées par ANOSIM (Clarke 1993) avant d'être analysées via PER-SIMPER. Les résultats obtenus pour chacune des deux périodes sont très contrastés. Au Barstovien, la composition des communautés est contrainte au premier ordre par la diversité des niches écologiques. Au contraire, durant le Blancien, c'est la dispersion aléatoire des espèces qui contraint au premier ordre la dynamique de composition des communautés de mammifères. Ces analyses limitées à deux périodes très contrastées du Néogène sont étendues à l'ensemble des intervalles de temps cénozoïques dans la dernière section de ce chapitre (3.IV.C).

B. Article 2:

PER-SIMPER – a new tool for inferring community assembly processes from taxon occurrences

Corentin Gibert Bret, Gilles Escarguel

ABSTRACT - in prep.

(i) Introduction

Understanding how and to what extent ecological and evolutionary processes drive the structure and composition of local and regional taxonomic assemblages is an old but lively research axis (Elton 1927, Grinnell 1928, Hutchinson 1957, MacArthur 1957, 1958, Connor and Simberloff 1979, 1982, Drake 1990a, 1990b, Hubbell 2001, Pocheville 2015) strengthened by the ongoing erosion of modern biodiversity (Wiens 2010, Barnosky et al. 2011). One the one hand, community assembly can be viewed as a strictly deterministic process resulting from primary principles of ecosystem functioning (e.g., energy and space availability; interactions among individuals or populations through commensalism, mutualism, competition, etc.) through co-occurrence of compatible ecological niches and competitive exclusion when potential niches overlap (Gause 1934, Hutchinson 1957, Hardin 1960, Chesson 2000). From this point of view, "*Niche-assembled communities are limited-membership, equilibrium assemblages in which interspecific competition for limited resources and other biotic interactions determine which species are present or absent from the community*" (Hubbell 2001: 8). On the other hand, community assembly can also be viewed as a purely stochastic ecological drift process driven by the demographic (birth/death), phylogenetic (speciation/extinction) and biogeographical (dispersion and migration) histories of individuals, populations and species, ultimately leading to the neutral view of communities as assemblages of ecologically equivalent species resulting from random dispersal, speciation, and extinction (MacArthur and Wilson 1967, Caswell 1976, Connor and Simberloff 1979, Hubbell 1979, 1997, 2001, 2006, Bell 2001). From that point of view, dispersal-assembled communities are "*open, nonequilibrium assemblages of species largely thrown together by chance, history, and random dispersal. Species come and go, their presence or absence is dictated by random dispersal and stochastic local extinction* (Hubbell 2001: 8-9).

How these two "*apparently conflicting perspectives*" (Hubbell 2001: 319) – the niche and neutral theories – may actually be reconciled in order to better describe and understand real-world cases has been a matter of several intense and stimulating debates over the last 15 years, leading to significant methodological, conceptual and theoretical improvements (e.g., Chase and Leibold 2003, Chave 2004, Maurer and McGill 2004, Tilman 2004, Chase 2005, Leibold and McPeek 2006, Adler et al. 2007, Hérault 2007, Leigh 2007, Ernest 2008, Ritchie 2009, Rosindell et al. 2011, 2012, Wennekes et al. 2012, Matthews and Whittaker 2014, Pocheville 2015). In several of these works, the necessity to combine both approaches by adding biological realism (i.e., niche processes through, e.g., fitness asymmetries among species and/or environmental heterogeneity) into a basically neutral framework emerged (Maurer and McGill 2004). This led to the view of the two theories as end-member paradigms of a "truly unified" theory where within-species stabilizing mechanisms and among-species fitness similarities (i.e., niche- and neutral-assembly processes, respectively) are the two complementary first-order drivers of community assembly (Tilman 2004, Bell 2005, 2011, Adler et al. 2007, Chase and Myers 2011, Chust et al. 2013, Rominger et al. 2015).

In this context, the methodology introduced here addresses the simple and rather general question:

given an empirical dataset of species occurrences (either incidences or abundances) recorded in two or more groups of species assemblages (e.g., local within regional assemblages, or regional assemblages within biogeographical provinces), what is the main, first-order driver (either niche- or dispersal-assembly processes) controlling the observed species distribution? The precise answer to this general question obviously depends on the grain size at which occurrence data have been collected, as well as the nature and geographical extent of the groups of species assemblages under comparison, and ultimately of the entire dataset. Nevertheless, a general methodology can be suggested, regardless of the three nested levels (sample < group < dataset) under scrutiny.

The method we develop builds on Clarke's (1993) SIMPER (for Similarity Percentage) analysis by adding a random permutation-based step, hence the name PER-SIMPER. Originally used to compute the relative contribution of each analysed taxon to the overall average taxonomic dissimilarity observed between two or more groups of taxonomic assemblages (hereafter called a SIMPER profile), we successively combine the SIMPER procedure with various techniques of permutation of an empirical occurrence matrix allowing for the comparison of the empirical SIMPER profile with distinct null SIMPER profile distributions generated directly from the analysed dataset (Chase et al. 2001; see methodological details below). Most particularly, two permutation techniques directly relating to the two end-member paradigms discussed above are successively applied to the analysed dataset: a first one generates the SIMPER profile distribution expected under the null hypothesis that taxon distribution is controlled only by the number of niches available in each assemblage (regardless of the dispersal potential of each individual taxon), whereas a second one generates the SIMPER profile distribution expected under the null hypothesis that the empirical distribution of taxa is controlled only by their dispersal potential (regardless of the number of niches available in each assemblage). This makes these two null distributions a straightforward way to evaluate how an empirical pattern of species occurrences within groups of assemblages can result from dominating niche- or dispersal-assembly processes. The PER-SIMPER analysis can be achieved on any empirical occurrence (either incidence or abundance) dataset using a dedicated R function available for download at: DRYAD URL : Annexe 3.

We show the accuracy and efficiency of this procedure to correctly identify the underlying process of assembly for presence/absence data through cellular automaton-like simulations generating niche-controlled and/or dispersal-controlled patterns of incidence. In addition, we illustrate the method at a large spatiotemporal scale with a paleontological dataset synthesizing two centuries of terrestrial fossil mammal discoveries in North America (Janis et al. 1998, 2008). Extending from the Cretaceous-Tertiary limit (66 Myr ago) up to the early Pleistocene (1.8 Myr ago), this dataset covers eight major biogeographic regions from the west coast to the Great Plains and from Mexico to the western part of Canada (Tedford 1987; Fig. 1). We focus here on the analysis of two well-sampled time intervals which illustrate contrasted patterns of taxonomic distributions: the middle Miocene Barstovian North-American Land-Mammal Age (NALMA; 16.0-13.6 Myr ago), and the Pliocene-early Pleistocene Blancan NALMA (4.8-1.9 Myr ago). Based on these two worked examples, we discuss how PER-SIMPER evidences distinct assembly dynamics in the

context of the already well-known evolutionary history of Neogene North-American mammals.

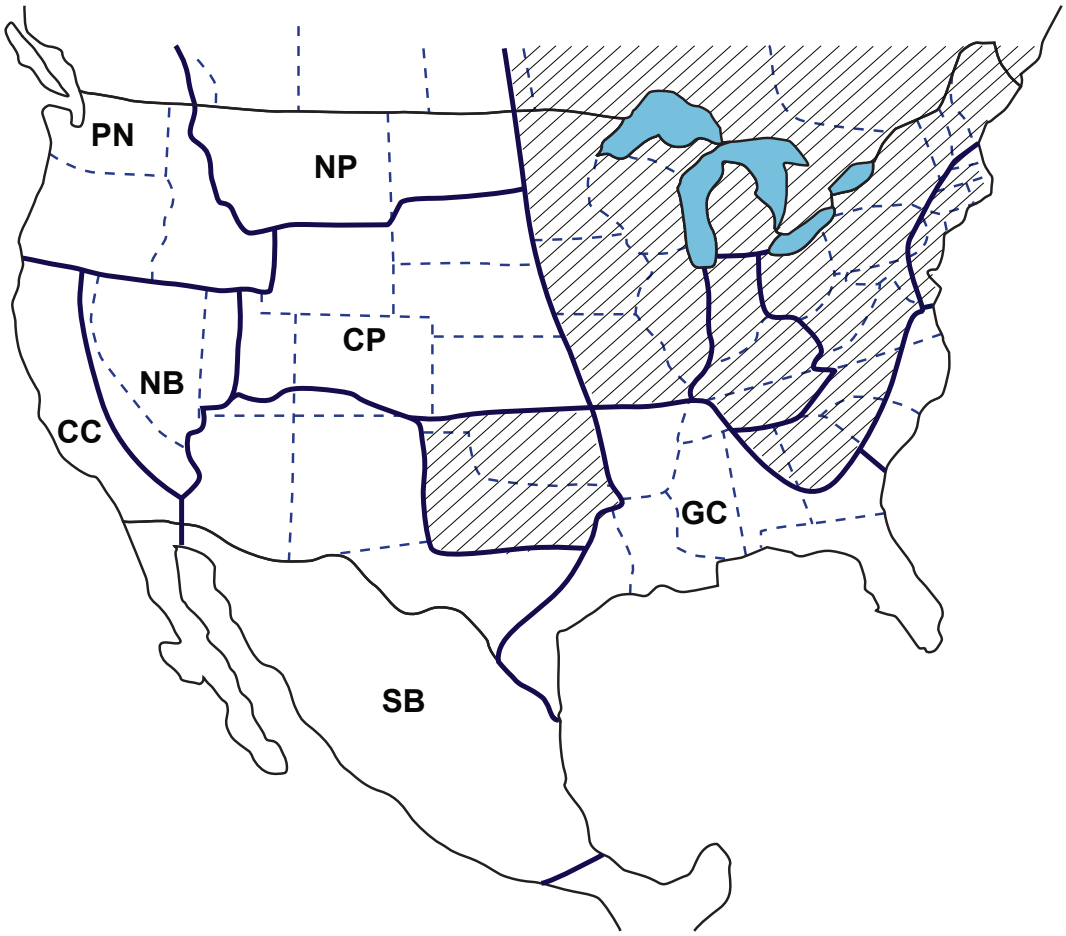


Figure 1. Map of North America showing the biogeographic regions employed in Janis et al. (1998, 2008) based on Tedford (1987). CC : California Coast, CP : Central Plain, GC : Gulf Coast, NB : Northern Basin, NP : Northern Plain, PN : Pacific Northwest, SB : Southern Basin (modified from Janis et al. 1998)

(ii) Material and methods

Clarke's (1993) SIMPER analysis

The PER-SIMPER method introduced here is based on Clarke's (1993) SIMPER analysis, a distance-based procedure allowing for the computation of the relative contribution of each taxon to the overall average dissimilarity (OAD) observed between two or more groups of taxonomic assemblages. Such groups can be defined, e.g., on geographical grounds or through a preliminary cluster or ordination analysis of the same taxonomic occurrence (i.e., incidence or abundance) dataset, then tested for significance using, e.g., a one-way ANOSIM (Clarke 1993) or PERMANOVA (Anderson 2001) procedure. In other words, based on a sample × taxon occurrence data table, SIMPER ranks taxa in a decreasing order of contribution to the between-group OAD.

While any taxonomic incidence or abundance dissimilarity index can be used a priori in a SIMPER analysis, Clarke (1993) originally introduced his method using the Bray-Curtis coefficient for abundance

data (Odum 1950; Bray and Curtis 1957), a dissimilarity (semimetric) index popular among ecologists for its theoretical properties and empirical accuracy (Bloom 1981; Legendre and Legendre 1998). Clarke (1993) proposed to define the "contribution of taxon *i*" to the Bray-Curtis dissimilarity among two taxonomic assemblages (samples ***j*** and ***k***) as:

$$\delta_{jk(i)} = \frac{|y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=1}^{p}(y_{ij} + y_{ik})}$$

where y_{ij} is the raw abundance of taxon *i* in sample *j* of the first group of sample and y_{ik} is the raw abundance of the same taxon *i* in sample *k* of the second group of sample, p being the total number of taxa. When applied to binary (i.e., presence/absence) data, the Bray-Curtis index simplifies to Watson et al.'s (1966) nonmetric coefficient, i.e., the one-complement of the Dice or Sørensen similarity coefficient (Dice 1945; Sørensen 1948; Legendre and Legendre 1998) defined as:

$$\delta_{jk} = 1 - \frac{2a}{2a + b + c} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

where *a* is the number of taxa simultaneously present in both samples *j* and *k*, and *b* and *c* are the number

$$\delta_{jk(i)} = \begin{cases} 0 \text{ if taxon } i \text{ is present in both samples } j \text{ and } k \\ 1 \text{ otherwise} \end{cases}.$$

of taxa present only in samples *j* and *k*, respectively. This leads to:

For each taxon *i*, averaging of all $\delta_{jk(i)}$ over all possible pairs of samples {*j*, *k*} (either working on incidence or abundance data) gives its average contribution $\bar{\delta}_i$ to the between-group OAD $\bar{\delta}$ measured between the two or more groups of samples. Then, the $\bar{\delta}_i$ values are converted to percent contribution to $\bar{\delta}$ (as $\bar{\delta} = \sum_{i=1}^{p} \bar{\delta}_i$) and sorted in decreasing order, providing a list of taxa ranked from the highest to the lowest contributor to the between-group OAD. Ultimately, such ranked list can be graphed as a SIMPER profile, i.e., a decreasing curve of percent contribution of taxa to $\bar{\delta}$, providing a simple way to visualize the relative contribution of each taxon to the between-group OAD.

The PER-SIMPER analysis

Building on this purely descriptive approach, PER-SIMPER successively generates (departing from the empirical dataset where sample assemblages are rows and taxa are columns of the analysed data table) three distinct, permutation-based null models of taxon occurrences within assemblages (Supplementary Figure 1 -Annexe X-), ultimately resulting in three distinct null SIMPER profile distributions against which the empirical SIMPER profile can be directly compared.

On the one hand, the first two null models generate the expected distributions of the SIMPER profile under the two end-member null hypotheses related to the niche-dispersal dichotomy:

- The first permutation model is built under the null hypothesis that taxon distribution among assemblages results exclusively from niche-assembly processes, involving that taxon distribution is controlled only by the number and breadth of niches available in each assemblage, regardless of the dispersal potential of taxa. Following this null hypothesis, taxon occurrences are randomly permuted under a constant sample richness (i.e., row sum) constraint, corresponding to Legendre et al.'s (1997) permutation model 3 (Fig. 2). This permutation model relates to the function "permatfull" from the VEGAN R-package (Oksanen et al. 2015), with "rows" as permutation constraint and using the 'prab' method for presence/absence data whereas the 'count' method has to be used for abundance data (see the VEGAN reference manual for details). Independent random permutation of each row within the data table breaks the number of assemblages where each taxon is recorded (i.e., column sums) but preserves the taxonomic richness of each assemblage as a first-order approximation of the number and breadth of niches available in each assemblage, making this null model compatible with the niche-assembly hypothesis;

- The second permutation model is built under the null hypothesis that taxon distribution among assemblages results exclusively from dispersal-assembly processes, involving that taxon distribution is controlled only by the dispersal potential of taxa, regardless of the number and breadth of niches available in each assemblage. Following this null hypothesis, taxon occurrences are randomly permuted under a constant taxon ubiquity (i.e., column sum) constraint corresponding to Legendre et al.'s (1997) permutation model 1 (Fig. 3). The same R function and permutation methods as for the previous permutation model are used, with "columns" as the permutation constraint. Independent random permutation of each column within the data table breaks the taxonomic richness of each assemblage (i.e., row sums) but preserves the number of assemblages where each taxon is recorded as a first-order approximation of its dispersal potential, making this null model compatible with the dispersal-assembly hypothesis.

The SIMPER analysis of, say, 1000 independently randomized occurrence data table as successively generated under these two permutation models allows the construction of two distinct null SIMPER profile distributions. Those of these two null distributions closest to – if not including – the empirical SIMPER profile (see below for comparison techniques) points toward the driver (niche- or dispersal-assembly process) most contributing to the observed taxonomic assemblage structuring.

- Complementary to these two first null models, a third permutation model is built under a maximally-constrained null hypothesis where both sample richness (i.e., row sum) and taxon ubiquity (i.e., column sum) remain unchanged through the permutation procedure (Gotelli 2000, Gotelli & Entsminger 2001). This permutation model is achieved using the function "permatswap" from the VEGAN R-package (Oksanen et al. 2015), using the 'tsawp' permutation method with

presence/absence data, whereas the 'swapcount' method has to be used for abundance data (see the VEGAN reference manual for details). This null model relates to the hypothesis that both niche-assembly and dispersal-assembly processes drive simultaneously the taxonomic distribution among assemblages. It therefore generates a null SIMPER profile distribution corresponding to a "maximally-unequable baseline" for the taxon contribution to the between-group OAD (Fig. 4) – it returns a null SIMPER profile distribution where random differences among taxon contributions to the between-group OAD are maximal.

Ultimately, comparison of the empirical SIMPER profile with the three distinct null SIMPER profile distributions is achieved through two complementary metrics. First, the percentage of taxa whose empirical SIMPER value falls within the 95% confidence interval of each null distribution is calculated – the closer the empirical SIMPER profile to a null SIMPER profile distribution, the higher this percentage. Second, building on Jabot and Chave's (2011) quantitative approach for the comparison of two species abundance distributions, we summarize the overall shape of a SIMPER profile (either empirical or permutation-based) by computing its related Pielou's evenness index J' defined by:

$$J' = \frac{H'}{\ln(q)}$$

where

$$H' = -\sum_{i=1}^{q} (\bar{\gamma}_i \times \ln(\bar{\gamma}_i))$$

is Shannon's entropy, with $\bar{\gamma}_i = \frac{\bar{\delta}_i}{\bar{\delta}}$ being the contribution ratio of $\bar{\delta}_i$ to $\bar{\delta}$, and $q \leq p$ being the number of taxa with $\bar{\gamma}_i > 0$. As *H'* ranges from 0 to ln(*q*), *J'* ranges from 0 to 1: the more equable the distribution of $\bar{\gamma}_i$ - values, the closer *J'* to 1. We favoured Pielou's evenness against Shannon's entropy because the number (*q*) of taxa participating to the computation of *H'* may (slightly) vary from one random permutation to another, making the permuted *H'*-values incommensurate each other and with the empirical *H'*-value. Comparison of the empirical *J'* value with the null distributions of *J'* helps identifying those null hypothesis most closely matching the empirical SIMPER profile.

Fig. 2

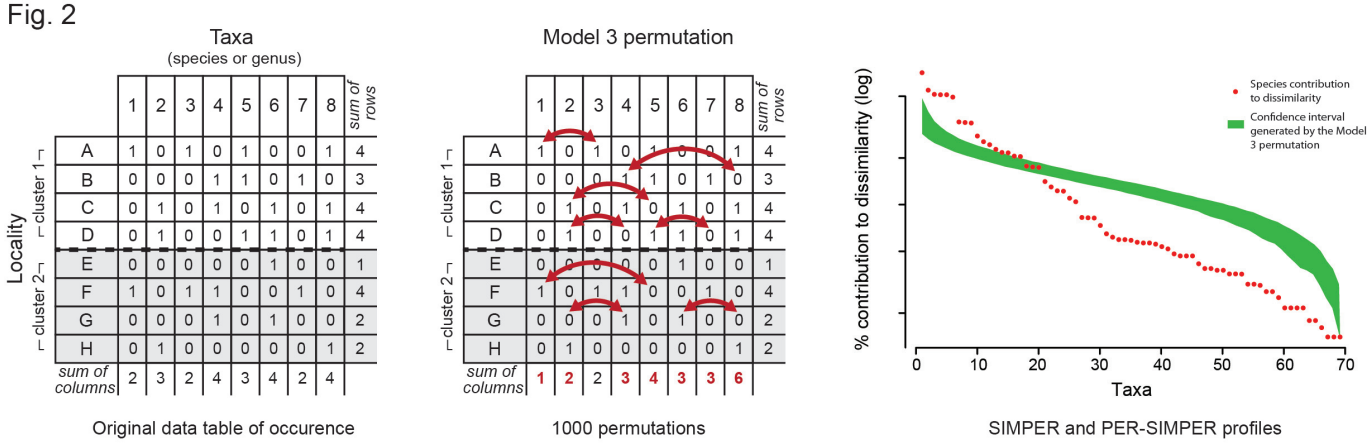


Fig. 3

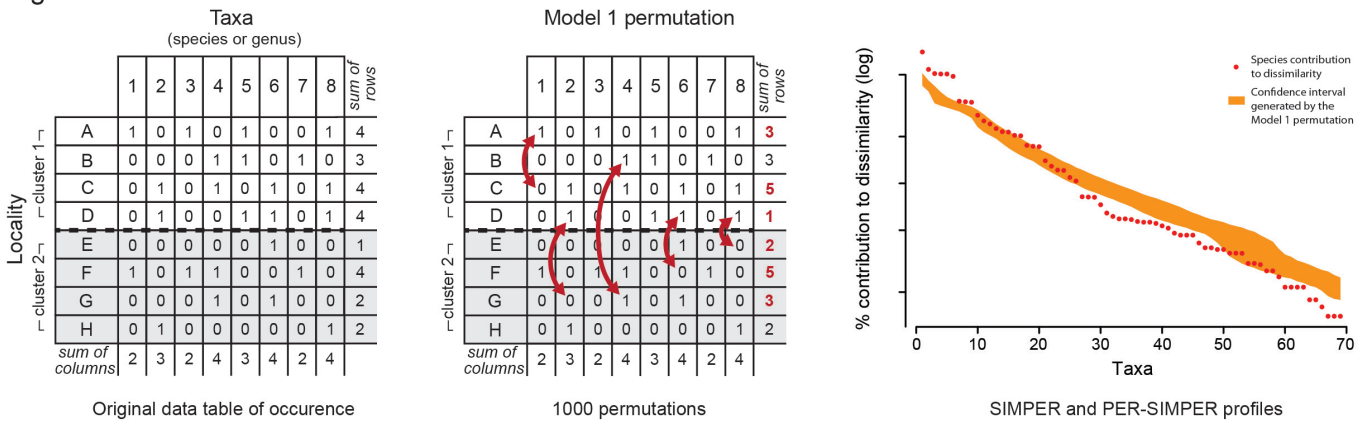


Fig. 4

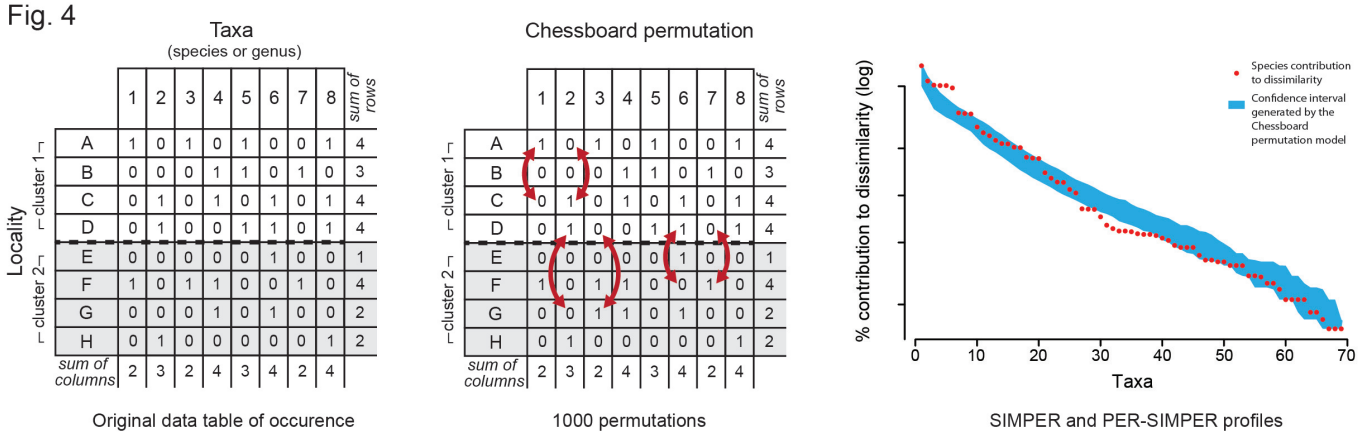


Figure 2, 3, 4. Permutation models under three null hypothesis. Figure 2: Taxon distribution is controlled only by the number and breadth of niches available in each assemblage, regardless of the dispersal potential of taxa. The original data table of occurence is permuted with fixed rows sums. Finally the empirical SIMPER profil is compared with the «PER-SIMPER» profil generated after Model 3 permutation. Figure 3: Taxon distribution is controlled only by the dispersal processes, regardless of the number of available niches. The original data table of occurence is permuted with fixed columns sums. Finally the empirical SIMPER profil is compared with the «PER-SIMPER» profil generated after Model 1 permutation. Figure 4 : Taxon distribution is controlled by the dispersal processes and the number of available niches. The original data table of occurence is permuted with fixed rows and columns sums. Finally the empirical SIMPER profil is compared with the «PER-SIMPER» profil generated after Chessboard permutation.

Simulations

We explored the capability of the PER-SIMPER analysis to accurately and consistently identify the first-order driver (either niche- and/or dispersal-assembly process) involved in an empirical distribution of taxa among assemblages through cellular automaton-like simulations generating partly or fully-constrained (i.e., niche-controlled and/or dispersal-controlled) patterns of taxonomic incidence. We used cellular automaton-like models to simulate random distributions of agents (in our case, individuals assigned to species) within a bounded (i.e., finite and non-toroidal) 2D gridded universe made of 10 × 10 colonisable cells plus an externally surrounding non-colonisable cell row for the management of edge effects linked to individuals' dispersal (Wolfram 1986, 2002, Rodhe 2005; Suppl. Fig. 1 : Annexe 3). Three distinct simulation models were devised (one for each permutation-based null hypothesis generated by the PER-SIMPER analysis), depending on the nature of the constraint(s) driving the random distribution and dispersal of individuals. When a dispersal-assembly process was included in the simulation procedure (see detailed description below), edge effects were controlled by randomly reallocating an individual falling outside the colonisable universe to a cell already occupied by its species; in the case this individual was the last representative of its species, it was randomly reallocated to any colonisable cell. In this way, edge effects were fixed without individual death/species extinction. For each simulated distribution, the simulated universe was a posteriori split into two equal-size and non-overlapping contiguous cell groups, with 20 cells (i.e., "sample localities") randomly selected within each of them, resulting in a taxonomic incidence data table made of 2 groups/40 "localities" finally submitted to a PER-SIMPER analysis.

In all three cases, the simulation starts with the random generation of a Fisher's log-series Species-Abundance Distribution (SAD) made of S species, using function parameter x = 0.99 (Suppl. Fig. 1: Annexe 3). Depending on the simulation model of interest, S is empirically determined (through adjustment of the Fisher's α parameter) so that the number of species finally sampled in the 40 selected cells ranges between 200 and 300, with sampled cell richness varying from 2 to ≤50 (empty cells and cells with only one species cannot be selected as "sample localities"). We generate log-series rather than log-normal SADs following the Neutral Theory prediction that a large-scale, metacommunity-level ZSM SAD converges asymptotically towards a log-series SAD when the total number of individuals increases (Hubbell 2001: 165). Then, the n_i individuals of each simulated species are randomly dispatched within the 10 × 10 cells under spatial-clustering and spatial-contiguity constraints – i.e., once the first individual of a given species has been randomly assigned to a given cell, then all other individuals of this species are sequentially assigned to a cell where the species is already present (with a 90 % probability) or to an adjacent cell where the species was not yet present (with a 10 % probability), making each species occupying a contiguous and relatively clumped starting range within the simulated universe.

This first simulation step generates the initial, non-functional and non-historical random state of the simulated universe. Then, each of the three simulation models diverges (Suppl. Fig. 1: Annexe 3):

- Simulation of **niche-controlled species distributions**: in this simulation model, a maximum possible number of species per cell is assigned to each cell (randomly and independently from cell to cell, or following a given spatial structuring, e.g., a "latitudinal" or "longitudinal" richness gradient, or a biogeographical frontier limiting dispersal possibilities between the two cell clusters). Then species (which cannot move from one cell to another) are randomly removed from cells (regardless of their local or global abundance) whenever the actual species richness exceeds the imposed limit (in this work, 50 species). Eventually, such removal procedure can lead to the global extinction of a species or to the disjunction of the initially contiguous range occupied by a species, as well as a decrease of the initial species distribution range, but never lead to an increase of this initial range. The simulation ends as soon as the actual species richness is lower or equal to the maximum species richness as defined for each cell. By randomly removing species from cells based only on a maximum limit for local richness without possibility of individuals' dispersal in the simulated universe, this first simulation model generates spatial distributions of species controlled only by the cell species richness as a first-order approximation of the number and breadth of niches available in each cell, as expected by the niche-assembly hypothesis;

- Simulation of **dispersal-controlled species distributions**: in this simulation model, contrary to the previous one no species richness limit is imposed to each cell of the universe, and thus no individual death or species extinction are simulated, but individuals are free to move from one cell to an adjacent one in its Moore neighborhood (including the external, non-colonisable cell row controlling for edge effects). Eventually, such dispersal procedure can also lead to the disjunction of an initially contiguous species range through "local", cell-level extinction due to the displacement of the last individual representative of that species in the cell. On the other hand, this dispersal procedure almost inevitably generates changes (either increase or decrease) of the initial species distribution ranges. This simulation model is made of several successive iterations (in this work, 50); for each iteration, 25% of all individuals are randomly selected and displaced from their departure cell to an adjacent arrival cell, involving an average of 12.5 displacement events for each individual in a 50-iteration run. Overall, an average of 50,000 to 75,000 individual displacements is achieved in a 50-iteration run as far as concerns the 200-300 species that will be finally sampled in the 40 selected cells, resulting in a final species distribution pattern deeply modified with respect to the initial one. It is noteworthy that differential individual or species dispersal capabilities are not explicitly modeled here, but indirectly accounted for through the relative abundance of each species in the simulated universe: the more abundant a species is, the higher the probability of ≥ 1 individual displacement event per iteration for this species, the higher its overall dispersal capability, in full accordance with the widespread positive interspecific abundance–occupancy relationship (Brown 1984, Gaston et al. 2000, Blackburn et al. 2006, Verberk et al. 2010). By generating independent random dispersal of individuals (and thus species) in a cell richness-unlimited universe, this second simulation model generates spatial distributions of

species controlled only by the demographically-driven dynamics of species dispersal, as expected by the dispersal-assembly hypothesis;

- Simulation of **niche- and dispersal-controlled species distributions**: this simulation model simply mixes the two previous models in a single one, thus generating independent random dispersal of individuals (and thus species) in a cell richness-limited universe. Each iteration is organized in two successive steps: first, 25% of all individuals are randomly selected and displaced from their departure cell to an adjacent arrival cell; second, species are randomly removed from cells whenever the actual species richness exceeds the imposed limit. Detailed modalities of each of these two steps follow exactly the same rules than presented above for the two separate simulation models. This third simulation model thus generates species distribution patterns resulting from both niche-assembly and dispersal-assembly processes operating simultaneously in the universe, echoing the third, maximally-constrained null hypothesis presented above;

Once generated using one of these three simulation model, the resulting simulated incidence data table (made of 2 × 20 "sample localities") is submitted to a PER-SIMPER analysis in order to evaluate to what extent this method correctly and consistently identifies the underlying community assembly process. For this, 100 independent simulations were achieved for each of the three simulation models, leading to estimates of the percentages of correct identification of the assembly process for each simulation (Table 2)

Tertiary Mammals of North America

We exemplify the use of the PER-SIMPER method based on real data by investigating the North-American Cenozoic terrestrial Mammal fossil record. This fossil record covers eight major biogeographic regions from the west coast to the Great Plains and from Mexico to the western part of Canada (Tedford 1987; Fig. 1). Resulting from more than 200 years of paleontological research, it was extensively revised in two complementary books (Janis et al. 1998, 2008) that served as a unique, homogenised data source for the construction of a GIS recording species occurrences at the sample locality level (Gibert, ongoing work). Here we focus on two well-sampled Neogene time intervals which illustrate contrasted patterns of taxonomic distributions:

- the middle Miocene Barstovian North-American Land-Mammal Age (NALMA; 16.0-13.6 Myr ago; Woodburne 2012), corresponding to a globally warm period (estimated MAT between 18°c and 22°c, 4-8°c higher than modern pre-industrial MAT) with relatively high CO_2-levels (250-500 ppm), including the end of the mid-Miocene Climate Optimum (before ~14.5 Ma) and the beginning of the mid-Miocene Climate Transition (Zachos et al. 2001, 2008, Foster et al. 2012, Goldner et al. 2014);

- the Pliocene-early Pleistocene Blancan NALMA (4.8-1.9 Myr ago; Woodburne 2012), corresponding

to a time of global cooling and aridification, with the onset of widespread northern hemisphere glaciation ~3 Myr ago (in addition to a fully-developed Antarctic ice sheet), and including most part of the Pliocene epoch (5.3-2.58 Ma) as well as the beginning of the Pleistocene (2.58-0.01 Ma) (Zachos et al. 2001, 2008, De Schepper et al. 2014).

For each time interval, all sample localities were grouped a priori in their corresponding biogeographical region following Tedford's (1987) scheme (Fig. 1). Regions including less than five fossil localities were discarded in order to minimize undersampling biases due to between-region heterogeneity in fossiliferous level availability and sampling effort. Then, neighbouring regions were tested for difference in taxonomic composition through an ANOSIM procedure (Clarke, 1993; Suppl. Table 1: Annexe 3).

(iii) Results

PER-SIMPER analysis of simulated species distributions under niche- and/or dispersal-assembly models

We first investigated the capability of the PER-SIMPER analysis to correctly identify the first-order driver (either niche- and/or dispersal-assembly process) controlling the taxon distribution among two sets of sampled assemblages through the three types of cellular automaton-like simulation models detailed above. All simulation results are based on the comparison of two groups of 20 "sample localities" gathering together between 200 and 300 species. In most cases the richness of such simulated assemblages ranges from 2 to ~40 species, in accordance with empirical overall and local richness values as recorded in the North-American Cenozoic terrestrial Mammal fossil record.

The species distributions simulated under niche-assembly and/or dispersal-assembly simulation models return contrasted SIMPER profiles that can readily be identified through comparisons with the three null SIMPER profile distributions generated by the PER-SIMPER analysis (Figs. 5-7). Indeed, a SIMPER profile generated under the niche-controlled species distribution model (first simulation model) closely matches the null SIMPER profile distributions resulting from the two niche-constrained permutation procedures (first and third permutation procedures; Fig. 5). In that case, the purely dispersal-constrained permutation procedure returns a null SIMPER profile distribution totally distinct from the simulated SIMPER profile. Conversely, a SIMPER profile generated under the dispersal-controlled species distribution model (second simulation model) closely matches the null SIMPER profile distributions resulting from the two dispersal-constrained permutation procedures (second and third permutation procedures; Fig. 6). Here, the purely niche-constrained permutation procedure returns a null SIMPER profile distribution totally distinct from the simulated SIMPER profile. Last, a SIMPER profile generated under both niche- and dispersal-controlled species distribution model (third simulation model) only closely matches the null SIMPER profile distribution resulting from the niche- and dispersal-constrained permutation procedure (third permutation procedure; Fig. 7). In this last case, both purely niche-constrained and dispersal-

constrained permutation procedures return null SIMPER profile distributions that strongly depart from the simulated SIMPER profile.

Fig. 5

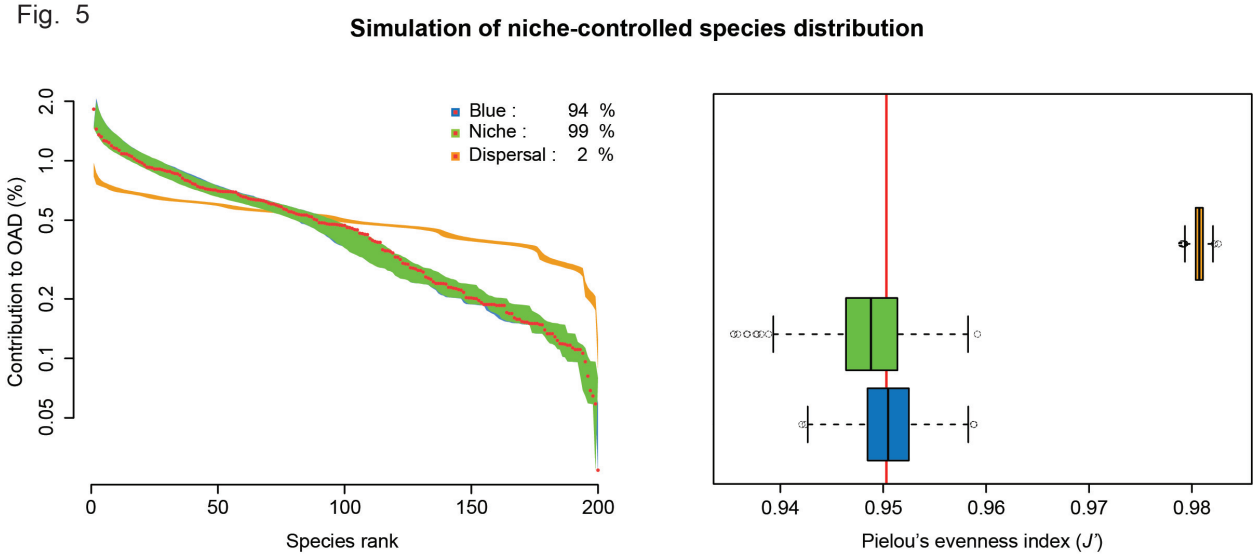


Fig. 6

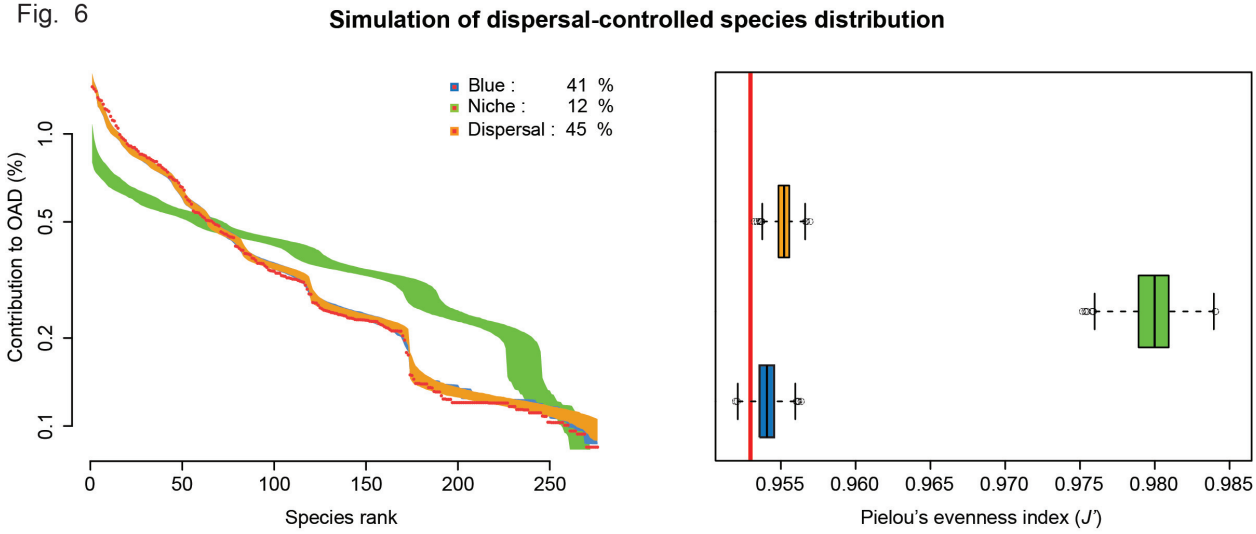


Fig. 7

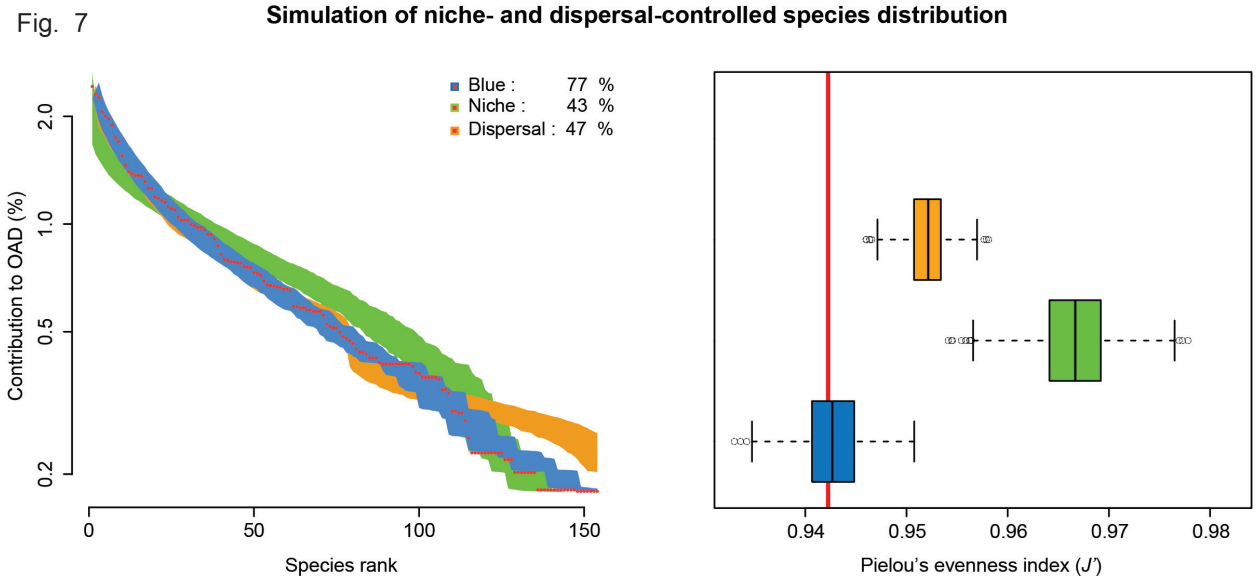


Figure 6, 7, 8. Comparison of «empirical» SIMPER profil with PER-SIMPER profils generated with cellular automaton-like simulation, and comparison of Pielou's evenness indexes calculated on the «empirical» SIMPER profil and the three PER-SIMPER profils. Figure 6. Niche-controlled model, Figure 7. Dispersal-controlled model, Figure 8. Niche and Dispersal-controlled model.

Overall, in all three cases the comparison of a simulated SIMPER profile with the three permutation-based null SIMPER profile distributions allows consistently rejecting the null hypothesis of species distribution (either niche- or dispersal-assembly) which was not actually involved in the construction of the simulated species occurrence dataset (Table 2). Remarkably, in all three cases the niche- and dispersal-constrained permutation procedure (third permutation procedure) returns a null SIMPER profile distribution including the simulated SIMPER profile, even if one of the two constraints was not actually involved in the making of the species occurrence dataset. Nevertheless, in those end-member cases where only one of the two community assembly process was actually involved, the null SIMPER profile distribution related to such process also falls very close to the simulated SIMPER profile (Figs. 5, 6), whereas it is not the case when both processes are simultaneously involved in the making of the species occurrence dataset (Fig. 7). It thus appears that in all three simulated cases, the combined comparison of the three null SIMPER profile distributions with the simulated SIMPER profile allows the accurate and consistent identification of the underlying community assembly process. On that ground, it is possible to confidently apply the PER-SIMPER method to any real species occurrence dataset in order to identify the main, first-order driver (either niche- and/or dispersal-assembly processes) controlling the empirical species distribution, based on the following decision rule:

- The first (niche constraint) and third (niche & dispersal constraints) permutation-based null SIMPER profile distributions include the empirical SIMPER profile, with the first null profile distribution much closer to the empirical profile than the second null profile distribution (dispersal constraint) --> a niche-assembly process is the first-order driver controlling the empirical species distribution;

- The second (and third) permutation-based null SIMPER profile distributions include the empirical SIMPER profile, with the second null profile distribution much closer to the empirical profile than the first null profile distribution --> a dispersal-assembly process is the first-order driver controlling the empirical species distribution;

- Only the third permutation-based null SIMPER profile distribution includes the empirical SIMPER profile, and the first and second null profile distributions are not strongly different one each other --> both niche- and dispersal-assembly processes control the empirical species distribution.

PER-SIMPER analysis of real datasets

Based on these simulation results, we achieved PER-SIMPER analyses for two highly sampled North-American Cenozoic terrestrial Mammal time intervals: the middle Miocene Barstovian NALMA (16.0-13.6 Myr ago) and the Pliocene-early Pleistocene Blancan NALMA (4.8-1.9 Myr). For each time interval, the analysed dataset – based on Janis et al.'s (1998, 2008) compilation work – records species occurrences within paleo-communities (i.e., local fossil assemblages), each of them being attributed to one of the seven identified biogeographic regions (Table 1; Fig. 1). For both Barstovian and Blancan datasets, overall and

pairwise ANOSIM tests evidence highly significant compositional differences between the biogeographic regions (Supplementary Table 1 : Annexe 3).

	Biochron duration (myr)	*Central Plain (CP)*	*Northern Plain (NP)*	*Northern Basin (NGB)*	*Southern Basin (SGB)*	*Pacific Northwest (PN)*	*California and central coast (CC)*	*Gulf coast (GC)*
Barstovian	3.4	31	10	17	12	11	9	11
Pliocene	3.05	33	0	15	62	6	21	22
E. Blancan	2.3	16	0	10	33	4	16	3
L. Blancan	0.6	20	0	6	31	2	9	15

Table 1. Number of localities in each biogeographic regions from Figure 1, during the Barstovian and the Blancan.

	permutation 3 model	permutation 1 model	Chessbord permutation
Niche-controlled simulation	93	0	54
Dispersal-controlled simulation	0	26	76
Niche- and Dispersal-controlled simulation	0	0	100

Table 2. Estimates of the percentage of correction identification of the first-order process in each cellular automaton-like simulation.

Because the PER-SIMPER method contrasts niche- and dispersal-assembly processes as potential drivers of community assembly, the pairwise PER-SIMPER analyses were restricted to the comparison of neighbouring regions (where both niche- and dispersal-constraints can directly affect community compositions), leading to 11 and 7 pairwise comparisons for the Barstovian and Blancan NALMAs, respectively (Table 1). Overall, all pairwise comparisons among neighbouring regions for the Barstovian dataset point toward niche-assembly processes as the first-order driver of local community composition (Fig. 8A). Conversely, five over seven pairwise comparisons for the Blancan dataset point toward dispersal-assembly processes as the first-order driver of local community composition, a single one (NB vs. CP) suggesting a first-order niche-assembly constraint, and a last one (CC vs. NB) providing mixed evidences for niche- as well as dispersal-assembly processes (Fig. 8B).

(iv) Discussion

Limits and conditions of use of the PER-SIMPER method

Distance-based techniques such as the SIMPER method can lead to misleading results when trying to identify particular taxa as responsible for the observed differences due to inappropriate scaling decisions (Warton et al. 2012). Nevertheless, the PER-SIMPER procedure is actually immune to such issue, as it focuses on the overall shape of the SIMPER profile without investigating the results of SIMPER analysis at the taxon level – i.e., the PER-SIMPER analysis provides a "big-picture" information and does not aim at identifying the taxa that bring the niche and/or dispersal-constraint signal.

Due to the nature of the PER-SIMPER method, sample size and balance between the compared groups of taxonomic assemblages is the first obvious limitation of this occurrence matrix permutation-based procedure. Most critically, datasets involving a low ratio between the number of sampled localities and taxa (i.e., including few but well diversified localities per group) will tend to overemphasize niche over dispersal constraints in the overall structure of occurrence, because in that case, row sums (i.e., locality richness) will be much larger and relatively less variable than column sums (i.e., taxon ubiquity). Nevertheless, we note that the PER-SIMPER comparison between, e.g., the Central Plains and the Southern Great Basin (CP and SB, including 7 and 9 localities, respectively) during the Paleocene Torrejonian NALMA (Supplementary Figure 2), still points toward dispersal-assembly processes as the first-order driver of community assembly, suggesting that sample size as low as 5-10 localities per group are sufficient to detect a dispersal-assembly process.

The real-case analyses achieved in this work to illustrate the way the PER-SIMPER method works rely on a large spatial scale dataset (the Cenozoic North American terrestrial mammals; Janis et al., 1998, 2008) by comparing local taxonomic compositions among biogeographic regions. Nevertheless, the PER-SIMPER method is not restricted a priori to such large spatial scale analyses, and may be used at various geographical scale resolutions, depending on the study area, available data and questions of interest. Indeed, smaller (or even larger, inter-continental or oceanic) spatial scale datasets can be investigated in the very same way. For instance, during the Blancan NALMA, the geographical location of the 62 localities available for the Southern Great Basin (Fig. 1) points toward four distinct geographical clusters (Northern Mexico, Southern Mexico, New-Mexico, and Arizona). An ANOSIM of this four clusters indicates that two couples show significantly distinct taxonomic compositions: N. Mexico vs. S. Mexico, and S. Mexico vs. Arizona, the former involving neighbouring areas (Supplementary Table 3). The PER-SIMPER analysis of N. Mexico vs. S. Mexico identifies dispersal assembly processes as the first-order driver of taxonomic composition differences between these two areas (Supplementary Figure 3). On the one hand, for a given taxonomic occurrence dataset, there are obviously no reasons that the first-order driver identified at one given spatial scale will be the same at another, smaller or larger spatial scale. On the other hand, even if

the relative importance of niche over dispersal constraints in community assembly is expected to increase with decreasing spatial scale, and vice versa, opposite situations may also be observed, e.g., depending on the spatial scale where environmental heterogeneity operates vs. dispersal capabilities of the studied taxa. From that point of view, the PER-SIMPER method thus appears as a single, simple and intuitive way to assess geographically nested structures of taxonomic occurrences (either incidence or abundance) and underlying multi-scale first-order drivers of community assembly.

The PER-SIMPER method and Neogene North American terrestrial mammals

Even if the investigated dataset of Cenozoic North American terrestrial mammals (Janis et al. 1998, 2008) includes more than 5-10 localities per biogeographic areas and time intervals, only two contrasted Neogene time intervals were retained here as case studies to illustrate the use and results of the PER-SIMPER method (Table 1; Fig. 8). These first results clearly illustrate a marked changing in the first-order driver of community assembly among North American biogeographic regions from the middle Miocene Barstovian NALMA to the Pliocene-early Pleistocene Blancan NALMA. Based on this, the nature, either extrinsic or intrinsic (Alroy et al. 2000, Barnosky 2001), and proximal causes of such driver(s) remain to be further explored.

Several studies already investigated the spatial and/or temporal dynamics of taxonomic composition by observing/modelling distribution patterns resulting from niche-based processes (e.g., Pulliam 2000, Illoldi-Rangel 2004, Martinez-Meyer 2004, Peterson 2001, 2006, Dormann et al. 2010), dispersal-based processes (e.g., Johnson & Gaines 1990, Hubbell 2001, Bowman et al. 2002, Matthysen 2005, Schloss et al. 2012), or a succession of the two perspectives in time or space (Ernest et al. 2008, Svenning et al. 2010). Usually, such studies point toward the effect of climate – i.e., mean temperature (Root 1988), seasonality (Graham & Mead 1987) and humidity (Eronen et Rook 2004) – and associated environmental settings – e.g., soil and/or flora types and heterogeneity, or quality and quantity of available biomass – to identify and discuss the first-order community assembly process controlling the observed pattern of distribution (Davis 2005). Such explanations root into a large literature relating climatic settings and changes (including extreme events) and their potential impacts on a vast range of biodiversity patterns such as taxonomic range (Simpson 1964, Graham et al. 1996 ,Moritz et al. 2008, Nogues-Bravo et al. 2008, Chen et al. 2011) and richness (Janis et al. 2004, Levinsky et al. 2007), taxonomic composition (Costeur et al. 2004, Maridet et al. 2007, Williams and Jackson 2007) and compositional heterogeneity (Davis 2005, Svenning et al. 2010), phylogenetic community structure (Buckley 2010, Fraser et al. 2015), evolutionary dynamics (Gingerich 1980, Figueirido et al. 2012), and ultimately community assembly dynamics (Thibault & Brown 2008, Schloss et al. 2012, Turchetto-Zolet 2016). In most cases, the relationship between a climate change and a change in the taxonomic composition of a community relies on simulation models predicting the range-shift dynamics of an observed (or simulated) community (Davis et al. 1998, Colwell et al. 2008, Chen et al. 2011). Such model predictions obviously depend on the competitors vs. mutualists-dispersers

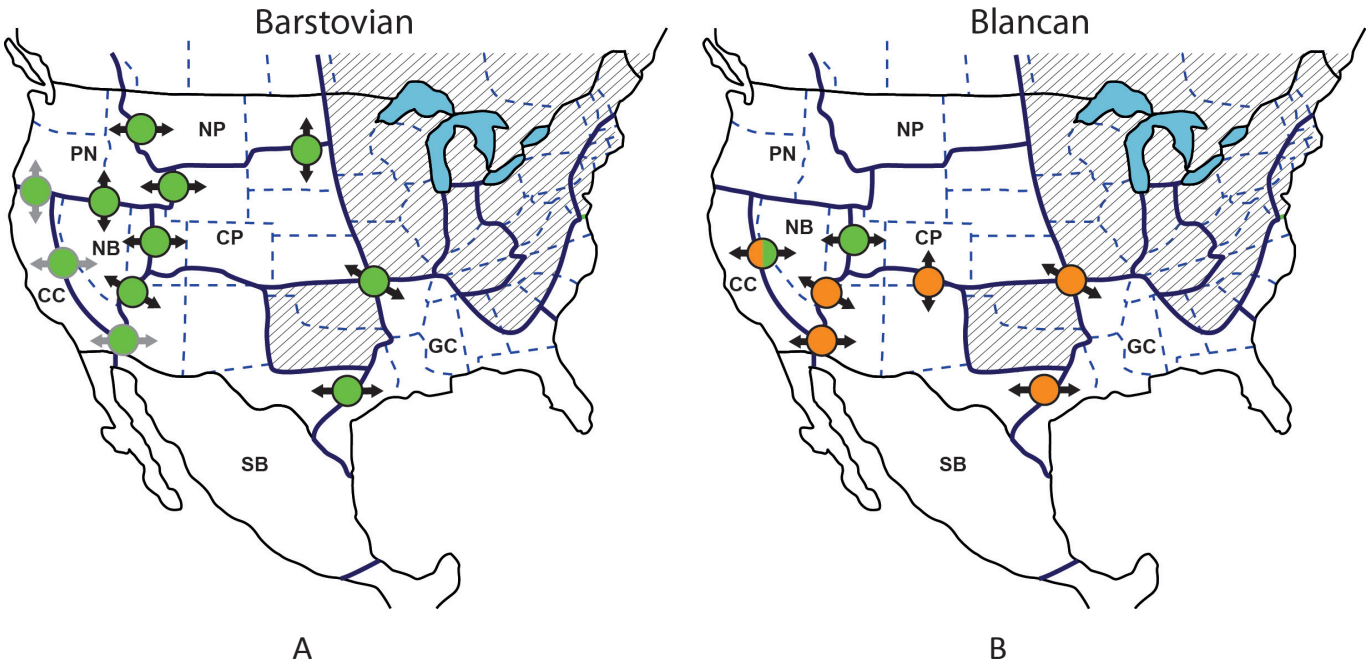


Figure 8. Illustration of the first-order processes controlling metacommunities composition during two contrasted Neogene time intervals: the Barstovian (A) and the Blancan (B). Green arrow : niche-based process, Orange arrow : dispersal-based process, Orange and Green arrow : dispersal and niche process. Biogeographic regions names are listed in Fig. 1 (modified from Janis et al. 1998)

Zachos 2008, Figueirido et al. 2012). This peak in diversity is related to very high primary productivity levels in the Great Plains vegetation and possibly other North American regions (Janis et al. 2004, Davis 2005), and is likely to result from elevated levels of atmospheric carbon dioxide (Janis et al. 2000, 2002, 2004) that led to the warmest average temperatures over the last 20 myr (the mid-Miocene Climatic Optimum; Zachos et al. 2001, 2008). Hence, Barstovian mammals evolved in frost-free savanna-like environments with mixed forests or semi-open grassy forests and woodlands at mid-latitude (Webb 1977, Axelrod 1985, Anderson 2006, Retallack 2007, Woodburne 2012).

From this Barstovian overall historical and climatic context, an explanation of the primacy of niche-assembly processes as revealed by the PER-SIMPER analysis can be put forward. During this time interval, “sub-tropical-like” conditions prevailed in most of the area covered by the analyzed dataset, involving numerous coexisting species with narrow fundamental and realized niche breadths and rather small niche overlap, favoring specialists (i.e., competitors) instead of mutualists and dispersers. Indeed, the Barstovian high productivity levels and warm climate conditions (3-5°c warmer than present-day temperatures on average) support three distinct classical hypotheses invoked repeatedly over the last decades to explain high levels of species richness within local assemblages :

- the competition hypothesis, where stronger competition levels among species lead to smaller niches in more diverse communities (Dobzhansky 1950, Williams, 1964);

- the climatic stability hypothesis, where species reach higher levels of ecological specialization through evolution in stable adaptive landscapes (Klopfer 1959, Klopfer and MacArthur, 1961);

- the productivity hypothesis, where greater and more varied production of ressources results in higher diversity (Connell and Orias 1964, Janis et al. 2000, 2002, 2004).

Combining these three distinct, while not contradictory hypotheses leads to the view of Barstovian paleocommunities as closed local assemblages at or near equilibrium state and with limited connections and dispersal (Hubbell 2001), an interpretation previously invoked as strong Barstovian endemism of mammalian faunas (Barnosky & Carrasco 2002).

About nine myr later, the second time interval analyzed in this work (the Pliocene-early Pleistocene Blancan NALMA; 4.8-1.9 Myr) shows a markedly different structure of community assembly among biogeographical regions. After the mid-Miocene Climatic Optimum, a major cooling and drying begun, leading to steeper latitudinal gradients of temperature and ultimately resulting in the onset of Plio-Pleistocene glaciation cycles (Graham 1999, Zachos 2008). This cooling and drying trend was accompanied by the formation of grassland biota (Axelrod 1985, Janis et al. 2002, Retallack, 2007) all over the great American plains (NP, CP, SP; Fig. 1) that replaced the warm-temperate mixed forests (Janis 1993, Pound et al. 2012). In the meantime, first during the Barstovian and then during the late Miocene, the Great Basin (SB and NB; Fig. 1) opened in south-western North America (Stewart 1971, Shellart et al. 2012).

In this overall geological and climatic context, the PER-SIMPER profiles observed for the Blancan assemblages can be explained. The Blancan mammal fauna has originated during the mid-Miocene Climatic Optimum, leading to a warm-adapted fauna constituted of many native American species as well as asian and south american immigrants (Wallace 1876, Janis 1993 Woodburne 2012, Figueirido et al. 2012). As a consequence, the PER-SIMPER analysis of this originally warm-adapted fauna living in a colder and dryer Pliocene North America reveals two contrasted results (Fig. 8B):

- the taxonomic composition of the five latitudinally-oriented couples of biogeographical regions is mainly constrained by the dispersal potential of taxa;

- the taxonomic composition of the two longitudinally-oriented couples of regions (i.e., East-West connections between CC and NB, and between NB and CP) is structured either only by niche-assembly processes or by a mix of niche- and dispersal-assembly processes.

First, the primacy of dispersal-assembly processes constraining the taxonomic composition of Blancan mammal assemblages for all latitudinally-oriented couples of biogeographical regions can be explained by the middle Miocene-onward drying and cooling trend changing the North American climate and vegetation, and ultimately lowering the productivity levels, in addition to the arrival in North America of immigrant taxa from South America (e.g., edentates, caviomorph rodents; Stehli and Webb 2013) as well as the Old World (e.g., cervids, ursids, cheetah-like hyaenas; Janis 1993). In the aftermath of the Barstovian “sub-tropical-like” environments, the lowered primary productivity combined with the global cooling favored mutualists and dispersers over specialists and competitors (Janis et al. 2000, Brooker et al. 2007, Schloss et al. 2012), the firsts of which being the immigrant species as dispersers able to extend

their preexisting realized niche toward unexplored zone of their large potential niche (Walther et al. 2002). Hence, the dispersal capability and ecological plasticity over large geographical ranges should have been a key characteristic of many late-Miocene to Pliocene mammals originated during a warm period but living during a dryer and colder time.

On the other hand, the first-order role of niche-assembly processes for the two longitudinally-oriented couples of biogeographical regions can be explained by both climatic and tectonic contexts. The onset of the Basin and Range system in the Northern Part of the Great Basin (NB; Fig. 8B) reduced E-W dispersal possibilities and increased environmental heterogeneity (Davis 2005), favoring the niche-assembly process at least relatively to dispersal, but also by creating new niches within each biogeographical region. In addition, the global cooling trend strongly modified the latitudinal climatic and vegetation patterns when the longitudinal structuring remained relatively more homogeneous, favoring ecological interactions, specialization and competition, and thus niche-assembly processes in the taxonomic composition of assemblages.

(v) Conclusion

Understanding how taxonomic assemblages emerge from ecosystem functioning and evolution is an old and ongoing debate, revitalized by the urgency of global climate change and its potential consequences on species diversity, range shift and extinction. The two major theory invoked so far – the niche- and dispersal-assembly hypotheses – were formerly viewed as intrinsically opposed mechanisms, based either on species-environment interactions driving the niche-assembly process, or on random dispersal, origination and extinction of taxa driving the dispersal-assembly process. Nowadays these two opposite explanations are better viewed as complementary, possibly operating conjointly or separately at different taxonomical resolution levels as well as geographical and time scales.

In order to untangle and identify the first-order community assembly process underlying a given taxonomic occurrence structure within and between two or more geographical groups of taxonomic assemblages (e.g., communities within metacommunities or biogeographical regions), we develop here a three-step permutation-based algorithm building on Clarke's (1993) SIMPER analysis. Using cellular automaton-like simulation models mechanistically parallelizing the three permutation procedures, we show that the new PER-SIMPER method accurately and consistently recovers the community assembly process (either niche- and/or dispersal-assembly) any given empirical dataset of taxonomical incidence.

We further illustrate the use of the PER-SIMPER method by analyzing the taxonomical incidence structures in North American mammal assemblages from two climatically and environmentally contrasted Neogene time intervals: the Barstovian NALMA (warm and "sub-tropical-like" middle Miocene) and the Blancan NALMA (cooler and dryer Pliocene-early Pleistocene). In both cases, we show that the community assembly processes inferred from the pairwise PER-SIMPER analyses of neighboring biogeographical

regions are fully compatible with the well-known evolutionary and biogeographical history of north-american Neogene mammals and provide further explanatory elements for the understanding of mammal occurrence structuring at the continental level.

The source code (written in R) of the PER-SIMPER algorithm, working for any empirical occurrence (either incidence or abundance) dataset, is available as an electronic supplementary material to this paper at http…. (Annexe 3)

Références

Adler, Peter B., Janneke HilleRisLambers, et Jonathan M. Levine. 2007. « A niche for neutrality ». *Ecology letters* 10 (2): 95104.

Alroy, John, Paul L. Koch, et James C. Zachos. 2000. « Global climate change and North American mammalian evolution ». In *Deep time - paleobiology's perspective*, Suppl. to vol. 26 (4):10347. Paleobiology. Erwin, D.H., Wing, S.L.

Anderson, Marti J. 2001. « A new method for non-parametric multivariate analysis of variance ». *Austral ecology* 26 (1): 3246.

Anderson, Roger C. 2006. « Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers 1 ». *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133 (4): 62647.

Axelrod, Daniel I. 1985. « Rise of the grassland biome, central North America ». *The Botanical Review* 51 (2): 163201.

Barnosky, Anthony D. 2001. « Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains ». *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (1): 17285.

Barnosky, Anthony D., et Marc A. Carrasco. 2002. « Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA ». *Evolutionary Ecology Research* 4 (6): 81141.

Barnosky, Anthony D., Nicholas Matzke, Susumu Tomiya, Guinevere O. U. Wogan, Brian Swartz, Tiago B. Quental, Charles Marshall, et al. 2011. « Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? » *Nature* 471 (7336): 5157.

Bell, Graham. 2001. « Neutral Macroecology ». *Science* 293 (5539): 241318.

———. 2005. « The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology ». *Ecology* 86 (7): 175770.

Blackburn, Tim M., Phillip Cassey, et Kevin J. Gaston. 2006. « Variations on a theme: sources of heterogeneity in the form of the interspecific relationship between abundance and distribution ». *Journal of Animal Ecology* 75 (6): 142639.

Bloom, Stephen A. 1981. « Similarity indices in community studies: potential pitfalls ». *Mar. Ecol. Prog. Ser* 5 (2): 12528.

Bowman, Jeff, Jochen AG Jaeger, et Lenore Fahrig. 2002. « Dispersal distance of mammals is proportional to home range size ». *Ecology* 83 (7): 204955.

Brooker, Rob W., Justin MJ Travis, Ewen J. Clark, et Calvin Dytham. 2007. « Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change ». *Journal of theoretical biology* 245 (1): 5965.

Brown, James H. 1984. « On the relationship between abundance and distribution of species ». *The American Naturalist* 124 (2): 25579.

Buckley, Lauren B., T. Jonathan Davies, David D. Ackerly, Nathan JB Kraft, Susan P. Harrison, Brian L. Anacker, Howard V. Cornell, Ellen I. Damschen, John-Avid Grytnes, et Bradford A. Hawkins. 2010. « Phylogeny, niche conserva-

tism and the latitudinal diversity gradient in mammals ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277 (1691): 213138.

Caswell, Hal. 1976. « Community structure: a neutral model analysis ». *Ecological monographs* 46 (3): 32754.

Chase, Jonathan M. 2005. « Towards a really unified theory for metacommunities ». *Functional Ecology* 19 (1): 18286.

Chase, Jonathan M., et Mathew A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Interspecific interactions. University of Chicago Press.

Chase, Jonathan M., et Jonathan A. Myers. 2011. « Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales ». *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences* 366 (1576): 235163.

Chase, Jonathan M., Will G. Wilson, et Shane A. Richards. 2001. « Foraging trade-offs and resource patchiness: theory and experiments with a freshwater snail community ». *Ecology Letters* 4 (4): 30412.

Chave, J. 2004. « Neutral Theory and Community Ecology ». *Ecology Letters* 7 (3): 24153. doi:10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x.

Chen, I.-Ching, Jane K. Hill, Ralf Ohlemüller, David B. Roy, et Chris D. Thomas. 2011. « Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming ». *Science* 333 (6045): 102426.

Chesson, Peter. 2000. « General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments ». *Theoretical population biology* 58 (3): 21137.

Chust, Guillem, Xabier Irigoien, Jerome Chave, et Roger P. Harris. 2013. « Latitudinal phytoplankton distribution and the neutral theory of biodiversity ». *Global Ecology and Biogeography* 22 (5): 53143.

Clarke, K. R. 1993. « Non-Parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure ». *Australian Journal of Ecology* 18 (1): 11743.

Colwell, Robert K., Gunnar Brehm, Catherine L. Cardelús, Alex C. Gilman, et John T. Longino. 2008. « Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics ». *Science* 322 (5899): 25861.

Connell, Joseph H., et Eduardo Orias. 1964. « The ecological regulation of species diversity ». *The American Naturalist* 98 (903): 399414.

Connor, Edward F., et Daniel Simberloff. 1979. « The assembly of species communities: chance or competition? » *Ecology* 60 (6): 113240.

———. 1983. « Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence ». *Oikos*, 45565.

Costeur, Loïc, Serge Legendre, et Gilles Escarguel. 2004. « European large mammals palaeobiogeography and biodiversity during the Neogene. Palaeogeographic and climatic impacts ». *Revue de Paléobiologie* 9: 99109.

Davis, Andrew J., Linda S. Jenkinson, John H. Lawton, Bryan Shorrocks, et Simon Wood. 1998. « Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming ». *Nature* 391 (6669): 78386.

Davis, Edward Byrd. 2005. « Mammalian beta diversity in the Great Basin, western USA: palaeontological data suggest deep origin of modern macroecological structure ». *Global Ecology and Biogeography* 14 (5): 47990.

De Schepper, Stijn, Philip L. Gibbard, Ulrich Salzmann, et Jürgen Ehlers. 2014. « A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch ». *Earth-Science Reviews* 135: 83102.

Dice, Lee R. 1945. « Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species ». *Ecology* 26 (3): 297302.

Dobzhansky, Theodosius. 1950. « Evolution in the tropics ». *American Scientist* 38 (2): 20921.

Dormann, Carsten F., Bernd Gruber, Marten Winter, et Dirk Herrmann. 2010. « Evolution of climate niches in European mammals? » *Biology Letters* 6 (2): 22932.

Drake, James A. 1990a. « Communities as assembled structures: do rules govern pattern? » *Trends in Ecology & Evolution* 5 (5): 15964.

———. 1990b. « The mechanics of community assembly and succession ». *Journal of Theoretical Biology* 147 (2): 21333.

Elton, Charles S. 1927. « The nature and origin of soil-polygons in Spitsbergen ». *Quarterly Journal of the Geological Society* 83 (15): 16394.

Ernest, SK Morgan, James H. Brown, Katherine M. Thibault, Ethan P. White, et Jacob R. Goheen. 2008. « Zero sum, the niche, and metacommunities: long-term dynamics of community assembly ». *The American Naturalist* 172 (6): E25769.

Eronen, Jussi T., et Lorenzo Rook. 2004. « The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking ». *Journal of Human Evolution* 47 (5): 32341.

Figueirido, Borja, Christine M. Janis, Juan A. Pérez-Claros, Miquel De Renzi, et Paul Palmqvist. 2012. « Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (3): 72227.

Foster, Gavin L., Caroline H. Lear, et James WB Rae. 2012. « The evolution of pCO 2, ice volume and climate during the middle Miocene ». *Earth and Planetary Science Letters* 341: 24354.

Fraser, Danielle, Root Gorelick, et Natalia Rybczynski. 2015. « Macroevolution and climate change influence phylogenetic community assembly of North American hoofed mammals ». *Biological Journal of the Linnean Society* 114 (3): 48594.

Gaston, Kevin J., Tim M. Blackburn, Jeremy JD Greenwood, Richard D. Gregory, Rachel M. Quinn, et John H. Lawton. 2000. « Abundance–occupancy relationships ». *Journal of Applied Ecology* 37 (s1): 3959.

Gause, Georgii Frantsevitch. 1934. « Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence ». *Science* 79 (2036): 1617.

Gilman, Sarah E., Mark C. Urban, Joshua Tewksbury, George W. Gilchrist, et Robert D. Holt. 2010. « A framework for community interactions under climate change ». *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 32531.

Gingerich, Philip D. 1980. « Evolutionary patterns in early Cenozoic mammals ». *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 8 (1): 40724.

Goldner, A., N. Herold, et Matthew Huber. 2014. « The challenge of simulating the warmth of the mid-Miocene climatic optimum in CESM1 ». *Climate of the Past*.

Gotelli, Nicholas J. 2000. « Null model analysis of species co-occurrence patterns ». *Ecology* 81 (9): 2606–2621.

Graham, Alan. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation: north of Mexico*. Oxford University Press on Demand.

Graham, Russell W., Ernest L. Lundelius Jr, et al. 1996. « Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations ». *Science* 272 (5268): 1601-06.

Graham, Russell W., et James I. Mead. 1987. « Environmental fluctuations and evolution of mammalian faunas during the last deglaciation in North America ». *North America and adjacent oceans during the last deglaciation*, 371402.

Grinnell, Joseph. 1917. « The niche-relationships of the California Thrasher ». *The Auk* 34 (4): 42733.

Hardin, Garrett. 1960. « The competitive exclusion principle ». *science* 131 (3409): 129297.

Hérault, Bruno. 2007. « Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9 (2): 7178.

Hubbell, Stephen P. 1979. « Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest ». *Science* 203 (4387): 12991309.

———. 1997. « A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical

rain forests and coral reefs ». *Coral reefs* 16 (1): S921.

———. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)*. Vol. 32. Princeton University Press.

———. 2006. « Neutral theory and the evolution of ecological equivalence ». *Ecology* 87 (6): 138798.

Hutchinson, G. Evelyn. 1957. *A Treatise on Limnology*. John Wiley & Sons. Vol. II. New York.

Illoldi-Rangel, Patricia, Víctor Sánchez-Cordero, et A. Townsend Peterson. 2004. « Predicting distributions of Mexican mammals using ecological niche modeling ». *Journal of Mammalogy* 85 (4): 65862.

Janis, Christine M. 1993. « Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 (1): 467500.

———. 2000. « Patterns in the evolution of herbivory in large terrestrial mammals: the Paleogene of North America ». *Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record. Cambridge University Press, Cambridge*, 168222.

Janis, Christine M., John Damuth, et Jessica M. Theodor. 2002. « The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177 (1): 18398.

———. 2004. « The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome ». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207 (3): 37198.

Janis, Christine M., Kathleen M. Scott, et Louis L. Jacobs. 1998. *Evolution of Tertiary mammals of North America: Volume 1, terrestrial carnivores, ungulates, and ungulate like mammals*. Vol. 1. Cambridge University Press.

Janis, Christine Marie Janis, Gregg F. Gunnell, et Mark D. Uhen. 2008. *Small mammals, xenarthrans, and marine mammals*. Cambridge University Press.

Johnson, Michael L., et Michael S. Gaines. 1990. « Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals ». *Annual review of ecology and systematics* 21 (1): 44980.

Klopfer, Peter H. 1959. « Environmental determinants of faunal diversity ». *The American Naturalist* 93 (873): 33742.

Klopfer, Peter H., et Robert H. MacArthur. 1961. « On the causes of tropical species diversity: niche overlap ». *The American Naturalist* 95 (883): 22326.

Legendre, Pierre, René Galzin, et Mireille L. Harmelin-Vivien. 1997. « Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem ». *Ecology* 78 (2): 54762.

Legendre, Pierre, et Loïc Legendre. 2012. « Numerical Ecology ».

Leibold, Mathew A., et Mark A. McPeek. 2006. « Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology ». *Ecology* 87 (6): 13991410.

Leigh, Egbert G. 2007. « Neutral theory: a historical perspective ». *Journal of evolutionary biology* 20 (6): 207591.

Levinsky, Irina, Flemming Skov, Jens-Christian Svenning, et Carsten Rahbek. 2007. « Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals ». *Biodiversity and Conservation* 16 (13): 380316.

MacArthur, Robert H. 1957. « On the relative abundance of bird species ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 43 (3): 29395.

———. 1958. « Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests ». *Ecology* 39 (4): 599619.

MacArthur, Robert H., et Edward O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

Maridet, Olivier, Gilles Escarguel, Loïc Costeur, Pierre Mein, Marguerite Hugueney, et Serge Legendre. 2007.

« Small mammal (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene ». *Global Ecology and Biogeography* 16 (4): 52944.

Martínez-Meyer, Enrique, A. Townsend Peterson, et William W. Hargrove. 2004. « Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity ». *Global Ecology and Biogeography* 13 (4): 30514.

Matthews, Thomas J., et Robert J. Whittaker. 2014. « Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives ». *Ecology and evolution* 4 (11): 226377.

Matthysen, Erik. 2005. « Density-dependent dispersal in birds and mammals ». *Ecography* 28 (3): 40316.

Maurer, Brian A., et Brian J. McGill. 2004. « Neutral and non-neutral macroecology ». *Basic and Applied Ecology* 5 (5): 41322.

Moritz, Craig, James L. Patton, Chris J. Conroy, Juan L. Parra, Gary C. White, et Steven R. Beissinger. 2008. « Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA ». *Science* 322 (5899): 26164.

Nogués-Bravo, D., M. B. Araújo, T. Romdal, et C. Rahbek. 2008. « Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients ». *Nature* 453 (7192): 21619.

Odum, Eugene P. 1950. « Bird populations of the Highlands (North Carolina) Plateau in relation to plant succession and avian invasion ». *Ecology* 31 (4): 587605.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, et H. Wagner. 2015. *Vegan: community ecology package. R package vegan, vers. 2.2-1*.

Peterson, A. Townsend. 2001. « Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling ». *The Condor* 103 (3): 599605.

———. 2006. « Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models ».

Pianka, Eric R. 1966. « Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts ». *The American Naturalist* 100 (910): 3346.

———. 1974. « Niche overlap and diffuse competition ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71 (5): 214145.

———. 1981. « Competition and niche theory ». *Theoretical ecology principles and applications*, 16796.

Pocheville, Arnaud. 2015. « The ecological niche: history and recent controversies ». In *Handbook of evolutionary thinking in the sciences*, 54786. Springer.

Pound, Matthew J., Alan M. Haywood, Ulrich Salzmann, et James B. Riding. 2012. « Global vegetation dynamics and latitudinal temperature gradients during the Mid to Late Miocene (15.97–5.33 Ma) ». *Earth-Science Reviews* 112 (1): 122.

Pulliam, H. Ronald. 2000. « On the relationship between niche and distribution ». *Ecology letters* 3 (4): 34961.

Qian, Hong. 2009. « Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks ». *Journal of Systematics and Evolution* 47 (5): 50914.

Retallack, Gregory J. 2007. « Cenozoic paleoclimate on land in North America ». *The Journal of Geology* 115 (3): 27194.

Ritchie, Mark E. 2009. *Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities*. Monographs in population biology. Princeton University Press.

Rohde, Klaus. 2005. « Latitudinal, longitudinal and depth gradients ». *Marine Parasitology*, 34851.

Rominger, A. J., K. R. Goodman, J. Y. Lim, E. E. Armstrong, L. E. Becking, G. M. Bennett, M. S. Brewer, D. D. Cotoras, C. P. Ewing, et J. Harte. 2015. « Community assembly on isolated islands: macroecology meets evolution ». *Global Ecology and Biogeography*.

Root, Terry. 1988. « Energy constraints on avian distributions and abundances ». *Ecology* 69 (2): 33039.

Rosindell, James, Stephen P. Hubbell, et Rampal S. Etienne. 2011. « The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten ». *Trends in ecology & evolution* 26 (7): 34048.

Rosindell, James, Stephen P. Hubbell, Fangliang He, Luke J. Harmon, et Rampal S. Etienne. 2012. « The case for ecological neutral theory ». *Trends in ecology & evolution* 27 (4): 2038.

Schellart, W. P., D. R. Stegman, R. J. Farrington, J. Freeman, et L. Moresi. 2010. « Cenozoic tectonics of western North America controlled by evolving width of Farallon slab ». *Science* 329 (5989): 31619.

Schloss, Carrie A., Tristan A. Nuñez, et Joshua J. Lawler. 2012. « Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (22): 860611.

Simpson, George Gaylord. 1964. « Species density of North American recent mammals ». *Systematic Biology* 13 (14): 5773.

Sørensen, T. 1948. « A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons ». *Biologiske Skrifter Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5: 134.

Stehli, Francis G., et S. David Webb. 2013. *The great American biotic interchange*. Vol. 4. Springer Science & Business Media.

Stewart, John H. 1971. « Basin and Range structure: A system of horsts and grabens produced by deep-seated extension ». *Geological Society of America Bulletin* 82 (4): 101944.

Svenning, Jens-Christian, Matthew C. Fitzpatrick, Signe Normand, Catherine H. Graham, Peter B. Pearman, Louis R. Iverson, et Flemming Skov. 2010. « Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe ». *Ecography* 33 (6): 107080.

Tedford, R. H., M. F. Skinner, R. W. Fields, J. M. Rensberger, D. P. Whistler, Theodore Galusha, B. E. Taylor, J. R. Macdonald, et S. D. Webb. 1987. « Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America ». *Cenozoic mammals of North America: geochronology and biostratigraphy*, 153210.

Thibault, Katherine M., et James H. Brown. 2008. « Impact of an extreme climatic event on community assembly ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (9): 341015.

Thomas, Chris D., Alison Cameron, Rhys E. Green, Michel Bakkenes, Linda J. Beaumont, Yvonne C. Collingham, Barend FN Erasmus, Marinez Ferreira De Siqueira, Alan Grainger, et Lee Hannah. 2004. « Extinction risk from climate change ». *Nature* 427 (6970): 14548.

Tilman, David. 2004. « Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly ». *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America* 101 (30): 1085461.

Turchetto-Zolet, Andreia C., Fabiano Salgueiro, Caroline Turchetto, Fernanda Cruz, Nicole M. Veto, Michel JF Barros, Ana LA Segatto, Loreta B. Freitas, et Rogério Margis. 2016. « Phylogeography and ecological niche modelling in Eugenia uniflora (Myrtaceae) suggest distinct vegetational responses to climate change between the southern and the northern Atlantic Forest ». *Botanical Journal of the Linnean Society* 182 (3): 67088.

Urban, Mark C., Josh J. Tewksbury, et Kimberly S. Sheldon. 2012. « On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279 (1735): 207280.

Verberk, Wilco CEP, Gerard Van Der Velde, et Hans Esselink. 2010. « Explaining abundance–occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters ». *Journal of Animal Ecology* 79 (3): 589601.

Wallace, Alfred Russel. 1876. *The geographical distribution of animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. Vol. 1. London: Macmillan and Co.

Walther, Gian-Reto, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor JC Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, et Franz Bairlein. 2002. « Ecological responses to recent climate change ». *Nature* 416 (6879): 38995.

Warton, David I., Stephen T. Wright, et Yi Wang. 2012. « Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects ». *Methods in Ecology and Evolution* 3 (1): 89101.

Watson, Leslie, William T. Williams, et Godfrey N. Lance. 1966. « Angiosperm taxonomy: a comparative study of some novel numerical techniques ». *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 59 (380): 491501.

Webb, S. David. 1977. « A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 8 (1): 35580.

Wennekes, Paul L., James Rosindell, et Rampal S. Etienne. 2012. « The neutral-niche debate: a philosophical perspective ». *Acta biotheoretica* 60 (3): 25771.

Wiens, John J., David D. Ackerly, Andrew P. Allen, Brian L. Anacker, Lauren B. Buckley, Howard V. Cornell, Ellen I. Damschen, et al. 2010. « Niche Conservatism as an Emerging Principle in Ecology and Conservation Biology ». *Ecology Letters* 13 (10): 131024.

Williams, Carrington Bonsor. 1964. « Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative ecology. » *Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative ecology.*

Williams, John W., et Stephen T. Jackson. 2007. « Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (9): 47582.

Wolfram, Stephen. 1986. *Theory and applications of cellular automata*. Vol. 1. World scientific Singapore.

———. 2002. *A new kind of science*. Vol. 5. Wolfram media Champaign.

Woodburne, Michael O. 2012. *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*. Columbia University Press.

Zachos, James C., Gerald R. Dickens, et Richard E. Zeebe. 2008. « An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics ». *Nature* 451 (7176): 27983.

Zachos, James, Mark Pagani, Lisa Sloan, Ellen Thomas, et Katharina Billups. 2001. « Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present ». *Science* 292 (5517): 68693.

C. Application de la méthode PER-SIMPER sur les métacommunautés de mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord: analyse de la base de données

L'utilisation de l'outil PER-SIMPER au sein du manuscrit intégré dans ce Mémoire est limitée à deux intervalles de temps néogènes : le Barstovien (Miocène moyen ; 16-13,6 Ma) et le Blancien (Pliocène-Pleistocène inférieur ; 4,8-1,9 Ma). Dans cette partie, la distribution des mammifères au sein des régions biogéographiques (Fig. 7) sera analysée avec l'outil PER-SIMPER pour l'ensemble des autres intervalles de temps (NALMAs) non considérés dans le manuscrit. Comme pour ce dernier, seules les régions contiguës suffisamment échantillonnées (i.e., incluant au moins 5 localités ; Table Sup. X) et aux compositions significativement différentes (significativités établies par ANOSIM ; Table Sup. X) seront analysées. Sur la base des variations temporelles des dynamiques compositionnelles observées, les interprétations avancées dans la discussion du second manuscrit seront confrontées à ces nouveaux résultats. Ainsi, à l'image de ce que l'on observe durant le MMCO à l'Hemingfordien/Barstovien (Fig. 10), nous pourrons évaluer si d'autres périodes d'optimum climatique associées à des niveaux de productivité et de diversité taxinomique élevés correspondent également à des intervalles de temps où la distribution des espèces au sein des assemblages est principalement contrainte par des processus d'assemblage de niche.

(i) Paleocène

Au Puercien (~66-63,3 Ma.), seules les régions des grandes plaines (NP, CP) sont bien échantillonnées (15 localités par région ; Table 9). L'analyse PER-SIMPER ne permet pas de dégager une unique contrainte principale : la diversité des niches écologiques ainsi que le potentiel de dispersion des espèces contrôlent la composition des métacommunautés comparées (Fig. 68).

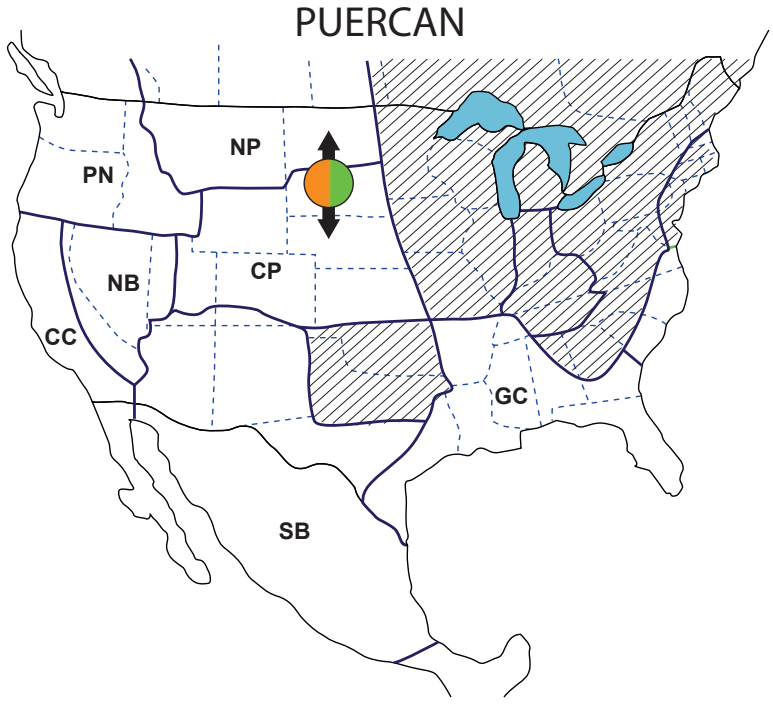


Figure 68. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Puercien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

Au Torrejonien (~63,3-60,2 Ma.), le Sud du grand bassin (SB) est suffisamment échantillonné pour être comparé aux grandes plaines. Entre ces deux régions, c'est la dispersion qui contraint la composition des assemblages. Au sein des grandes plaines, les assemblages continus d'être le résultat de la dispersion et de la diversité des niches disponibles (Fig. 69).

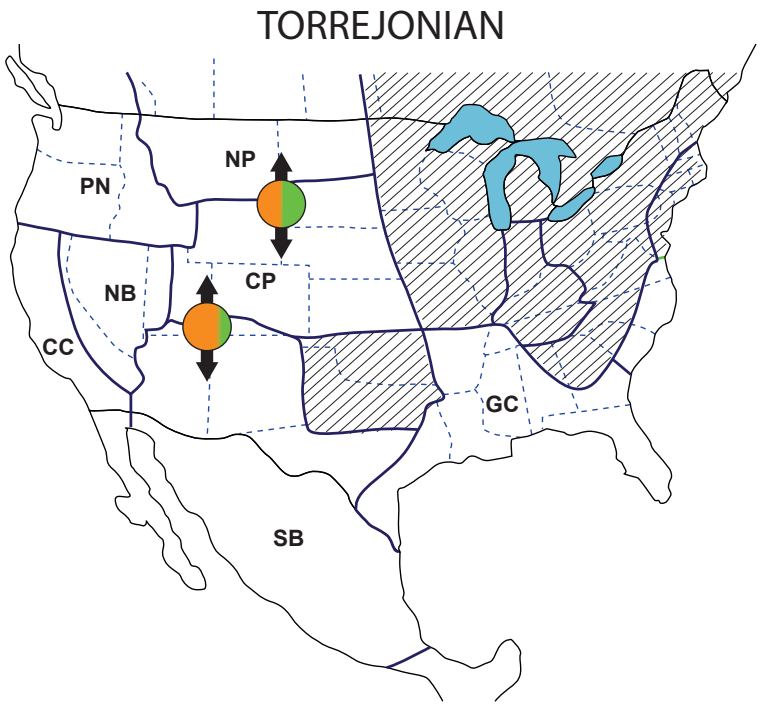


Figure 69. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Torrejonien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

Au Tiffanien (~60,2-56,8 Ma.), les trois régions précédentes (NP, CP, SB) sont suffisamment échantillonnées pour être analysées (Table 9) ; cependant seul le Nord et le Sud des grandes plaines sont significativement dissemblables et peuvent donc être comparés avec l'outil PER-SIMPER (Table Sup. X). Cette unique analyse démontre l'effet majoritaire de la dispersion des espèces dans la composition des assemblages comparés (Fig. 70).

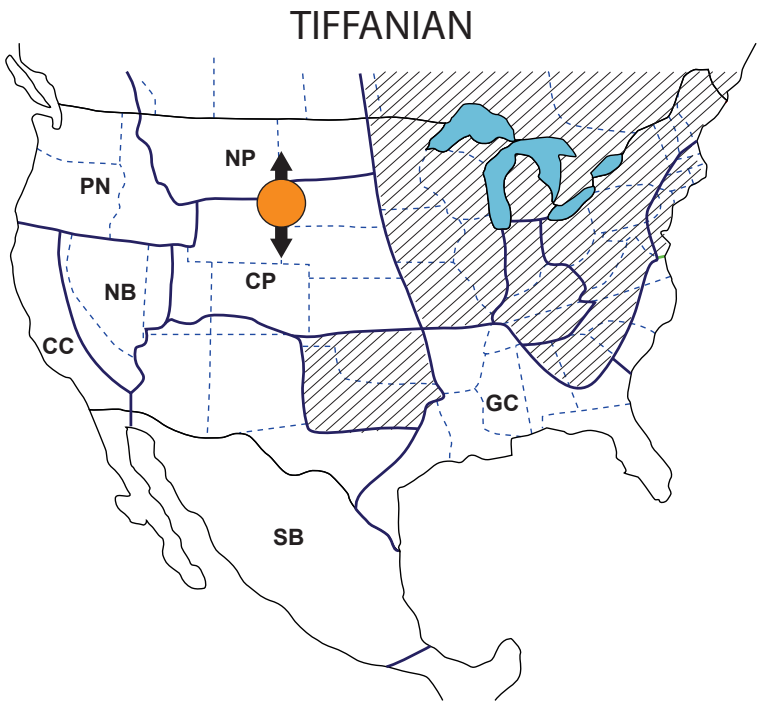


Figure 70. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Tiffanien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

(ii) Eocène

Au Uintien (~46,2-42 Ma.), trois régions aux compositions dissemblables sont suffisamment échantillonnées (NP, CP, SB) pour être analysées avec l'outil PER-SIMPER. Contrairement au Paléocène (Fig. 69), durant l'Eocène moyen la dynamique compositionnelle des métacommunautés entre le Sud du grand bassin (SB) et le centre des grandes plaines (CP) est principalement contrainte par la diversité des niches écologiques disponibles. Cependant entre SB et la côte californienne la dispersion et la diversité des niches influencent la composition des métacommunautés (Fig. 71).

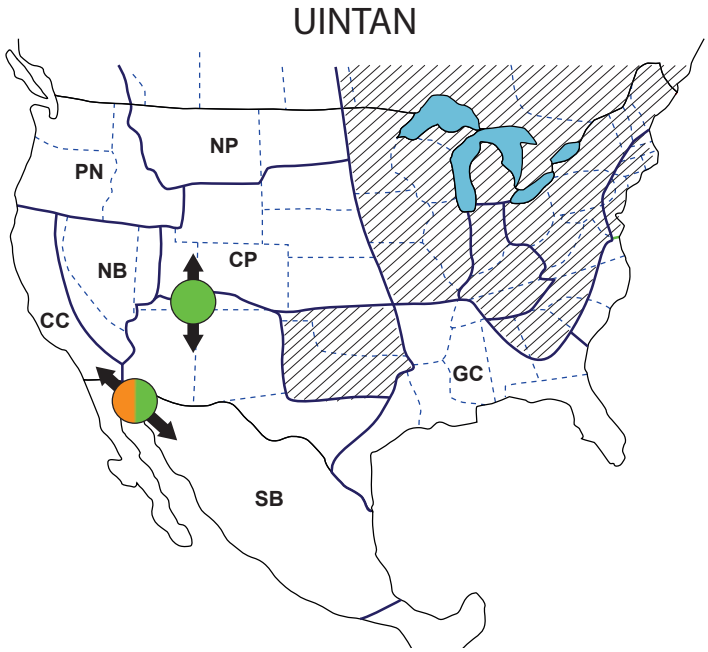


Figure 71. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Uintien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

Au Duchesnien (~42-38 Ma.), les assemblages des grandes plaines (NP, CP) ainsi que ceux du Sud du grand bassin et de la côte Californienne (CC, SB) sont les seuls remplissant les conditions requises pour être analysés par PER-SIMPER (Table 9). Au Sud comme au Nord du continent, c'est la diversité des niches écologiques qui contraint au premier ordre la composition des assemblages (Fig. 72).

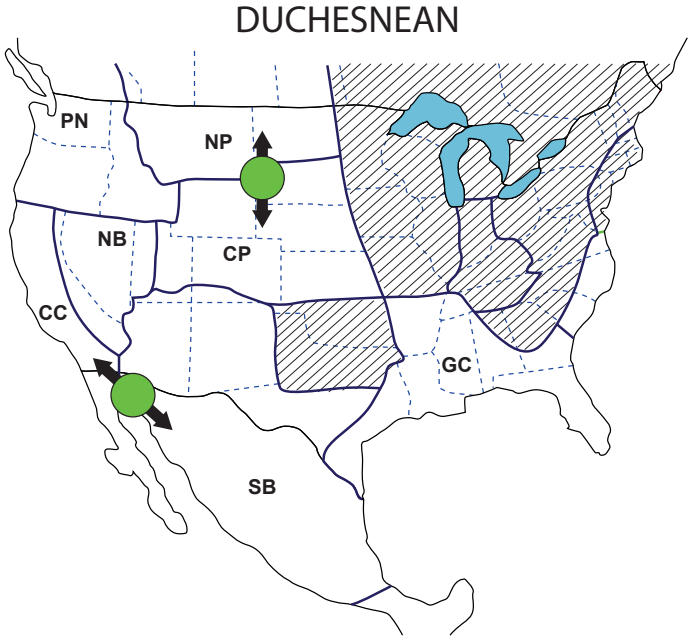


Figure 72. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Uintien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

Au Chadronien (~38-33,9 Ma.), ce sont les assemblages des grandes plaines (NP, CP) et du Sud du grand bassin qui peuvent être analysées avec PER-SIMPER. Au premier ordre, c'est la dispersion qui contraint la composition des assemblages entre le Nord et le centre des grandes plaines, tandis qu'entre le centre des grandes plaines et le sud du grand bassin, la diversité des niches et la dispersion ont une influence sur la composition des assemblages (Fig. 73).

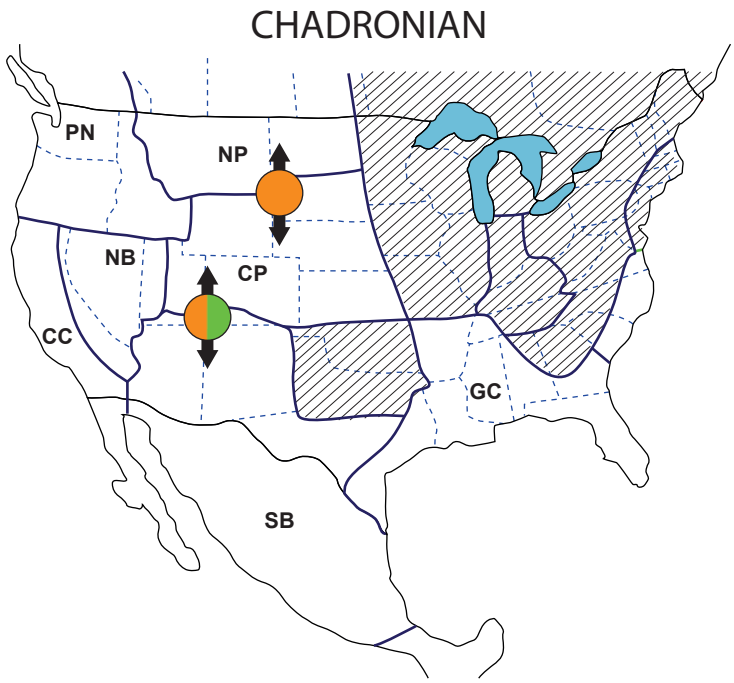


Figure 73. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Chadronien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

(iii) Oligocène

A l'Arikaréen inférieur (Ar1-Ar2 : ~30,6-23,03 Ma.), à la fin de l'Oligocène, 4 couples de régions remplissent les conditions nécessaires à l'utilisation de l'outil PER-SIMPER : les régions côtières et les grandes plaines (couples CC-PN, PN-NP, PN-CP, CP-GC et CP-GC). La dynamique compositionnelle de ces couples est principalement contrainte par la diversité des niches disponibles, à l'exception du couple plaine centrale (CP) – région Nord du Pacifique (PN) où la dispersion joue également un rôle dans la construction des assemblages (Fig. 74).

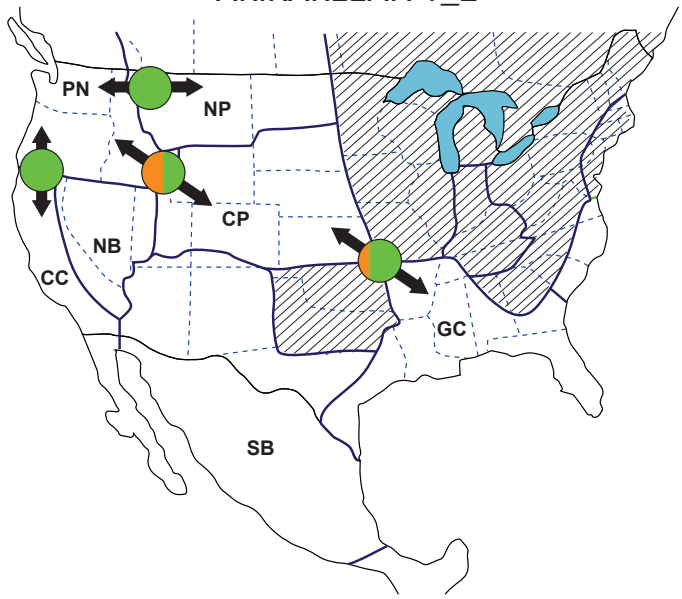


Figure 74. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains à l'Arikaréen. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

(iv) Miocène

A l'Arikaréen supérieur (Ar3-Ar4 : ~23,03-20,3 Ma.), au tout début du Miocène, trois régions biogéographiques peuvent être analysées grâce à l'outil PER-SIMPER : le golfe du Mexique, les grandes plaines et le Sud du grand bassin (couples NP-CP, CP-GC et SB-GC). Pour ces trois couples, la composition des assemblages analysés est contraint au premier ordre par la diversité des niches écologiques (Fig. 75).

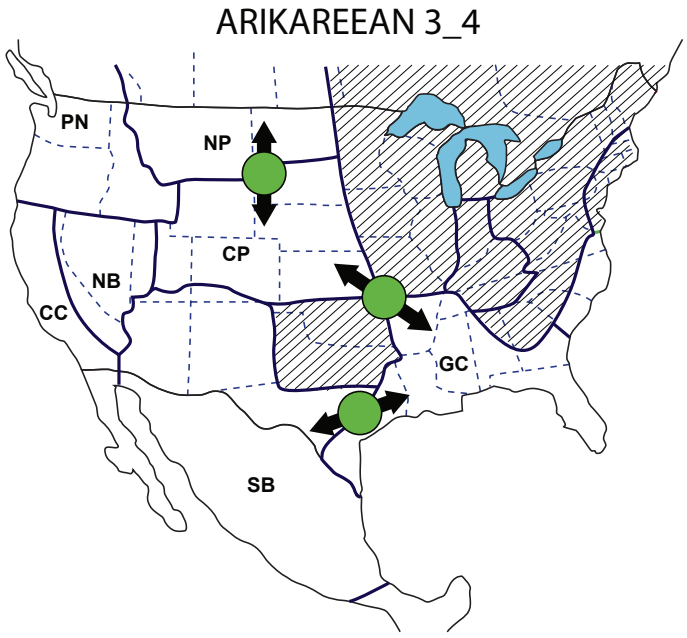


Figure 75. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains à l'Arikaréen. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

A l'Hemingfordien (~20,6-16,3 Ma.), trois régions biogéographiques peuvent également être analysées avec l'outil PER-SIMPER : les plaines centrales, le golfe du Mexique et le grand bassin (couples CP-GC, CP-NB et GC-SB). Comme pour l'Arikaréen, la dynamique compositionnelle de ces trois couples est influencée au premier ordre par la diversité des niches écologiques disponibles (Fig. 76).

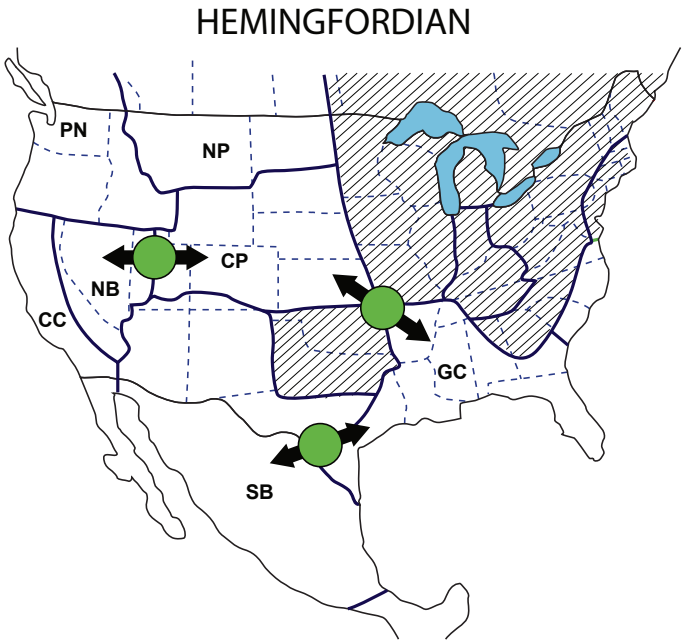


Figure 76. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains à l'Hemingfordien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

Au Clarendonien (~13,6-10,3 Ma.), trois régions biogéographiques peuvent être utilisées : la côte californienne et le Nord et le Sud du grand bassin (couples CC-NB, CC-SB et NB-SB). La dispersion des espèces va influencer la composition des assemblages du couple CC-NB autant que la diversité des niches écologiques disponibles ; en revanche, au sein du grand bassin (NB-SB) et entre le Sud du grand bassin et la Californie (SB-CC) la diversité des niches constitue la contrainte principale influençant la composition des assemblages (Fig. 77).

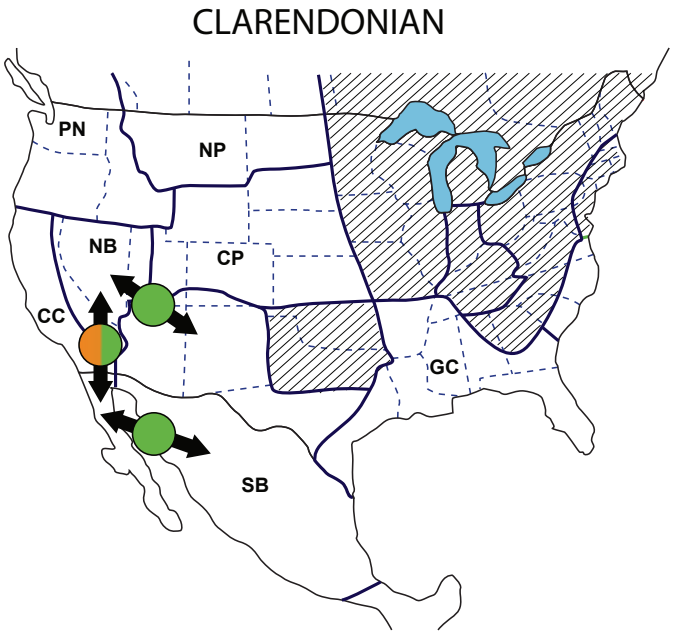


Figure 77. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains au Clarendonien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

A l'Hemphillien (~10,3-4,9 Ma.), le nombre de régions suffisamment échantillonnées, dissemblables et contigus augmente fortement : toutes les régions peuvent être comparées en dehors du Nord des grandes plaines, trop faiblement échantillonnée (NP : 4 localités). A l'Ouest du continent, la dynamique compositionnelle est d'abord contrôlée par la diversité des niches écologiques (CC-PN, NB-PN et NB-SB) ; plus au centre du continent, la dispersion influence également la composition des assemblages (CP-SB et CP-GC) (Fig. 78).

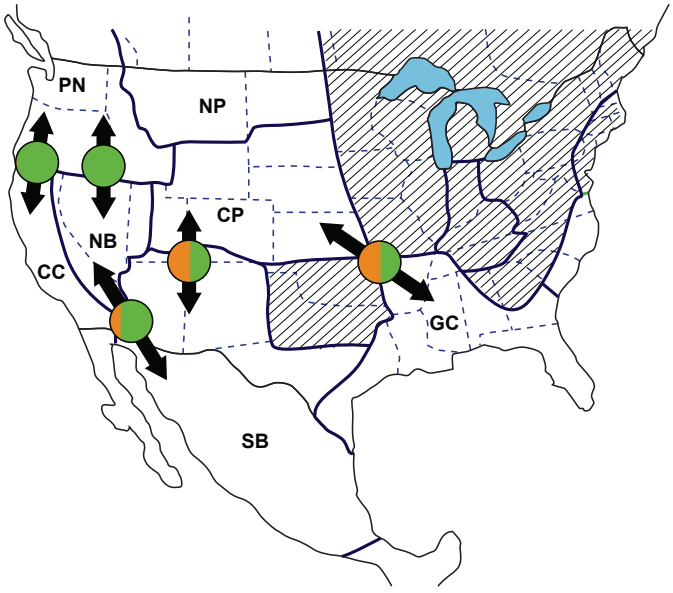


Figure 78. Illustration des processus contrôlant les dynamiques compositionnelles des métacommunautés de mammifères nord-américains à l'Hemphillien. Flèche orange --> processus de dispersion, Flèche verte --> processus de niche, Flèche orange & verte --> processus de niche et de dispersion

(v) Interprétation des résultats de PER-SIMPER pour l'ensemble des intervalles de temps cénozoïques analysés, à la lumière de la discussion sur le Barstovien et le Blancien (Chapitre 3.X)

A l'échelle de l'ensemble du continent nord-américain, sur la base des données disponibles et analysées, l'observation de la variation temporelle des dynamiques compositionnelles des assemblages de mammifères nord-américains au cours du Cénozoïque permet de distinguer quatre phases principales de changement de mécanisme d'assemblage dominant :

1.) Passage d'une contrainte principale de dispersion --> diversité des niches à l'Eocène moyen (Uintien) ;

2.) diversité des niches --> dispersion à l'Eocène terminal (Chadronien) ;

3.) dispersion --> diversité des niches à l'Oligocène supérieur (Arikaréen 1 & 2) ;

4.) diversité des niches --> dispersion au Pliocène (Blancien).

Si une interprétation de ces quatre phases successives ne peut pas être directement et simplement calquée sur celle établit dans le manuscrit, certains points communs se dégagent néanmoins. Ainsi, à la fin de l'Eocène (Chadronien), la seconde inversion de tendance (2) au sein d'une faune en déclin (Figueirido et al. 2012) adaptée aux fortes températures de l'Eocène inférieur et moyen est associée à un refroidissement et à une augmentation de l'aridité. A l'inverse, le retour de la diversité des niches (3) comme contrainte principale à la composition des assemblages au cours de l'Oligocène supérieur (Arikaréen 1 & 2) est associé au maximum de diversité de la faune évolutive Oligocène (Figueirido et al. 2012) ainsi qu'à un réchauffement du climat (Fig. 10). Enfin, l'évènement hyperthermique de la limite Paléocène/Eocène (PETM) et l'optimum climatique du début de l'Eocène (EECO) (1) sont associés à un changement de mécanisme d'assemblage dominant, de la dispersion (Paléocène) vers la diversité des niches (Eocène moyen). Ainsi, à l'échelle de l'ensemble du continent nord-américain, les mécanismes d'assemblage par la niche contraignent au premier ordre la distribution géographique des espèces en contexte climatique relativement homogène, chaud et humide (Eocène et Miocène inférieur-moyen), alors que les mécanismes d'assemblage par la dispersion dominent en contexte climatique plus contrasté, et donc relativement plus tempéré-froid et sec (Paléocène, Oligocène et Plio-Pléistocène).

- quand le climat est plus homogène, la niche potentielle de chaque espèce tend à occuper de plus grandes surfaces --> le niveau de compétition interspécifique moyen augmente au sein des assemblages (plus de recouvrement de niches), et donc le degré de partitionnement --> la disponibilité de niches est la contrainte dominante ;

- Inversement, quand le climat est plus hétérogène, la niche potentielle de chaque espèce tend à occuper de plus petites surfaces --> le niveau de compétition interspécifique moyen diminue au sein

des assemblages (moins de recouvrement de niches), et donc le degré de partitionnement --> la capacité de dispersion (et donc la largeur de la niche potentielle) est alors la contrainte dominante

Autrement dit, un climat plus homogène va favoriser les compétiteurs-spécialistes (contextes de fortes superpositions de niches) alors qu'un climat plus hétérogène va favoriser les disperseurs-généralistes (contextes de faibles superposition de niches)

Enfin ces similitudes ne doivent pas voiler les différences qui persistent entre les situations au Miocène et au Pliocène avec celles des autres périodes de Cénozoïques. Les compositions des méta-communautés du Paléocène sont contrôlées par la dispersion, pourtant c'est une période chaude, aux environnements nord-américains denses et à la biomasse élevée. La situation particulière des environnements, où de nombreuses niches sont laissés vacantes après la crise Crétacé/Paléogène, puis petit à petit occupées par la radiation des mammifères (Bromham et al. 1999 ; Birlenback 2016), peut expliquer cette prééminence de la dispersion sur la diversité des niches. Les communautés au Paléocène n'étaient pas encore assez riches et diversifiées pour se concurrencer fortement et provoquer un fort partitionnement de niche. A la fin du Miocène (Clarendonien et Hemphillien), les assemblages de mammifères sont contrôlés au premier ordre par la diversité des niches disponibles ; pourtant ces périodes ne correspondent pas à des optimums thermiques (contrairement à l'Hemingfordien et au Barstovien) mais s'inscrivent dans la tendance générale au refroidissement et à l'augmentation de l'aridité débuté après l'EECO.

	Biochron duration (myr)	*Central Plain (CP)*	*Northern Plain (NP)*	*Northern Basin (NGB)*	*Southern Basin (SGB)*	*Pacific Northwest (PN)*	*California and central coast (CC)*	*Gulf coast (GC)*
Puercan	1.1	15	15	0	4	0	0	0
Torrejonian	3	7	9	0	9	0	0	0
Tiffanian	4.9	27	27	2	6	0	0	0
Clarkforkian	1	15	0	0	2	0	0	0
Wasatchian	2.6	48	1	0	6	0	0	0
Bridgerian	3.8	25	3	1	2	0	0	0
Uintan	6.2	15	4	0	7	1	17	2
Duchesnean	3.2	7	10	1	7	0	8	2
Chadronian	3.2	20	27	1	7	1	1	1
Orellan	1.7	9	11	0	1	0	0	0
Whitneyan	2	10	5	0	1	0	0	0
Arikareean (Ar1-Ar2)	7	21	9	1	2	13	8	5
Arikareean (Ar3-Ar4)	4.2	15	12	2	6	2	3	7
Hemingfordian	2.8	23	5	9	8	2	12	11
Barstovian	3.4	31	10	17	12	11	9	11
Clarendonian	3.6	20	4	12	12	3	14	6
Hemphillian	4.2	23	4	19	27	17	11	15
Pliocene	3.05	33	0	15	62	6	21	22
E. Blancan	2.3	16	0	10	33	4	16	3
L. Blancan	0.6	20	0	6	31	2	9	15
E.Irvingtonian	0.15	1	0	1	3	0	1	5

Table 9. Nombre de localités par région biogéographique (Tedford et al. 1987) et par NALMA

Synthèse, Conclusions & Perspectives

I. Synthèse & Conclusion

A la croisée d'approches macroévolutives et macroécologiques, ce travail de thèse aura nécessité la construction préalable d'une base de données d'occurrences géoréférencées des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord (Fig. 27 et 29). Celle-ci est basée sur les synthèses publiées par Janis et al. (1998, 2008), regroupant les fossiles de mammifères nord-américains publiés depuis plus de deux siècles, de l'Amérique Centrale jusqu'au Nord de l'Alaska. L'informatisation d'une telle base de données géoréférencée permet en retour la recherche de motifs potentiels au sein de l'histoire des faunes et de la diversité des mammifères cénozoïques nord-américains. Par leur comparaison à ceux connus pour divers paramètres environnementaux (géographie, climat, flores…), ou bien à ceux établis via des modèles de simulation stochastique ou déterministe, il devient finalement possible de rechercher une interprétation causale aux motifs observés au sein de la dynamique évolutive des mammifères nord-américains.

La première métrique de la biodiversité étudiée dans ce travail de thèse est la richesse taxinomique (spécifique), une des métriques de diversité les plus robustes qui soit, et de fait la plus fréquemment analysée et discutée, dans la nature actuelle comme à l'échelle des temps géologiques (Rosenzweig 1995). Le calcul et l'observation de la variation temporelle du nombre de taxon à grande échelle est un axe majeur de la macroévolution depuis la fin du 20ème siècle (Sepkoski & Raup 1982). Dès le début, les auteurs de ce type d'études furent conscients des nombreux biais du registre fossile affectant l'estimation de la richesse taxinomique. Pourtant, ils continuèrent largement à utiliser les données brutes d'occurrences, faute d'outils analytiques permettant la prise en compte, et donc la correction de tels biais. Les travaux récents se réappropriant cette problématique et tentant de corriger ces biais d'échantillonnages du registre fossile, démontrent leur impact majeur sur la forme du signal de variation temporelle de la richesse taxinomique (Alroy et al. 2008). A l'évidence, l'histoire de la biodiversité telle que reconstruite à partir du registre fossile est très sensiblement modifiée lorsque les biais d'échantillonnages sont pris en compte et corrigés.

C'est dans cette perspective que s'inscrit la première partie analytique de ce travail de thèse (chapitre X). Nous y démontrons l'effet majeur d'un biais du registre fossile rarement évoqué dans la littérature : la discrétisation temporelle de la longévité des taxons (Raup 1972 ; Escarguel & Bucher 2004). En effet, si toute analyse des variations temporelles de biodiversité à l'échelle des temps géologiques passe nécessairement par la construction préalable d'une échelle biochronostratigraphique permettant la corrélation temporelle de gisements fossilifères éloignés les uns des autres et caractérisés par des lithologies différentes, cette étape incontournable va de fait produire une discrétisation de la durée d'existence des taxons enregistrés au sein du registre fossile – la longévité réelle d'un taxon est transformée en présence au sein d'unités temporelles discrètes appelées biozones. Ainsi, cette discrétisation de la longévité associée à chaque taxon va modifier la forme du signal original de variation temporelle de biodiversité en temps continu en générant de fausses coexistences. In fine, même en l'absence de biais d'échantillonnage, la discrétisation des longévités taxinomiques peut fortement altérer la forme du signal de richesse taxinomique (ou de

taux d'apparitions et d'extinctions), notamment si le ratio entre la durée moyenne des biozones et la longévité moyenne des taxons est élevé (Fig. Article 1.5).

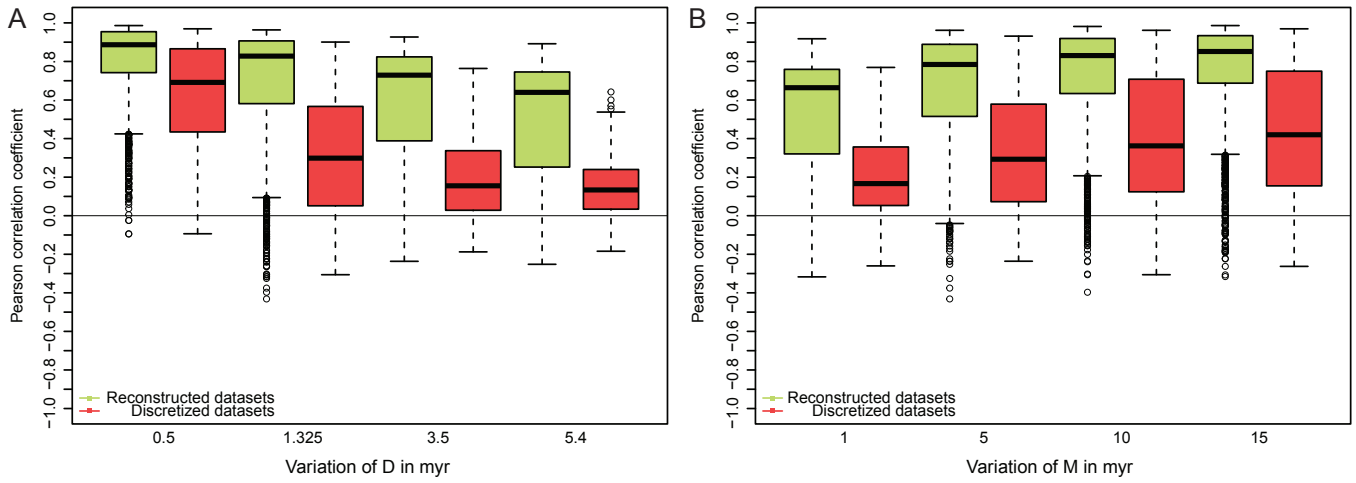


Fig. Article 1.5 : Graphique illustrant la distribution du coefficient de correlation de Pearson entre le signal original (en temps continu) et le signal discretisé en rouge, et entre le signal original et le signal reconstruit (en temps continu) en vert en fonction des paramètres D (durée moyenne des intervalles temporels) et M (longévité moyenne des espèces)

Dans cette perspective, afin de limiter l'impact de ce biais, deux types de compensation peuvent être naïvement envisagées : (1) la richesse taxinomique et/ou les taux d'apparition et d'extinction peuvent être calculés à partir de taxon à la longévité élevée ou de taxon d'un rang supérieur à l'espèce ; (2) le registre fossile analysé doit être associé à une échelle biochronostratigraphique de très haute résolution temporelle. Cependant ces compensations vont potentiellement : (1) engendrer une perte d'information importante (lorsque par exemple les familles sont décomptées à la place des genres ou des espèces) ; ou bien (1 & 2) obliger à restreindre l'analyse à une fraction réduite du registre fossile disponible, fraction possiblement distribuée temporellement, spatialement et systématiquement non-aléatoirement, d'où l'introduction de nouvelles sources de biais. Afin de corriger ce biais plus efficacement et sans perte d'information, nous avons développé un algorithme de reconstruction des âges d'apparition et de disparition des taxons en temps continu (Annexe 2). Par simulation, nous montrons qu'au regard des courbes originales, l'utilisation de cet algorithme améliore significativement la fidélité des courbes de variation de richesse taxinomique et de taux d'apparition et d'extinction ainsi reconstruites à partir du signal discrétisé, cela même lorsque les conditions d'obtention d'un signal discrétisé sont particulièrement défavorables. Cette première étude, centrée autour de la mise au point d'un algorithme de correction de biais dont l'efficacité a été testée par simulation de courbes de variation de la diversité, peut en retour être désormais mise à profit pour l'étude de n'importe quelle courbe de diversité produite à partir du registre fossile, et notamment de la base de données constituée avec les occurrences des mammifères cénozoïques nord-américains (Fig. 52).

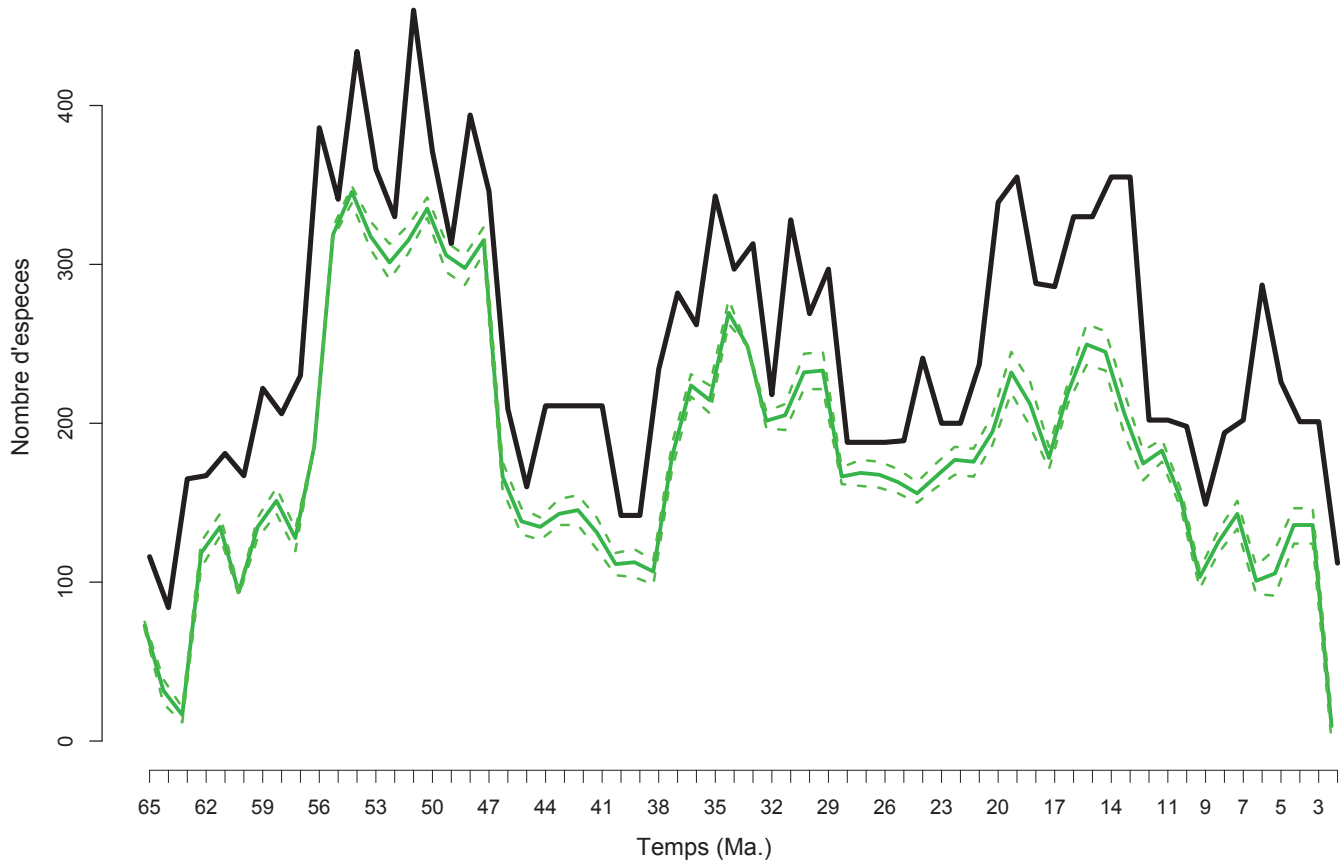


Figure 52. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au centre des grandes plaines (CP). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

Le premier axe de recherche développé au sein de cette thèse s'inscrit donc dans le champ des études macroévolutives. L'étude des variations temporelles de diversité et des biais du registre fossile associés à la production de courbes de richesse taxinomique et de taux d'apparitions et d'extinctions permet de connaître et comprendre l'histoire de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques (Raup & Sepkoski 1982 ; Alroy et al. 2008). Au-delà de l'intérêt qu'ont suscité ces courbes de variation de la biodiversité au sein de la communauté paléontologique, la caractérisation des cinq grandes crises de la biodiversité ainsi que la recherche des conditions biotiques ou abiotiques à l'origine de ces extinctions massives (et en filigrane à l'origine des extinctions « de fond » ; Jablonski 1986, 1989 ; Raup 1992; Barnosky 2001 ; Benton 2009) rentre aujourd'hui en résonance avec l'actualité scientifique, socio-économique et politique de notre monde. Les méthodes de production de l'énergie et des biens de consommations, la destruction des habitats ainsi que le rejet massif de déchets dans les sols, les océans et l'atmosphère conduit aujourd'hui la Terre vers une 6ème crise biotique majeure (Tilman et al. 1994 ; Tilman & Lehman 1997 ; Wake & Vredenburg 2008 ; Barnosky et al. 2011 ; Pievani 2014 ; Ceballos et al. 2015 ; McCallum 2015). Dans cette perspective et sur un plan strictement académique, il est donc urgent d'être à même de construire des courbes de variation de la biodiversité passée corrigées des biais du registre fossile, et donc les plus fidèles possibles aux fluctuation réelles de biodiversités. Car l'identification fiable des périodes d'extinctions au sein du registre fossile est une condition indispensable à la caractérisation des

mécanismes à l'origine de ces périodes de diminution intense de la biodiversité.

Le second axe de recherche développé dans ce Mémoire de thèse s'intéresse à la dynamique compositionnelle des communautés et métacommunautés. La base de données des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord est ici utilisée afin d'illustrer l'utilisation d'un nouvel outil analytique nommé « PER-SIMPER », outil développé dans le cadre de ce travail de thèse. L'analyse PER-SIMPER permet d'identifier le mécanisme d'assemblage (processus de niches ou de dispersion) jouant au premier ordre dans la dynamique de composition d'un ensemble de communautés.

Ces deux mécanismes d'assemblage (processus de niches ou de dispersion), initialement opposés sous la forme de deux théories distinctes, sont désormais conçus comme les deux extrêmes d'un gradient de processus à l'origine de la constitution des assemblages, et donc de la coexistence des espèces. A une extrémité du spectre, la perspective d'assemblage par le niche (« niche-assembly perspective ») conçoit les communautés comme des assemblages d'espèces clos et à l'équilibre. Cet équilibre est obtenu par partitionnement de niche (Hubbell 2001 ; Mouillot 2007). A l'autre extrémité du spectre, la perspective d'assemblage par la dispersion (« dispersal-assembly perspective ») conçoit les communautés comme des assemblages d'espèces ouverts et hors-équilibre, et donc en perpétuel changement (Hubbell 2001). Sous cette seconde hypothèse, la coexistence d'espèces est la conséquence de la dérive écologique, c'est-à-dire de la migration, de l'apparition et de la disparition aléatoire des taxons au sein des communautés.

La méthode PER-SIMPER est développée à partir de la méthode SIMPER (Clarke 1993) à laquelle est ajoutée une étape de permutation de la matrice localité/taxon. Selon les modalités de permutation de la matrice, la diversité des localités (comme proxy du nombre de niches disponibles au sein de chaque localité) et/ou l'ubiquité des taxons (comme proxy de leur capacité de dispersion) sera conservée. Ainsi, la comparaison du profil SIMPER empirique (décrivant la contribution relative des taxons analysés à la dissimilarité compositionnelle globale) aux distributions de profils obtenus à partir des différents modèles de permutation, permet de discriminer l'influence des contraintes de niches ou de dispersion des taxons sur la distribution des taxons au sein des localités. La fiabilité de cette approche est testée à l'aide d'automates cellulaires, permettant de simuler la construction d'assemblages taxinomiques contraints uniquement par la dispersion aléatoire des individus, par le nombre de niches écologiques disponibles, ou bien encore par les deux processus en même temps.

Dans le cadre du manuscrit présentant la méthode PER-SIMPER (en cours de finalisation pour une soumission au journal Ecography), la méthode PER-SIMPER est mise en œuvre pour deux intervalles de temps (NALMAs) particulièrement bien échantillonnés au sein de la base de données des mammifères cénozoïques nord-américains : le Barstovien (Miocène moyen ; 16-13,6 M.a.) et le Blancien (Pliocène-Pleistocène inférieur : 4,8-1,9 Ma). Dans un second temps, cette analyse est étendue à l'ensemble des autres NALMAs (Fig. 10) ; les résultats obtenus sont comparés à l'histoire évolutive et biogéographique des mammifères nord-américains (chapitre 1.III). Il ressort de l'ensemble de ces analyses discutées dans une perspective diachronique une forte variabilité spatiale et temporelle du mécanisme d'assemblage

principal contrôlant la constitution des communautés de mammifères. Ainsi, au Paléocène (NALMA Tiffanien ; 60,2-56,8 Ma), la contrainte de dispersion des taxons explique au premier ordre les distributions d'espèces observées, alors qu'à l'Eocène moyen (NALMA Duchesnien ; 42-38 Ma), la diversité des niches écologiques devient la contrainte principale des dynamiques compositionnelles. Il faudra attendre la fin de l'Eocène (Chadronien ; 38-33,9 Ma) pour que la dispersion redevienne la contrainte principale présidant à la constitution des assemblages d'espèces. A l'Oligocène supérieur, au Miocène et au Pliocène (dont les deux intervalles temporels analysés dans le manuscrit), la contrainte principale va une nouvelle fois changer, des niches écologiques (de l'Oligocène supérieur au Miocène moyen) vers la capacité de dispersion des espèces (Pliocène & Pleistocène), l'Optimum Climatique du Miocène moyen (MMCO ; ~17-15 Ma) étant le « point de bascule » entre ces deux systèmes.

Plusieurs types d'hypothèses plus ou moins mutuellement exclusives ou complémentaires peuvent être invoquées afin d'expliquer la nature des contraintes s'exerçant dans le temps et dans l'espace sur les dynamiques compositionnelles des assemblages d'espèces (Young et al. 2001 ; Janis 2002, 2004 ; Chase 2003, 2007 ; Tilman 2004 ; Davis 2005 ; Figueirido et al. 2012 ; Chust et al. 2013) :

(1) l'existence de barrière à la dispersion ;

(2) l'histoire évolutive des faunes comparés ;

(3) l'âge des communautés comparés ;

(4) la ressemblance ou la dissemblance des environnements au sein desquels s'inscrivent les différents
(5) assemblages comparés ;

(6) la quantité de biomasse disponible au sein des assemblages ;

Toutes ces hypothèses sont liées directement ou indirectement aux interactions entre les changements du climat et l'évolution des flores et faunes. En conséquence, la compréhension des facteurs contrôlant la coexistence des espèces devient également un axe de recherche majeur à la lumière des changements globaux et de l'érosion actuelle de la biodiversité (Mouillot 2007). De fait, les mesures et mécanismes développés à partir du concept de niche écologique, tels que la taille (« niche breadth »), le chevauchement (« niche overlap »), le conservatisme (« niche conservatism ») ou encore le partitionnement de niches écologiques (« niche partitioning »), sont des éléments permettant d'estimer les conséquences du réchauffement climatique et de la destruction des habitats sur les assemblages d'espèces (Pianka 1974, 1981 ; Swihart et al. 2002 ; Travis 2003 ; Marvier et al. 2004 ; Wiens et al. 2010 ; Broennimann et al. 2012). Par ailleurs, l'étude de la capacité de dispersion des taxons est elle aussi cruciale pour la compréhension des conséquences de la fragmentation, voire de la destruction des habitats, ainsi que des changements climatiques globaux, sur la survie des espèces et la composition des assemblages (Tilman et al. 1994 ; Davis & Shaw 2001 ; Walther et al. 2002 ; Dullinger et al. 2004 ; Thomas et al. 2004 ; Pearson & Dawson 2005). Dans cette perspective, la méthode PER-SIMPER appliquée à un registre fossile tel que celui des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord permet de rechercher la nature des facteurs

contrôlant la coexistence des taxons au sein des communautés dans différents contextes climatiques et environnementaux, avant, pendant et après une crise de la biodiversité.

II. Perspective

A l'issu de ce travail de thèse, deux types de perspectives de recherche s'ouvrent devant nous :

- Les perspectives basées sur l'utilisation de différentes métriques de la biodiversité à partir de la base de données géoréférencée des mammifères cénozoïques d'Amérique du Nord ;

- Les perspectives basées sur l'approfondissement des concepts avancés dans les deux axes de recherche présentés dans ce Mémoire.

Tout d'abord, les données manipulées dans les deux articles présentés dans ce Mémoire de thèse sont limitées à des présences d'espèces au sein de localités fossilifères, sans utilisation explicite des positions géo-référencées de ces localités (autre que pour déterminer leur appartenance à une région biogéographique donnée). En outre la seule métrique de la biodiversité analysée ici est la richesse taxinomique. Pourtant il existe d'autres facettes de la biodiversité (phylogénétique, morphologique et fonctionnelle, notamment) qui n'ont pas été analysées ici. En l'état, la base de données permet de calculer à différents niveaux de résolution spatiale (échelles locale vs. régionale vs. continentale) des indices de disparité morphologique (pour l'instant limité aux ongulés ; Jernvall et al. 1996) ou des indices simples de diversité phylogénétique comme la « taxonomic distinctness » (Vane-Wright et al. 1991 ; Warwick & Clarke 1995 ; Vellend et al. 2011 ; Tucker et al. 2016).

Ainsi, les variations de ces différentes facettes de la biodiversité pourront être comparés avec les variations temporelles et spatiales de la richesse taxinomique (Petchey & Gaston 2002 ; Neige 2003 ; Moyne & Neige 2007 ; Devictor et al. 2010 ; Mason et al. 2012 ; Pavoine et al. 2013). Par ailleurs, nous pourrons observer la réaction de ces différentes métriques aux événements géologiques et climatiques majeurs jalonnant l'histoire du cénozoïque du continent nord-américain (PETM, EECO, MECO, MMCO ; transition Greenhouse-Icehouse ; Orogénèse laramienne ; extension de la région « Basin & Range »). En effet, rien n'oblige à ce que ces différentes facettes de la biodiversité réagissent de la même façon à ces différents événements (Alroy 2000 ; Barnosky & Carrasco 2002 ; Barnosky et al. 2003 ; Thuiller et al. 2011 ; Prothero 2012).

D'un autre point de vue, les localités fossilifères étant toutes géoréférencées, il est donc possible d'estimer des extensions maximales – latitudinales et longitudinales – pour chaque taxon analysé. En retour, ces données permettront d'estimer la rareté géographique des différents taxons (Gaston 1994), ainsi que la variabilité géographique et l'évolution temporelle de cette rareté. En comparant ces données aux variations des différentes facettes de la biodiversité, à différentes échelles spatiales, nous pourrons

rechercher des relations entre rareté géographique des taxons, biodiversité des assemblages et âge ou durée avant extinction des (groupes de) taxons (Gillespie 2000).

Enfin une dernière facette de la biodiversité, la diversité fonctionnelle, n'a pas été pour l'instant intégrée à la base de données (Pavoine et al. 2009 ; Mason et al. 2012). De fait, cette base de données pourrait être enrichie avec des données de diversité fonctionnelle (p.ex., régime alimentaire, habitus-type ; Tilman et al. 1997) afin de comparer son évolution avec l'évolution de la diversité taxinomique, phylogénétique et morphologique, mais aussi avec la rareté des taxons. De cette façon, les relations entre les événements géologiques et climatiques majeurs du cénozoïque en Amérique du Nord et la diversité fonctionnelle pourraient aussi être explorées.

Le second type de perspectives de recherche se dégageant de ce Mémoire réside en un approfondissement de l'utilisation des outils développés au sein des deux axes de recherche développés pendant la thèse. Les simulations réalisées afin de construire des courbes de variation de la richesse taxinomique intègrent une hypothèse forte quant aux dynamiques évolutives enregistrées au sein du registre fossile : les probabilités d'apparitions et d'extinctions des taxons sont stochastiquement constantes au cours du temps. Les courbes de richesse taxinomique ainsi produites correspondent donc à des séries temporelles en équilibre dynamique résultant de marches aléatoires (« random walk » ; Raup 1992) qui n'intègrent pas de tendance à long terme à l'augmentation ou à la diminution de la diversité au cours du temps, ni d'événements catastrophiques de type extinction de masse. Pourtant de nombreux travaux illustrent l'existence de telles tendances et événements à l'échelle des temps géologiques (Sepkoski 1978 ; Ausich & Bottjer 1982 ; Raup & Sepkoski 1982 ; Flessa & Jablonski 1985 ; Alroy 2008). Dès lors, il serait intéressant d'intégrer l'existence d'une tendance à long terme à l'augmentation ou à la diminution de la richesse taxinomique et/ou d'événements à plus court terme (extinction de masse et/ou phase de diversification) au sein des jeux de données simulés afin d'observer leur influence sur l'effet de la discrétisation de la longévité des taxons. Cette approche permettrait d'explorer plusieurs questions :

- le processus de discrétisation de la longévité des taxons au sein de biozones successives peut-il faire disparaitre, et si oui jusqu'à quel point, une tendance à l'augmentation ou à la diminution de la richesse taxinomique en temps continu et/ou un (ou plusieurs) événement(s) de variation de la richesse à plus court terme ?

- Inversement, la présence d'une tendance et/ou d'un (ou plusieurs) événement(s) à plus court terme au sein du signal original de diversité peut-elle limiter, et si oui jusqu'à quel point, les effets de la discrétisation temporelle ?

- Enfin, l'influence des différents paramètres de contrôle du jeu de données sur la qualité du signal de diversité en temps discrétisé et en temps « reconstruit » change-t-elle lorsqu'une tendance à long terme et/ou un (ou plusieurs) événement(s) à plus court terme est/sont ajouté(s) à la

simulation ?

Dans cette perspective, des épisodes d'extinctions de masses suivies de périodes de radiations intenses devraient aussi être simulés afin d'évaluer l'effet de la discrétisation temporelle sur la perception de la dynamique évolutive au sein de ces périodes particulièrement critiques et étudiées. Nous pourrions ainsi déterminer quelles sont les intensités d'extinction et/ou de diversification nécessaires pour que de tels événements soient préservés et restitués au sein de séries temporelles de richesse taxinomique en temps discret.

Enfin, l'utilisation de la méthode PER-SIMPER pourrait être étendue à l'analyse des différentes guildes trophiques constitutives d'un clade donné – dans le cadre de cette thèse, les mammifères. En toute rigueur, la théorie des assemblages par les niches, comme celle des assemblages par la dispersion, impliquent toutes les deux la même échelle opérationnelle : celle de communautés et métacommunautés d'espèces appartenant à un même niveau trophique. De ce point de vue, l'analyse PER-SIMPER pourrait (et devrait) être également menée à l'échelle des différents niveaux trophiques représentés au sein des mammifères (consommateurs primaires, omnivores, prédateurs, insectivores…). De telles analyses permettront de ne pas mélanger des taxons ne partageant potentiellement pas les mêmes mécanismes de contrôle de leur distribution géographique ; il deviendra dès lors possible d'identifier des processus de coexistence différents au sein des mêmes assemblages locaux et régionaux, par exemple entre taxons herbivores et carnivores, ou entre taxons de petite et de grande taille.

D'un autre point de vue, on pourrait aussi étendre l'usage de la méthode PER-SIMPER à l'analyse d'autres facettes de la biodiversité, rejoignant ici des considérations déjà abordées plus haut. En l'état, la méthode PER-SIMPER se fonde sur la décomposition additive de la dissimilarité compositionnelle globale enregistrée au sein d'un tableau localités/taxons. De fait, ce sont les diversités β taxinomiques qui sont ici calculées, l'indice de Dice-Sorensen étant assimilable à un indice de diversité β (Koleff et al. 2003 : Table 1 ; Cardoso et al. 2009). Cependant, rien n'interdit a priori de caractériser chaque localité, non pas par sa diversité taxinomique, mais par une autre facette (phylogénétique, morphologique ou fonctionnelle) de la biodiversité. Au-delà de la diversité taxinomique, l'utilisation d'indices de diversité β phylogénétique (Graham & Fine 2008 ; Swenson et al. 2012 ; Chiu et al. 2014), morphologique ou fonctionnelle (Swenson 2011 ; Siefer et al. 2012 ; Swenson et al. 2012 ; Cardoso et al. 2014) permettrait ainsi d'évaluer l'impact des mécanismes d'assemblage par la niche ou par la dispersion dans la structuration géographique des dimensions taxinomiques, phylogénétiques, morphologiques et fonctionnelles de la biodiversité, ceci dans le cadre d'un formalisme homogène et cohérent. Si une telle approche semble conceptuellement raisonnable, un important travail théorique dépassant largement le cadre de cette thèse reste cependant nécessaire à ce niveau.

Finalement face à l'érosion de la biodiversité moderne, l'utilisation du registre fossile devient une nécessité pour comprendre l'origine des motifs observés en macroécologie et en macroévolution. En sus il permet d'observer l'effet des perturbations de différentes magnitudes (changements climatiques et

environnementaux de différentes échelles) sur la relation entre les variables écologiques observées en macroécologie. Ainsi si le registre fossile est un élément clef à la compréhension des mécanismes régissant la biodiversité (et donc à sa préservation), alors la correction des biais qui pourraient distordre l'histoire racontée par le registre fossile est une priorité. Ce Mémoire s'inscrit alors dans ces deux perspectives de recherche, l'utilisation et la correction du registre fossile afin de mieux comprendre, et aujourd'hui de mieux protéger, la biodiversité.

Références

Abrams, Peter. 1975. « Limiting similarity and the form of the competition coefficient ». Theoretical Population Biology 8 (3): 356–375.

———. 1983. « The theory of limiting similarity ». Annual review of ecology and systematics 14 (1): 359–376.

———. 1986. « Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition ». Theoretical population biology 29 (1): 107–160.

———. 1987a. « Alternative models of character displacement and niche shift. 2. Displacement when there is competition for a single resource ». The American Naturalist 130 (2): 271–282.

———. 1987b. « Alternative models of character displacement and niche shift. I. Adaptive shifts in resource use when there is competition for nutritionally nonsubstitutable resources ». Evolution, 651–661.

Adler, Peter B., Janneke HilleRisLambers, et Jonathan M. Levine. 2007. « A niche for neutrality ». Ecology letters 10 (2): 95–104.

Ager, Derek V. 1976. « The nature of the fossil record ». Proceedings of the Geologists' Association 87 (2): 131–159.

Ali, Jason R., et Jonathan C. Aitchison. 2008. « Gondwana to Asia: plate tectonics, paleogeography and the biological connectivity of the Indian sub-continent from the Middle Jurassic through latest Eocene (166–35 Ma) ». Earth-Science Reviews 88 (3): 145–166.

Allen, Craig R., A. S. Garmestani, T. D. Havlicek, Pablo A. Marquet, G. D. Peterson, C. Restrepo, C. A. Stow, et B. E. Weeks. 2006. « Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses ». Ecology Letters 9 (5): 630–643.

Allison, PETER A., et DEREK EG Briggs. 1991. « Taphonomy of nonmineralized tissues ». Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record: Plenum Press, New York, 25–70.

Allison, Peter A., et Derek EG Briggs. 1993. « Exceptional fossil record: Distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic ». Geology 21 (6): 527–530.

Alroy, John. 1996. « Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 127 (14): 285–311.

———. 1998. « Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals ». Science 280 (5364): 731–734.

———. 1999. « The Fossil Record of North American Mammals: Evidence for a Paleocene Evolutionary Radiation ». Systematic Biology 48 (1): 10718.

———. 2002. « How many named species are valid? » Proceedings of the National Academy of Sciences 99 (6): 3706–3711.

———. 2003. « Taxonomic inflation and body mass distributions in North American fossil mammals ». Journal of mammalogy 84 (2): 431–443.

———. 2004. « Are Sepkoski's evolutionary faunas dynamically coherent? » Evolutionary Ecology Research 6 (1): 1–32.

———. 2008. « Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record ». Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (Supplement 1): 11536–11542.

———. 2014. « Accurate and precise estimates of origination and extinction rates ». Paleobiology 40 (3): 374–397.

———. 2015. « The Shape of Terrestrial Abundance Distributions ». Science Advances 1 (8): e1500082.

Alroy, John, Martin Aberhan, David J. Bottjer, Michael Foote, Franz T. Fürsich, Peter J. Harries, Austin JW Hendy, et al. 2008. « Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates ». Science 321 (5885): 97–100.

Alroy, John, Paul L. Koch, et James C. Zachos. 2000. « Global climate change and North American mammalian evolution ».

Alroy, John, C. R. Marshall, R. K. Bambach, K. Bezusko, M. Foote, F. T. Fürsich, Thor A. Hansen, et al. 2001. « Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification ». Proceedings of the National Academy of Sciences 98 (11): 6261–6266.

Alroy, John, M. L. McKinney, et J. Drake. 1998. Equilibrial diversity dynamics in North American mammals. Columbia University Press, New York.

Alroy, John, et others. 2010. « Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates ». Quantitative methods in paleobiology. Paleontological Society Papers 16: 55–80.

Alvarez, L. W., W. Alvarez, F. Asaro, et H. V. Michel. 1979. « Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction: Experiment and theory ».

Alvarez, Walter, Frank Asaro, Helen V. Michel, et Luis W. Alvarez. 1982. « Iridium anomaly approximately synchronous with terminal Eocene extinctions ». Science 216 (4548): 886–888.

Antonovics, Janis. 1976. « The nature of limits to natural selection ». Annals of the Missouri Botanical Garden, 224–247.

Archibald, J. David, et Philip D. Gingerich. 1987. « FIRST NORTH AMERICAN LAND MAMMAL AGES OF THE CENO7. 0IC ERA ».

Armstrong, Richard L., E. B. Ekren, Edwin H. McKee, et Donald C. Noble. 1969. « Space-time relations of Cenozoic silicic volcanism in the Great Basin of the western United States ». American Journal of Science 267 (4): 478–490.

Ashton, Kyle G., Mark C. Tracy, et Alan de Queiroz. 2000. « Is Bergmann's rule valid for mammals? » The American Naturalist 156 (4): 390–415.

Atwater, Tanya. 1970. « Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of western North America ». Geological Society of America Bulletin 81 (12): 3513–3536.

Ausich, William I., et David J. Bottjer. 1982. « Tiering in Suspension-Feeding Communities on Soft Substrata throughout ». Science 216: 9.

Axelrod, Daniel I. 1979. « Age and origin of Sonoran Desert vegetation ». Occas. Pap. Calif. Acad. Sci, n° 132.

———. 1985. « Rise of the grassland biome, central North America ». The Botanical Review 51 (2): 163–201.

———. 1987. The late Oligocene Creede flora, Colorado. Vol. 130. Univ of California Press.

Badgley, Catherine, John C. Barry, Michele E. Morgan, Sherry V. Nelson, Anna K. Behrensmeyer, Thure E. Cerling, et David Pilbeam. 2008. « Ecological changes in Miocene mammalian record show impact of prolonged climatic forcing ». Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (34): 12145–12149.

Bambach, Richard K. 1999. « Energetics in the global marinefauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere ». Geobios 32 (2): 131–144.

Barnosky, Anthony D. 1994. « Defining climate's role in ecosystem evolution: clues from late Quaternary mammals ». Historical Biology 8 (14): 173–190.

———. 2001. « Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains ». Journal of Vertebrate Paleontology 21 (1): 172–185.

———. 2005. « Effects of Quaternary climatic change on speciation in mammals ». Journal of Mammalian Evolution 12 (1): 247–264.

Barnosky, Anthony D., et Marc A. Carrasco. 2002. « Effects of Oligo-Miocene global climate changes on mammalian species richness in the northwestern quarter of the USA ». Evolutionary Ecology Research 4 (6): 811–841.

Barnosky, Anthony D., Elizabeth A. Hadly, et Christopher J. Bell. 2003. « Mammalian response to global warming on varied temporal scales ». Journal of Mammalogy 84 (2): 354–368.

Barnosky, Anthony D., Elizabeth A. Hadly, Brian A. Maurer, et Michael I. Christie. 2001. « Temperate terrestrial vertebrate faunas in North and South America: interplay of ecology, evolution, and geography with biodiversity ». Conservation Biology 15 (3): 658–674.

Barnosky, Anthony D., et Alan B. Shabel. 2005. « Comparison of mammalian species richness and community structure in historic and mid-Pleistocene times in the Colorado Rocky Mountains ». Proceedings-California academy of sciences 56: 50.

Barnosky, Cathy W. 1984. « Late Miocene vegetational and climatic variations inferred from a pollen record in northwest Wyoming ». Science 223: 49–52.

Barrick, Jeffrey E., Dong Su Yu, Sung Ho Yoon, Haeyoung Jeong, Tae Kwang Oh, Dominique Schneider, Richard E. Lenski, et Jihyun F. Kim. 2009. « Genome evolution and adaptation in a long-term experiment with Escherichia coli ». Nature 461 (7268): 1243–1247.

Barry, T. L., S. P. Kelley, S. P. Reidel, V. E. Camp, S. Self, N. A. Jarboe, R. A. Duncan, et P. R. Renne. 2013. « Eruption chronology of the Columbia River Basalt Group ». Geological Society of America Special Papers 497: 45–66.

Barthel, K. Werner, Nicola Helga Margaret Swinburne, et Simon Conway Morris. 1990. Solnhofen. CUP Archive.

Baselga, Andrés. 2010. « Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not ». Ecology 91 (7): 1974–1981.

Bazely, D. R., et R. L. Jefferies. 1986. « Changes in the composition and standing crop of salt-marsh communities in response to the removal of a grazer ». The Journal of Ecology, 693–706.

Beard, Chris. 2002. « East of Eden at the Paleocene/Eocene boundary ». Science 295 (5562): 2028–2029.

Beard, K. Christopher, et Mary R. Dawson. 1999. « Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary; paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications ». Bulletin de la Société géologique de France 170 (5): 697–706.

———. 2009. « Early Wasatchian mammals of the Red Hot local fauna, uppermost Tuscahoma Formation, Lauderdale County, Mississippi ». Annals of Carnegie Museum 78 (3): 193–243.

Beaugrand, Grégory, Isabelle Rombouts, et Richard R. Kirby. 2013. « Towards an understanding of the pattern of biodiversity in the oceans ». Global Ecology and Biogeography 22 (4): 440–449.

Beck, George F. 1945. « Ancient forest trees of the sagebrush area in central Washington ». Journal of Forestry 43 (5): 334–338.

Beck, Myrl E. 1983. « On the mechanism of tectonic transport in zones of oblique subduction ». Tectonophysics 93 (12): 1–11.

Becker, Herman Frederick. 1966. « Additions to and revision of the Oligocene Ruby paper shale flora of southwestern Montana ».

Beever, Erik A., Chris Ray, Philip W. Mote, et Jennifer L. Wilkening. 2010. « Testing alternative models of climate-mediated extirpations ». Ecological applications 20 (1): 164–178.

Bell, Graham. 2000. « The distribution of abundance in neutral communities ». The American Naturalist 155 (5): 606–617.

———. 2001. « Neutral macroecology ». Science 293 (5539): 2413–2418.

———. 2005. « The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology ». Ecology 86 (7): 1757–1770.

Benton, Michael. 1993. Fossil record 2. Vol. 2. Springer.

———. 2009. Vertebrate palaeontology. John Wiley & Sons.

Benton, Michael J. 1986. « More than one event in the late Triassic mass extinction ». Nature 321 (6073): 857–861.

———. 1995. « Diversification and extinction in the history of life ». Science 268 (5207): 52.

———. 2003. « The quality of the fossil record ». Telling the evolutionary time: Molecular clocks and the fossil record, 66–90.

———. 2009. « The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time ». science 323 (5915): 728–732.

———. 2010a. « Naming dinosaur species: the performance of prolific authors ». Journal of Vertebrate Paleontology 30 (5): 1478–1485.

———. 2010b. « Studying function and behavior in the fossil record ». PLoS Biol 8 (3): e1000321.

Benton, Michael J., Alexander M. Dunhill, Graeme T. Lloyd, et Felix G. Marx. 2011. « Assessing the quality of the fossil record: insights from vertebrates ». Geological Society, London, Special Publications 358 (1): 63–94.

Berggren, William A., et Donald R. Prothero. 1992. « Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview ». Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution, 1–28.

Bergman, C. 1847. « Uber die Verhaltnisse der Warmeokonomie der Thiere zu ihrer Grosse ». Gottinger Studien 3: 595–708.

Berry, Edward Wilber. 1916. The lower Eocene floras of southeastern North America. Vol. 91. US Government Printing Office.

Bininda-Emonds, Olaf RP, Marcel Cardillo, Kate E. Jones, Ross DE MacPhee, Robin MD Beck, Richard Grenyer, Samantha A. Price, Rutger A. Vos, John L. Gittleman, et Andy Purvis. 2007. « The delayed rise of present-day mammals ». Nature 446 (7135): 507–512.

Bird, Peter. 1988a. « Formation of the Rocky Mountains, western United States- A continuum computer model ». Science 239 (4847): 1501–1507.

———. 2002. « Stress direction history of the western United States and Mexico since 85 Ma ». Tectonics 21 (3).

Birlenbach, David. 2014. « Evolution and ecology of body size in North American terrestrial mammals during the Paleocene and Eocene transition ».

Blackburn, Tim M., et Kevin J. Gaston. 1996. « Spatial patterns in the species richness of birds in the New World ». Ecography, 369–376.

———. 1998. « Some methodological issues in macroecology ». The American Naturalist 151 (1): 68–83.

———. 2002. « Scale in macroecology ». Global Ecology and Biogeography 11 (3): 185–189.

———. 2003. Macroecology: concepts and consequences: 43rd symposium of the British Ecological Society. Vol. 43. Cambridge University Press.

Blackburn, Tim M., Kevin J. Gaston, et Natasha Loder. 1999. « Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule ». Diversity and distributions 5 (4): 165–174.

Blackburn, Tim M., et Bradford A. Hawkins. 2004. « Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America ». Ecography 27 (6): 715–724.

Blatt, Harvey, et Richard L. Jones. 1975. « Proportions of exposed igneous, metamorphic, and sedimentary rocks ». Geological Society of America Bulletin 86 (8): 1085–1088.

Blois, Jessica L., et Elizabeth A. Hadly. 2009. « Mammalian response to Cenozoic climatic change ». Annual Review of Earth and Planetary Sciences 37: 181–208.

Blois, Jessica L., Jenny L. McGuire, et Elizabeth A. Hadly. 2010. « Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change ». Nature 465 (7299): 771–774.

Blois, Jessica L., Phoebe L. Zarnetske, Matthew C. Fitzpatrick, et Seth Finnegan. 2013. « Climate change and the past, present, and future of biotic interactions ». Science 341 (6145): 499–504.

Bock, Walter J., et Gerd Von Wahlert. 1965. « Adaptation and the form-function complex ». Evolution, 269–299.

Bohaty, Steven M., et James C. Zachos. 2003. « Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene ». Geology 31 (11): 1017–1020.

Böhning-Gaese, Katrin, Tanja Caprano, Karin van Ewijk, et Michael Veith. 2006. « Range size: disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors ». The American Naturalist 167 (4): 555–567.

Bond, David PG, et Paul B. Wignall. 2014. « Large igneous provinces and mass extinctions: an update ». Geological Society of America Special Papers 505: SPE505–02.

Borgardt, Sandra J., et Kathleen B. Pigg. 1999. « Anatomical and developmental study of petrified Quercus (Fagaceae) fruits from the Middle Miocene, Yakima Canyon, Washington, USA ». American Journal of Botany 86 (3): 307–325.

Boyajian, George F. 1986. « Phanerozoic trends in background extinction: Consequence of an aging fauna ». Geology 14 (11): 955–958.

Boyd, Donald W., et Jason A. Lillegraven. 2011. « Persistence of the Western Interior Seaway ». Rocky Mountain Geology 46 (1): 43–69.

Brakefield, Paul M. 2006. « Evo-devo and constraints on selection ». Trends in Ecology & Evolution 21 (7): 362–368.

Bray, J. Roger, et John T. Curtis. 1957. « An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin ». Ecological monographs 27 (4): 325–349.

Brayard, Arnaud, Hugo Bucher, Gilles Escarguel, Frédéric Fluteau, Sylvie Bourquin, et Thomas Galfetti. 2006. « The Early Triassic ammonoid recovery: paleoclimatic significance of diversity gradients ». Palaeogeography,

Palaeoclimatology, Palaeoecology 239 (3): 374–395.

Brayard, Arnaud, Gilles Escarguel, et Hugo Bucher. 2005. « Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? » Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 43 (3): 178–188.

Brayard, Arnaud, Gilles Escarguel, Hugo Bucher, Claude Monnet, Thomas Brühwiler, Nicolas Goudemand, Thomas Galfetti, et Jean Guex. 2009. « Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction ». Science 325 (5944): 1118–1121.

Brayard, Arnaud, L. J. Krumenacker, Joseph P. Botting, James F. Jenks, Kevin G. Bylund, Emmanuel Fara, Emmanuelle Vennin, et al. 2017. « Unexpected Early Triassic marine ecosystem and the rise of the Modern evolutionary fauna ». Science Advances 3 (2): e1602159.

Brayard, Arnaud, Maximiliano Meier, Gilles Escarguel, Emmanuel Fara, Alexander Nützel, Nicolas Olivier, Kevin G. Bylund, et al. 2015. « Early Triassic Gulliver gastropods: spatio-temporal distribution and significance for biotic recovery after the end-Permian mass extinction ». Earth-Science Reviews 146: 31–64.

Brayard, Arnaud, Alexander Nützel, Daniel A. Stephen, Kevin G. Bylund, Jim Jenks, et Hugo Bucher. 2010. « Gastropod evidence against the Early Triassic Lilliput effect ». Geology 38 (2): 147–150.

Brayard, Arnaud, Emmanuelle Vennin, Nicolas Olivier, Kevin G. Bylund, Jim Jenks, Daniel A. Stephen, Hugo Bucher, Richard Hofmann, Nicolas Goudemand, et Gilles Escarguel. 2011. « Transient metazoan reefs in the aftermath of the end-Permian mass extinction ». Nature Geoscience 4 (10): 693–697.

Briggs, Derek EG, et Amanda J. Kear. 1993. « Fossilization of soft tissue in the laboratory ». Science 259 (5100): 1439–1442.

Broennimann, Olivier, Matthew C. Fitzpatrick, Peter B. Pearman, Blaise Petitpierre, Loïc Pellissier, Nigel G. Yoccoz, Wilfried Thuiller, et al. 2012. « Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data ». Global Ecology and Biogeography 21 (4): 481–497.

Bromham, Lindell, Matthew J. Phillips, et David Penny. 1999. « Growing up with dinosaurs: molecular dates and the mammalian radiation ». Trends in Ecology & Evolution 14 (3): 113–118.

Brown, J. H., et M. V. Lomolino. 1998. Biogeography. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates, Inc.

Brown, James H. 1984. « On the relationship between abundance and distribution of species ». The american naturalist 124 (2): 255–279.

———. 1995. Macroecology. University of Chicago Press.

Brown, James H., et Brian A. Maurer. 1989. « Macroecology: the division of food and space among species on continents ». Science 243 (4895): 1145.

Brown, Roland Wilbur. 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. Vol. 375. US Government Printing Office.

Brown, William L., et Edward O. Wilson. 1956. « Character displacement ». Systematic zoology 5 (2): 49–64.

Brühwiler, Thomas, Hugo Bucher, Arnaud Brayard, et Nicolas Goudemand. 2010. « High-resolution biochronology and diversity dynamics of the Early Triassic ammonoid recovery: The Smithian faunas of the Northern Indian Margin ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 297 (2): 491501.

Buckley, Lauren B., T. Jonathan Davies, David D. Ackerly, Nathan JB Kraft, Susan P. Harrison, Brian L. Anacker, Howard V. Cornell, et al. 2010. « Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 277 (1691): 2131–2138.

Buckman, S. S. 1893. « The Bajocian of the Sherborne district: its relation to subjacent and superjacent strata ». Quarterly Journal of the Geological Society 49 (14): 479–522.

Buffetaut, Eric. 1990. « Vertebrate extinctions and survival across the Cretaceous-Tertiary boundary ». Tectonophysics 171 (14): 337–345.

Cadotte, Marc William. 2007. « Concurrent niche and neutral processes in the competition–colonization model of species coexistence ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 274 (1626): 2739–2744.

Cadotte, Marc William, Donny V. Mai, Samuel Jantz, Michael D. Collins, Monica Keele, et James A. Drake. 2006. « On testing the competition-colonization trade-off in a multispecies assemblage ». The American Naturalist 168 (5):

704–709.

Cain, Stanley A. 1938. « The species-area curve ». American Midland Naturalist, 573–581.

Calcagno, Vincent, Nicolas Mouquet, Philippe Jarne, et P. David. 2006. « Coexistence in a metacommunity: the competition–colonization trade-off is not dead ». Ecology Letters 9 (8): 897–907.

Caldeira, Ken. 1992. « Enhanced Cenozoic chemical weathering and the subduction of pelagic carbonate ».

Cardillo, Marcel, Georgina M. Mace, Kate E. Jones, Jon Bielby, Olaf RP Bininda-Emonds, Wes Sechrest, C. David L. Orme, et Andy Purvis. 2005. « Multiple causes of high extinction risk in large mammal species ». Science 309 (5738): 1239–1241.

Cardoso, Pedro, Paulo AV Borges, et Joseph A. Veech. 2009. « Testing the performance of beta diversity measures based on incidence data: the robustness to undersampling ». Diversity and Distributions 15 (6): 1081–1090.

Cardoso, Pedro, François Rigal, José C. Carvalho, Mikael Fortelius, Paulo AV Borges, Janos Podani, et Denes Schmera. 2014. « Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components ». Journal of biogeography 41 (4): 749–761.

Caron, Michèle, Stephan Dall'Agnolo, Hugues Accarie, Enriqueta Barrera, Erle G. Kauffman, Francis Amédro, et Francis Robaszynski. 2006. « High-resolution stratigraphy of the Cenomanian–Turonian boundary interval at Pueblo (USA) and wadi Bahloul (Tunisia): stable isotope and bio-events correlation ». Geobios 39 (2): 171–200.

Carvalho, José C., Pedro Cardoso, et Pedro Gomes. 2012. « Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns ». Global Ecology and Biogeography 21 (7): 760–771.

Case, Ted J., et Michael E. Gilpin. 1974. « Interference competition and niche theory ». Proceedings of the National Academy of Sciences 71 (8): 3073–3077.

Caswell, Hal. 1976. « Community structure: a neutral model analysis ». Ecological monographs 46 (3): 327–354.

———. 1978. « A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters ». Theoretical population biology 14 (2): 215–230.

Ceballos, Gerardo, et Paul R. Ehrlich. 2002. « Mammal population losses and the extinction crisis ». Science 296 (5569): 904–907.

Ceballos, Gerardo, Paul R. Ehrlich, Anthony D. Barnosky, Andrés García, Robert M. Pringle, et Todd M. Palmer. 2015. « Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction ». Science advances 1 (5): e1400253.

Cecca, Fabrizio, Bruno Vrielynck, Thibault Lavoyer, et Helene Gaget. 2005. « Changes in the ammonite taxonomical diversity gradient during the late Jurassic–early Cretaceous ». Journal of Biogeography 32 (3): 535–547.

Cerling, Thure E., Yang Wang, Jay Quade, et others. 1993. « Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene ». Nature 361 (6410): 344–345.

Chaney, Ralph Works. 1927. Geology and palaeontology of the Crooked River Basin, with special reference to the Bridge Creek flora. Carnegie Institution of Washington.

Chase, Jonathan M. 2003. « Community assembly: when should history matter? » Oecologia 136 (4): 489–498.

———. 2007. « Drought mediates the importance of stochastic community assembly ». Proceedings of the National Academy of Sciences 104 (44): 17430–17434.

Chase, Jonathan M., et Jonathan A. Myers. 2011. « Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales ». Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences 366 (1576): 2351–2363.

Chave, Jerôme. 2004. « Neutral theory and community ecology ». Ecology letters 7 (3): 241–253.

Chen, I.-Ching, Jane K. Hill, Ralf Ohlemüller, David B. Roy, et Chris D. Thomas. 2011. « Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming ». Science 333 (6045): 1024–1026.

Cherven, Victor B., et Arthur F. Jacob. 1985. « Evolution of Paleogene depositional systems, Williston Basin, in response to global sea level changes ». In . Rocky Mountain Section (SEPM).

Chesson, Peter. 2000a. « General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments ». Theoretical

population biology 58 (3): 211–237.

———. 2000b. « Mechanisms of maintenance of species diversity ». Annual review of Ecology and Systematics 31 (1): 343–366.

Chesson, Peter L., et Robert R. Warner. 1981. « Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems ». The American Naturalist 117 (6): 923–943.

Chirat, Régis. 2001. « Anomalies of embryonic shell growth in post-Triassic Nautilida ». Paleobiology 27 (3): 485–499.

Chirat, Régis, Derek E. Moulton, et Alain Goriely. 2013. « Mechanical basis of morphogenesis and convergent evolution of spiny seashells ». Proceedings of the National Academy of Sciences 110 (15): 6015–6020.

Chiu, Chun-Huo, Lou Jost, et Anne Chao. 2014. « Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers ». Ecological Monographs 84 (1): 21–44.

Chust, Guillem, Xabier Irigoien, Jerome Chave, et Roger P. Harris. 2013. « Latitudinal phytoplankton distribution and the neutral theory of biodiversity ». Global Ecology and Biogeography 22 (5): 531–543.

Clarke, K R. 1993. « Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure ». Australian journal of ecology 18 (1): 117–143.

Clauset, Aaron, et Douglas H. Erwin. 2008. « The evolution and distribution of species body size ». Science 321 (5887): 399–401.

Clay-Poole, Leopold EB Liu G. s. d. « S.. 1992. Low-biomass vegetation in the Oligocene ». Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution, 399–436.

Clemens, William A. 2011. « Eoconodon ("Triisodontidae," Mammalia) from the early Paleocene (Puercan) of northeastern Montana, USA ». Palaeontologia Electronica 14 (3).

Clyde, William C., et Philip D. Gingerich. 1998. « Mammalian Community Response to the Latest Paleocene Thermal Maximum: An Isotaphonomic Study in the Northern Bighorn Basin, Wyoming ». Geology 26 (11): 101114.

Cody, Sarah, James E. Richardson, Valentí Rull, Christopher Ellis, et R. Toby Pennington. 2010. « The great American biotic interchange revisited ». Ecography 33 (2): 326–332.

Cohen, K. M., S. C. Finney, P. L. Gibbard, et J.-X. Fan. 2013. « The ICS international chronostratigraphic chart ». Episodes 36 (3): 199–204.

Colwell, Robert K., et Douglas J. Futuyma. 1971. « On the measurement of niche breadth and overlap ». Ecology 52 (4): 567–576.

Colwell, Robert K., Gotelli J. Nicholas, Louise A. Ashton, Jan Beck, Gunnar Brehm, Tom M. Fayle, Konrad Fielder, Matthew L. Forister, Michael Keelser, Roger L. Kitching, Petr Klimes, Jürgen Kluge, John T. Longino, Sarah C. Maunsell, Christy M. McChain, Jimmy Moses, Sarah Noben, Katerina Sam, Legi Sam, Arthur M. Shapiro, Xiangping Wang, Vojtech Nocotny. 2016. « Midpoint attractors and species richness: Modelling the interaction between environmental drivers and geometric constraints » Ecology Letters 19 (9) : 1009-1022.

Comins, H. N., et I. R. Noble. 1985. « Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment ». The American Naturalist 126 (5): 706–723.

Connor, Edward F., et Earl D. McCoy. 1979. « The statistics and biology of the species-area relationship ». The American Naturalist 113 (6): 791–833.

Connor, Edward F., et Daniel Simberloff. 1979. « The assembly of species communities: chance or competition? » Ecology 60 (6): 1132–1140.

Conway Morris, S., et Richard A. Robison. 1986. « Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain ». The Paleontological Institute.

Conway Morris, Simon, et Richard A. Robison. 1988. « More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia ». The Paleontological Institute.

Conway Morris, S. 1989. « Burgess Shale Faunas and the Cambrian Explosion ». Science 246 (4928) : 339-346.

Cooper, Natalie, et Andy Purvis. 2010. « Body size evolution in mammals: complexity in tempo and mode ». The American Naturalist 175 (6): 727–738.

Cooper, Roger A., Phillip A. Maxwell, James S. Crampton, Alan G. Beu, Craig M. Jones, et Bruce A. Marshall. 2006.

« Completeness of the fossil record: Estimating losses due to small body size ». Geology 34 (4): 241–244.

Cope, John Christopher Wolverson. 1980a. A correlation of Jurassic rocks in the British Isles: Part One: Introduction and Lower Jurassic. Geological Society.

———. 1980b. A Correlation of Jurassic rocks in the British Isles: part two: Middle and Upper Jurassic. 14. Blackwell Scientific Publications.

———. « High resolution biostratigraphy ». Geological Society, London, Special Publications 70 (1): 257–265.

———. 1994. « The nature and resolution of Jurassic Ammonite biozones ». Geobios 27: 127–132.

Costeur, Loic, et Serge Legendre. 2008a. « Mammalian communities document a latitudinal environmental gradient during the Miocene Climatic Optimum in Western Europe ». Palaios 23 (5): 280–288.

———. 2008b. « Spatial and temporal variation in European Neogene large mammals diversity ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 261 (1): 127–144.

Cracraft, Joel. 1982. « Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution ». American Zoologist 22 (2): 411–424.

Cramer, Benjamin S., et Dennis V. Kent. 2005. « Bolide summer: The Paleocene/Eocene thermal maximum as a response to an extraterrestrial trigger ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 224 (1): 144–166.

Crampton, James S., Alan G. Beu, Roger A. Cooper, Craig M. Jones, Bruce Marshall, et Phillip A. Maxwell. 2003. « Estimating the rock volume bias in paleobiodiversity studies ». Science 301 (5631): 358–360.

Crane, Peter R., Steven R. Manchester, et David L. Dilcher. 1990. « A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved plant reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota, U ». SA Fieldiana Geol, n° 20: 1–64.

Creighton, G. Ken. 1980. « Static allometry of mammalian teeth and the correlation of tooth size and body size in contemporary mammals ». Journal of Zoology 191 (4): 435–443.

Crowell, Kenneth L. 1962. « Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda ». Ecology 43 (1): 75–88.

Currie, David J., Gary G. Mittelbach, Howard V. Cornell, Richard Field, Jean-Francois Guégan, Bradford A. Hawkins, Dawn M. Kaufman, et al. 2004. « Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness ». Ecology letters 7 (12): 1121–1134.

Cushman, Samuel A., et Erin L. Landguth. 2012. « Multi-taxa population connectivity in the Northern Rocky Mountains ». Ecological Modelling 231: 101–112.

Cuvier, Georges, et Georges-Louis Duvernoy. 1805. Leçons d'anatomie comparée de G. Cuvier recueillies et publiées sous ses yeux par C. Duméril. Baudouin.

Dam, Jan A. van. 2006. « Geographic and temporal patterns in the late Neogene (12–3 Ma) aridification of Europe: the use of small mammals as paleoprecipitation proxies ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 238 (1): 190–218.

Darwin, Charles, Mortimer J. Adler, et Robert Maynard Hutchins. 1872. The origin of species by means of natural selection. J. Murray.

Das, A., S. Krishnaswami, M. M. Sarin, et K. Pande. 2005. « Chemical weathering in the Krishna Basin and Western Ghats of the Deccan Traps, India: Rates of basalt weathering and their controls ». Geochimica et Cosmochimica Acta 69 (8): 206784.

Davies, T. Jonathan, et Lauren B. Buckley. 2011. « Phylogenetic Diversity as a Window into the Evolutionary and Biogeographic Histories of Present-Day Richness Gradients for Mammals ». Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 366 (1576): 241425.

Davis, Edward Byrd. 2005. « Mammalian beta diversity in the Great Basin, western USA: palaeontological data suggest deep origin of modern macroecological structure ». Global Ecology and Biogeography 14 (5): 479–490.

Davis, Margaret B., et Ruth G. Shaw. 2001. « Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change ». Science 292 (5517): 673–679.

De Man, Ellen, et Stefaan Van Simaeys. 2004. « Late Oligocene Warming Event in the southern North Sea Basin: benthic foraminifera as paleotemperature proxies ». Netherlands Journal of Geosciences 83 (03): 227–239.

De Queiroz, Kevin, et Jacques Gauthier. 1992. « Phylogenetic taxonomy ». Annual review of ecology and systematics 23 (1): 449–480.

DeConto, Robert M., et David Pollard. 2003. « Rapid Cenozoic glaciation of Antarctica induced by declining atmospheric CO2 ». Nature 421 (6920): 245–249.

Deming, David. 1999. « On the possible influence of extraterrestrial volatiles on Earth's climate and the origin of the oceans ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 146 (1): 33–51.

Depéret, Charles Jean Julien. 1907. Les transformations du monde animal. E. Flammarion.

DeSantis, Larisa RG, Robert S. Feranec, et Bruce J. MacFadden. 2009. « Effects of global warming on ancient mammalian communities and their environments ». PLoS One 4 (6): e5750.

Dessert, Céline, Bernard Dupré, Louis M. François, Jacques Schott, Jérôme Gaillardet, Govind Chakrapani, et Sujit Bajpai. 2001. « Erosion of Deccan Traps determined by river geochemistry: impact on the global climate and the 87 Sr/86 Sr ratio of seawater ». Earth and Planetary Science Letters 188 (3): 459–474.

Devictor, Vincent, David Mouillot, Christine Meynard, Frédéric Jiguet, Wilfried Thuiller, et Nicolas Mouquet. 2010. « Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world ». Ecology letters 13 (8): 1030–1040.

Diamond, Jared M. 1975. « Assembly of species communities ». Ecology and evolution of communities 342: 444.

Dice, Lee R. 1945. « Measures of the amount of ecologic association between species ». Ecology 26 (3): 297–302.

Dickens, Gerald R., Maria M. Castillo, et James CG Walker. 1997. « A blast of gas in the latest Paleocene: Simulating first-order effects of massive dissociation of oceanic methane hydrate ». Geology 25 (3): 259–262.

Dickens, Gerald R., James R. O'Neil, David K. Rea, et Robert M. Owen. 1995. « Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene ». Paleoceanography 10 (6): 965–971.

Dickinson, William R., Margaret A. Klute, Michael J. Hayes, Susanne U. Janecke, Erik R. Lundin, Mary A. McKittrick, et Mark D. Olivares. 1988. « Paleogeographic and paleotectonic setting of Laramide sedimentary basins in the central Rocky Mountain region ». Geological Society of America Bulletin 100 (7): 1023–1039.

Dickinson, William R., et Walter S. Snyder. 1979. « Geometry of subducted slabs related to San Andreas transform ». The Journal of Geology 87 (6): 609–627.

Dobzhansky, Theodosius. 2013. « Nothing in biology makes sense except in the light of evolution ». The american biology teacher 75 (2): 87–91.

Dobzhansky, Theodosius, et Theodosius Grigorievich Dobzhansky. 1937. Genetics and the Origin of Species. Vol. 11. Columbia University Press.

Dullinger, Stefan, Thomas Dirnböck, et Georg Grabherr. 2004. « Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility ». Journal of ecology 92 (2): 241–252.

Dunhill, Alexander M. 2011. « Using remote sensing and a geographic information system to quantify rock exposure area in England and Wales: Implications for paleodiversity studies ». Geology 39 (2): 111–114.

Dykhuizen, Daniel E. 1990. « Experimental studies of natural selection in bacteria ». Annual Review of Ecology and Systematics 21 (1): 373–398.

Eaton, GORDON P. 1980. « Geophysical and geological characteristics of the crust of the Basin and Range province ». Continental tectonics, 96–113.

Eaton, Gordon P. 1982. « The Basin and Range province: Origin and tectonic significance ». Annual Review of Earth and Planetary Sciences 10 (1): 409–440.

Ehrlich, Paul R. 1995. « The scale of the human enterprise and biodiversity loss ». Extinction rates, 214–226.

Ehrmann, Werner U., et Andreas Mackensen. 1992. « Sedimentological evidence for the formation of an East Antarctic ice sheet in Eocene/Oligocene time ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 93 (12): 85–112.

Eizirik, Eduardo, William J. Murphy, et Stephen J. O'Brien. 2001. « Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation ». Journal of Heredity 92 (2): 212–219.

Elton, Charles S. 1927. « The nature and origin of soil-polygons in Spitsbergen ». Quarterly Journal of the Geological Society 83 (15): 163–NP.

Emanuel, William R., Herman H. Shugart, et Mary P. Stevenson. 1985. « Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes ». Climatic change 7 (1): 29–43.

Ernst, Andrej. 2013. « Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa ». Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments 93 (1): 45–63.

Eronen, Jussi T., et Lorenzo Rook. 2004. « The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking ». Journal of Human Evolution 47 (5): 323–341.

Erwin, D. H. 1995. « The end-Permian mass extinction ». In The Permian of Northern Pangea, 20–34. Springer.

Erwin, Douglas H., James W. Valentine, et J. John Sepkoski Jr. 1987. « A comparative study of diversification events: the early Paleozoic versus the Mesozoic ». Evolution, 1177–1186.

Escarguel, G. 2008. « Macroécologie en temps profond: motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques ». Mémoire pour le diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université Claude Bernard, Lyon 1.

Escarguel, G., et S. Legendre. 2006. « New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France) ». Strata 13: 245–273.

Escarguel, Gilles, Emmanuel Fara, Arnaud Brayard, et Serge Legendre. 2011. « Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! » Comptes rendus biologies 334 (5): 351–359.

Escarguel, Gilles, Serge Legendre, et Bernard Sigé. 2008. « Unearthing deep-time biodiversity changes: the Palaeogene mammalian metacommunity of the Quercy and Limagne area (Massif Central, France) ». Comptes Rendus Geoscience 340 (9): 602–614.

Fahrig, L. 2001. « How much habitat is enough? » Biological conservation 100 (1): 65–74.

Fahrig, Lenore. 2002. « Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis ». Ecological applications 12 (2): 346–353.

———. 2003. « Effects of habitat fragmentation on biodiversity ». Annual review of ecology, evolution, and systematics 34 (1): 487–515.

Falush, Daniel. 2009. « Toward the use of genomics to study microevolutionary change in bacteria ». PLoS Genet 5 (10): e1000627.

Fastovsky, David E., et Peter M. Sheehan. 2005. « The extinction of the dinosaurs in North America ». Gsa Today 15 (3): 4–10.

Feinsinger, Peter, E. Eugene Spears, et Robert W. Poole. 1981. « A simple measure of niche breadth ». Ecology 62 (1): 27–32.

Fenchel, Tom. 1975. « Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae) ». Oecologia 20 (1): 19–32.

Field, JG 1, K. R. Clarke, et R. M. Warwick. 1982. « A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns ». Marine ecology progress series 8 (1): 37–52.

Field, Katharine G., Gary J. Olsen, David J. Lane, Stephen J. Giovannoni, Michael T. Ghiselin, Elizabeth C. Raff, Norman R. Pace, et Rudolf A. Raff. 1988. « Molecular phylogeny of the animal kingdom ». Science 239 (4841): 748–753.

Fielding, Christopher R., Greg H. Browne, Brad Field, Fabio Florindo, David M. Harwood, Lawrence A. Krissek, Richard H. Levy, Kurt S. Panter, Sandra Passchier, et Stephen F. Pekar. 2011. « Sequence stratigraphy of the ANDRILL AND-2A drillcore, Antarctica: A long-term, ice-proximal record of Early to Mid-Miocene climate, sea-level and glacial dynamism ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 305 (1): 337–351.

Figueirido, Borja, Christine M. Janis, Juan A. Pérez-Claros, Miquel De Renzi, et Paul Palmqvist. 2012. « Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics ». Proceedings of the National Academy of Sciences 109 (3): 722–727.

Filipchenko, ÎUriĭ. s. d. Variabilität und Variation.

Finke, Deborah L., et William E. Snyder. 2008. « Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities ». Science 321 (5895): 1488–1490.

Fischer, Alfred G. 1960. « Latitudinal variations in organic diversity ». Evolution 14 (1): 64–81.

Fisher, Howard J. 2002. « Macroecology: new, or biogeography revisited? » Nature 417 (6891): 787–787.

Fisher, Ronald A., A. Steven Corbet, et Carrington B. Williams. 1943. « The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population ». The Journal of Animal Ecology, 42–58.

Fitzgerald, Paul C., et Sandra J. Carlson. 2006. « Examining the latitudinal diversity gradient in Paleozoic terebratulide brachiopods: should singleton data be removed? » Paleobiology 32 (3): 367–386.

Fleming, R. F., et B. S. Pierce. 1994. « Paleocene coals from the Raton Formation, Colorado and New Mexico—palynological and petrographic characteristics ». Geol. Soc. Am. Abstr. with Progrs., A-31.

Flessa, Karl W., et David Jablonski. 1985. « Declining Phanerozoic background extinction rates: effect of taxonomic structure? » Nature 313 (5999): 216–218.

Fletcher, Benjamin J., Stuart J. Brentnall, Clive W. Anderson, Robert A. Berner, et David J. Beerling. 2008. « Atmospheric carbon dioxide linked with Mesozoic and early Cenozoic climate change ». Nature Geoscience 1 (1): 43–48.

Flores, Romeo M. 1981. « Coal deposition in fluvial paleoenvironments of the paleocene tongue river member of the fort union formation, powder river area, powder river basin, wyoming and montana ».

Flores, Romeo M., et Casey L. Lepp. 1983. Environmental-stratigraphic Cross Sections of the Cretaceous Fox Hills Sandstone and Hell Creek Formation and Paleocene Fort Union Formation, Richland and Roosevelt Counties, Montana. 1554. US Geological Survey.

Flower, B. P., et J. P. Kennett. 1993. « Middle Miocene ocean-climate transition: High-resolution oxygen and carbon isotopic records from Deep Sea Drilling Project Site 588A, southwest Pacific ». Paleoceanography 8 (6): 811–843.

Foote, M. 2001. « Estimating completeness of the fossil record ». Palaeobiology II, 500–504.

Foote, Michael. 2001. « Inferring temporal patterns of preservation, origination, and extinction from taxonomic survivorship analysis ». Paleobiology 27 (4): 602–630.

———. 2005. « Pulsed origination and extinction in the marine realm ». Paleobiology 31 (1): 6–20.

———. 2007. « Symmetric waxing and waning of marine invertebrate genera ». Paleobiology 33 (4): 517–529.

———. 2012. « Evolutionary dynamics of taxonomic structure ». Biology letters 8 (1): 135–138.

Foote, Mike. 1994. « Morphological disparity in Ordovician-Devonian crinoids and the early saturation of morphological space ». Paleobiology 20 (03): 320–344.

———. 2000. « Origination and extinction components of taxonomic diversity: Paleozoic and post-Paleozoic dynamics ». Paleobiology 26 (4): 578–605.

Foote, Mike, et J. John Sepkoski. 1999. « Absolute measures of the completeness of the fossil record ». Nature 398 (6726): 415–417.

Fortelius, Mikael. 1990. « Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals ». Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications, 207–228.

France-Lanord, Christian, et Louis A. Derry. 1997. « Organic carbon burial forcing of the carbon cycle from Himalayan erosion ». Nature 390 (6655): 65–67.

Franzen, Jens Lorenz. 2005. « The implications of the numerical dating of the Messel fossil deposit (Eocene, Germany) for mammalian biochronology ». In Annales de Paléontologie, 91:329–335. Elsevier.

Fraser, Lauchlan H., Jason Pither, Anke Jentsch, Marcelo Sternberg, Martin Zobel, Diana Askarizadeh, Sandor Bartha, et al. 2015. « Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness ». Science 349 (6245): 302–305.

Fraser, Robert H. 1998. « Vertebrate Species Richness at the Mesoscale: Relative Roles of Energy and Heterogeneity ». Global Ecology & Biogeography Letters 7 (3): 21520.

Freckleton, Robert P., Paul H. Harvey, et Mark Pagel. 2003. « Bergmann's rule and body size in mammals ». The American Naturalist 161 (5): 821–825.

Frederiksen, N. O. 1981. « Middle Eocene to early Oligocene plant communities of the Gulf Coast ». Communities of the past, 493–549.

Frederiksen, Norman O. 1979. « Paleogene sporomorph biostratigraphy, northeastern Virginia ». Palynology 3 (1): 129–167.

———. 1994. « Paleocene floral diversities and turnover events in eastern North America and their relation to diversity models ». Review of Palaeobotany and Palynology 82 (34): 225–238.

Fritz, Susanne A., et Andy Purvis. 2010. « Phylogenetic diversity does not capture body size variation at risk in the world's mammals ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 277 (1693): 2435–2441.

Fritz, Susanne A., Jan Schnitzler, Jussi T. Eronen, Christian Hof, Katrin Böhning-Gaese, et Catherine H. Graham. 2013. « Diversity in time and space: wanted dead and alive ». Trends in Ecology & Evolution 28 (9): 509–516.

Galloway, W. E., W. F. Dingus, et R. E. Paige. 1991. « Seismic and depositional facies of Paleocene-Eocene Wilcox Group submarine canyon fills, northwest Gulf Coast, USA ». Seismic facies and sedimentary processes of submarine fans and turbidite systems, 247–271.

Gaponoff, Sharma Lynn. 1984. « Palynology of the Silverado formation (late Paleocene), riverside and orange counties, California ». Palynology 8 (1): 71–106.

Gaston, Kevin J. 1994. « What is rarity? » In Rarity, 1–21. Springer.

———. 1996. « The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship ». Oikos, 211–220.

———. 1998. « Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 353 (1366): 219–230.

———. 2000. « Global patterns in biodiversity ». Nature 405 (6783): 220–227.

———. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press on Demand.

Gaston, Kevin J., et Tim M. Blackburn. 1997. « Age, Area and Avian Diversification ». Biological Journal of the Linnean Society 62 (2): 23953.

———. 1999. « A critique for macroecology ». Oikos, 353–368.

Gaston, Kevin J., Tim M. Blackburn, Jeremy JD Greenwood, Richard D. Gregory, Rachel M. Quinn, et John H. Lawton. 2000. « Abundance–occupancy relationships ». Journal of Applied Ecology 37 (s1): 39–59.

Gaston, Kevin J., Tim M. Blackburn, et John H. Lawton. 1997. « Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms ». Journal of Animal Ecology, 579–601.

Gaston, Kevin J., et Richard A. Fuller. 2009. « The sizes of species' geographic ranges ». Journal of Applied Ecology 46 (1): 1–9.

Gause, Georgii Frantsevitch. 1934. « Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence ». Science 79 (2036): 16–17.

Geist, Dennis, et Mark Richards. 1993. « Origin of the Columbia Plateau and Snake River plain: Deflection of the Yellowstone plume ». Geology 21 (9): 789–792.

Gerber, Sylvain, Gunther J. Eble, et Pascal Neige. 2008. « Allometric space and allometric disparity: a developmental perspective in the macroevolutionary analysis of morphological disparity ». Evolution 62 (6): 1450–1457.

Gerber, Sylvain, Pascal Neige, et Gunther J. Eble. 2007. « Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of early Jurassic ammonites ». Evolution & development 9 (5): 472–482.

Gilinsky, Norman L. 1994. « Volatility and the Phanerozoic decline of background extinction intensity ». Paleobiology 20 (04): 445–458.

Gilinsky, Norman L., et Richard K. Bambach. 1987. « Asymmetrical patterns of origination and extinction in higher taxa ». Paleobiology, 427–445.

Gillespie, Thomas W. 2000. « Rarity and conservation of forest birds in the tropical dry forest region of Central America ». Biological Conservation 96 (2): 161–168.

Gilpin, M. E., et J. M. Diamond. 1984. « Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology ». Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 297–315.

Gingerich, Philip. 1983. « Rates of evolution: effects of time and temporal scaling ». Science 222: 159–162.

Gingerich, Philip D. 1979. « The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology ». Phylogenetic Analysis and Paleontology. Columbia University Press, New York, 41–77.

———. 1980. « Evolutionary patterns in early Cenozoic mammals ». Annual Review of Earth and Planetary Sciences 8 (1): 407–424.

———. 1985. « Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions ». Paleobiology 11 (01): 27–41.

———. 1993. « Quantification and comparison of evolutionary rates ». American Journal of Science 293 (A): 453–478.

———. 2001. « Rates of evolution on the time scale of the evolutionary process ». In Microevolution Rate, Pattern, Process, 127–144. Springer.

———. 2006. « Environment and evolution through the Paleocene–Eocene thermal maximum ». Trends in Ecology & Evolution 21 (5): 246–253.

Goodwin, Brian C. 1994. How the leopard changed its spots: The evolution of complexity. Princeton University Press.

Gotelli, Nicholas J. 2000. « Null model analysis of species co-occurrence patterns ». Ecology 81 (9): 2606–2621.

Gotelli, Nicholas J., et Gary L. Entsminger. 2003. « Swap algorithms in null model analysis ». Ecology 84 (2): 532–535.

Gotelli, Nicholas J., et Gary R. Graves. 1996. « Null models in ecology. »

Gotelli, Nicholas J., et Declan J. McCabe. 2002. « Species co-occurrence: A meta-analysis of jm diamond's assembly rules model ». Ecology 83 (8): 2091–2096.

Gotelli, Nicholas J., et Brian J. McGill. 2006. « Null versus neutral models: what's the difference? » Ecography 29 (5): 793–800.

Gould, Niles Eldredge-Stephen Jay. 1972. « Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism ».

Gould, Stephen J. 1982. « Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution ». In Evolution and development, 333–346. Springer.

Gould, Stephen Jay. 1991. « La vie est belle ». Éd. du Seuil.

Gould, Stephen Jay, et Niles Eldredge. 1977. « Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered ». Paleobiology 3 (02): 115–151.

Graham, Alan. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation: north of Mexico. Oxford University Press on Demand.

Graham, Catherine H., et Paul VA Fine. 2008. « Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time ». Ecology letters 11 (12): 1265–1277.

Graham, R. W., et E. L. Lundelius Jr. 2010. FAUNMAP II: new data for North America with a temporal extension for the Blancan, Irvingtonian and early Rancholabrean. FAUNMAP II database, version 1.0.

Graham, Russell W., Ernest L. Lundelius Jr, et others. 1996. « Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations ». Science 272 (5268): 1601.

Greller, Andrew M., et Linda D. Rachele. 1983. « Climatic limits of exotic genera in the Legler palynoflora, Miocene, New Jersey, USA ». Review of palaeobotany and palynology 40 (3): 149–163.

Grimsley, Nigel, Bérangere Péquin, Charles Bachy, Hervé Moreau, et Gwenaël Piganeau. 2010. « Cryptic sex in the smallest eukaryotic marine green alga ». Molecular biology and evolution 27 (1): 47–54.

Grinnell, Joseph. 1917. « The niche-relationships of the California Thrasher ». The Auk 34 (4): 427–433.

———. 1924. « Geography and evolution ». Ecology 5 (3): 225–229.

Gross, Kevin, et Andrew Snyder-Beattie. 2015. « Core mathematics to support new theory for distributions of biological diversity along environmental gradients ». Technical Report 2659, North Carolina State University Department of Statistics.

———. 2016. « A General, Synthetic Model for Predicting Biodiversity Gradients from Environmental Geometry ». The American Naturalist 188 (4): E8597.

Guffanti, Marianne, et Craig S. Weaver. 1988. « Distribution of late Cenozoic volcanic vents in the Cascade Range:

Volcanic arc segmentation and regional tectonic considerations ». Journal of Geophysical Research: Solid Earth 93 (B6): 6513–6529.

Gunnell, G. F. 1998. Creodonta: p.. 91-109 In CM Janis, KM Scott, and LL Jacobs (eds.) Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals. Cambridge University Press Cambridge.

Guralnick, Robert. 2007. « Differential effects of past climate warming on mountain and flatland species distributions: a multispecies North American mammal assessment ». Global Ecology and Biogeography 16 (1): 14–23.

Hadly, Elizabeth Anne. 1996. « Influence of late-Holocene climate on northern Rocky Mountain mammals ». Quaternary Research 46 (3): 298–310.

Hairston, Nelson G. 1951. « Interspecies competition and its probable influence upon the vertical distribution of Appalachian salamanders of the genus Plethodon ». Ecology 32 (2): 266–274.

Hallam, A., et J. M. Cohen. 1989. « The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinction of marine invertebrates [and discussion] ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 325 (1228): 437–455.

Hallam, Anthony. 1985. « A review of Mesozoic climates ». Journal of the Geological Society 142 (3): 433–445.

Hallatschek, Oskar, Pascal Hersen, Sharad Ramanathan, et David R. Nelson. 2007. « Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation ». Proceedings of the National Academy of Sciences 104 (50): 19926–19930.

Hambrey, Mike J., Werner Ehrmann, et Birger Larsen. 1991. « Geochemistry, Clay Mineralogy and Grain Size Distribution in Various Sediment Cores Drilled during ODP Leg 119 on the Antarctic Continental Shelf off Prydz Bay ». Supplement to: Hambrey, MJ et Al. (1991): Cenozoic Glacial Record of the Prydz Bay Continental Shelf, East Antarctica. In: Barron, J; Larsen, B; et Al. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, College Station, TX (Ocean Drilling Program), 119, 77-132.

Hammer, Øyvind, et Hugo Bucher. 2005. « Models for the morphogenesis of the molluscan shell ». Lethaia 38 (2): 111–122.

Hancock, John Michael. 1967. « Some Cretaceous-Tertiary marine faunal changes ». Geological Society, London, Special Publications 2 (1): 91–104.

Hansen, Thomas F. 2012. « Adaptive landscapes and macroevolutionary dynamics ». The adaptive landscape in evolutionary biology, 205–226.

Hanski, Ilkka. 1982. « Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis ». Oikos, 210–221.

Hardin, Garrett, et others. 1960. « The competitive exclusion principle ». science 131 (3409): 1292–1297.

Harland, W. B., C. H. Holland, M. R. House, N. F. Hughes, A. B. Reynolds, M. J. S. Rudwick, G. E. Satterthwaite, L. B. H. Tarlo, et E. C. Willey. 1967. « The fossil record ». Geological Society, London, Special Publication 2: 828.

Harrison, Susan, et Emilio Bruna. 1999. « Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? » Ecography 22 (3): 225–232.

Hartenberger, Jean-Louis. 2001. Une brève histoire des mammifères: bréviaire de mammalogie. Paris.

Haug, Gerald H., et Ralf Tiedemann. 1998. « Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation ». Nature 393 (6686): 673–676.

Hawkins, Bradford A., Richard Field, Howard V. Cornell, David J. Currie, Jean-François Guégan, Dawn M. Kaufman, Jeremy T. Kerr, et al. 2003. « Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness ». Ecology 84 (12): 310517.

Haworth, Matthew, Stephen P. Hesselbo, Jennifer C. McElwain, Stuart A. Robinson, et James W. Brunt. 2005. « Mid-Cretaceous pCO2 based on stomata of the extinct conifer Pseudofrenelopsis (Cheirolepidiaceae) ». Geology 33 (9): 749–752.

He, Fangliang, et Pierre Legendre. 1996. « On species-area relations ». The American Naturalist 148 (4): 719–737.

Hedberg, H. D. s. d. « 1976, International stratigraphic guide ». A Guide to Stratigraphic Classification, Terminology, and Procedure: New York Wiley-Interscience.

Hickey, Leo J., Kirk R. Johnson, et Mary R. Dawson. 1988. « The Stratigraphy, Sedimentology, and Fossils of the

Haughton Formation: A Post-Impact Crater-Fill, Devon Island, NWT, Canada ». Meteoritics 23 (3): 221–231.

Higgins, John A., et Daniel P. Schrag. 2006. « Beyond methane: towards a theory for the Paleocene–Eocene thermal maximum ». Earth and Planetary Science Letters 245 (3): 523–537.

Hillebrand, Helmut. 2004. « On the generality of the latitudinal diversity gradient ». The American Naturalist 163 (2): 192–211.

Hodell, David A., et Kathryn Venz. 1992. « Toward a High-Resolution Stable Isotopic Record of the Southern Ocean During the Pliocene-Pleistocene (4.8 to 0.8 MA) ». The Antarctic Paleoenvironment: A Perspective on Global Change: Part One, 265–310.

Hodell, David A., et Fay Woodruff. 1994. « Variations in the strontium isotopic ratio of seawater during the Miocene: Stratigraphic and geochemical implications ». Paleoceanography 9 (3): 405–426.

Hoffman, Paul F., et Daniel P. Schrag. 2000. « Snowball earth ». Scientific American 282 (1): 68–75.

Holbourn, Ann, Wolfgang Kuhnt, Karlos GD Kochhann, Nils Andersen, et KJ Sebastian Meier. 2015. « Global perturbation of the carbon cycle at the onset of the Miocene Climatic Optimum ». Geology 43 (2): 123–126.

Holbourn, Ann, Wolfgang Kuhnt, Michael Schulz, José-Abel Flores, et Nils Andersen. 2007. « Orbitally-paced climate evolution during the middle Miocene "Monterey" carbon-isotope excursion ». Earth and Planetary Science Letters 261 (3): 534–550.

Holley, Robert W., Jean Apgar, George A. Everett, James T. Madison, Mark Marquisee, Susan H. Merrill, John Robert Penswick, et Ada Zamir. 1965. « Structure of a ribonucleic acid ». Science 147 (3664): 1462–1465.

Hollis, Christopher J., Kyle WR Taylor, Luke Handley, Richard D. Pancost, Matthew Huber, John B. Creech, Benjamin R. Hines, et al. 2012. « Early Paleogene temperature history of the Southwest Pacific Ocean: Reconciling proxies and models ». Earth and Planetary Science Letters 349: 53–66.

Holt, Robert D. 1984. « Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species ». The American Naturalist 124 (3): 377–406.

———. 2009. « Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives ». Proceedings of the National Academy of Sciences 106 (Supplement 2): 19659–19665.

Hooker, J. J. 1992. « British mammalian paleocommunities across the Eocene-Oligocene transition and their environmental implications ». Eocene–Oligocene Climatic and Biotic Evolution. Princeton University Press, Princeton, NJ, 494–515.

Hopkins, Samantha SB. 2008. « Reassessing the mass of exceptionally large rodents using toothrow length and area as proxies for body mass ». Journal of Mammalogy 89 (1): 232–243.

Hubbell, S. P. 2001. The unified theory of biogeography and biodiversity. University Press, Princeton.

Hubbell, Stephen P. 1979. « Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest ». Science 203 (4387): 1299–1309.

———. 1997. « A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs ». Coral reefs 16 (1): S9–S21.

———. 2006. « Neutral theory and the evolution of ecological equivalence ». Ecology 87 (6): 1387–1398.

Huber, Matthew, et Rodrigo Caballero. 2011. « The early Eocene equable climate problem revisited ». Climate of the Past 7 (2): 603.

Hulbert, Richard C., et Bruce J. MacFadden. 1991. « Morphological transformation and cladogenesis at the base of the adaptive radiation of Miocene hypsodont horses. American Museum novitates; no. 3000 ».

Hunt, Gene, Kaustuv Roy, et David Jablonski. 2005. « Species-level heritability reaffirmed: a comment on "on the heritability of geographic range sizes" ». The American Naturalist 166 (1): 129–135.

Hunt, Jr. 1998. « Amphicyonidae. Pp. 196–227 in Evolution of Tertiary mammals of North America (CM Janis, C. Scott, and LL Jacobs, eds). » Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom 1: 1–703.

Hunt, Melanie K., Caroline S. Crean, Roger J. Wood, et André S. Gilburn. 1998. « Fluctuating asymmetry and sexual selection in the Mediterranean fruitfly (Diptera, Tephritidae) ». Biological Journal of the Linnean Society 64 (3): 385–396.

Hunt, Robert M., et Robert Skolnick. 1996. « The giant mustelid Megalictis from the early Miocene carnivore dens at Agate Fossil Beds National Monument, Nebraska; earliest evidence of dimorphism in New World Mustelidae (Carnivora, Mammalia) ». Rocky Mountain Geology 31 (1): 35–48.

Hurlbert, Stuart H. 1978. « The measurement of niche overlap and some relatives ». Ecology 59 (1): 67–77.

Hutchinson, G. E. 1957. « The multivariate niche ». In Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol, 22:415–421.

Hutchinson, G. Evelyn. 1959. « Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? » The American Naturalist 93 (870): 145–159.

Huxley, Julian, et others. 1942. « Evolution. The Modern Synthesis. » Evolution. The Modern Synthesis.

Huybers, Peter. 2006. « Early Pleistocene glacial cycles and the integrated summer insolation forcing ». Science 313 (5786): 508–511.

Hyland, Ethan G., et Nathan D. Sheldon. 2013. « Coupled CO 2-climate response during the early Eocene climatic optimum ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 369: 125–135.

Irwin, Darren E., Jessica H. Irwin, et Trevor D. Price. 2001. « Ring species as bridges between microevolution and speciation ». Genetica 112 (1): 223–243.

Isaac, Nick JB, James Mallet, et Georgina M. Mace. 2004. « Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation ». Trends in Ecology & Evolution 19 (9): 464–469.

Jablonski, D. 1989. « The biology of mass extinction: a palaeontological view ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 325 (1228): 357–368.

Jablonski, David. 1986. « Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes ». Science 231: 129–134.

———. 1987. « Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks ». Science 238 (4825): 360–364.

———. 1997. « Body-size evolution in Cretaceous molluscs and the status of Cope's rule ». Nature 385 (6613): 250.

———. 2005. « Mass extinctions and macroevolution ». Paleobiology 31 (sp5): 192–210.

Jablonski, David, Kaustuv Roy, et James W. Valentine. 2006. « Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient ». Science 314 (5796): 102–106.

Jablonski, David, Kaustuv Roy, James W. Valentine, T. M. Blackburn, et K. J. Gaston. 2003. « Evolutionary macroecology and the fossil record ». Macroecology—concepts and consequences. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 368–390.

Jablonski, David, Kaustuv Roy, James W. Valentine, Rebecca M. Price, et Philip S. Anderson. 2003. « The impact of the pull of the recent on the history of marine diversity ». Science 300 (5622): 1133–1135.

Jaksié, Fabian M., Harry W. Greene, et José L. Yáñez. 1981. « The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile ». Oecologia 49 (1): 21–28.

Janis, Christine M. 1989. « A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals ». Palaeontology 32 (3): 463–481.

———. 1993. « Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events ». Annual Review of Ecology and Systematics 24 (1): 467–500.

Janis, Christine M., John Damuth, et Jessica M. Theodor. 2002. « The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 177 (1): 183–198.

———. 2004. « The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 207 (3): 371–398.

Janis, Christine M., Kathleen M. Scott, et Louis L. Jacobs. 1998. Evolution of Tertiary mammals of North America: Volume 1, terrestrial carnivores, ungulates, and ungulate like mammals. Vol. 1. Cambridge University Press.

Janis, Christine M., Gregg F. Gunnell, et Mark D. Uhen. 2008. Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 2, Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals. Vol. 2. Cambridge University Press.

Järvinen, Olli, et Lasse Sammalisto. 1976. « Regional trends in the avifauna of Finnish peatland bogs ». In Annales Zoologici Fennici, 31–43.

Jenkins, David G., et Arthur L. Buikema. 1998. « Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function ». Ecological Monographs 68 (3): 421–443.

Jenkyns, Hugh C. 2003. « Evidence for rapid climate change in the Mesozoic–Palaeogene greenhouse world ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences 361 (1810): 1885–1916.

Jernvall, Jukka, et Mikael Fortelius. 2004. « Maintenance of trophic structure in fossil mammal communities: site occupancy and taxon resilience ». The American Naturalist 164 (5): 614–624.

Jernvall, Jukka, John P. Hunter, et Mikael Forteluis. 1996. « Molar tooth diversity, disparity, and ecology in Cenozoic ungulate radiations ». Science 274 (5292): 1489.

Johnson, Kirk R., et Leo J. Hickey. 1990. « Megafloral change across the Cretaceous/Tertiary boundary in the northern Great Plains and Rocky Mountains, USA ». Geological Society of America Special Papers 247: 433–444.

Jones, Kate E., Jon Bielby, Marcel Cardillo, Susanne A. Fritz, Justin O'Dell, C. David L. Orme, Kamran Safi, et al. 2009. « PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals ». Ecology 90 (9): 2648–2648.

Kaiser, H. E., et A. J. Boucot. 1996. « Specialisation and extinction: Cope's law revisited ». Historical Biology 11 (14): 24765.

Karr, James R. 1980. « Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth ». The Auk, 283–298.

Kearney, Michael, et Warren Porter. 2009. « Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges ». Ecology letters 12 (4): 334–350.

Keddy, Paul A., et Evan Weiher. 1999. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press.

Keith, David A., Jon Paul Rodríguez, Thomas M. Brooks, Mark A. Burgman, Edmund G. Barrow, Lucie Bland, Patrick J. Comer, et al. 2015. « The IUCN Red List of Ecosystems: Motivations, Challenges, and Applications ». Conservation Letters 8 (3): 21426.

Kennedy, William James. 1977. « Ammonite evolution ». Developments in Palaeontology and Stratigraphy 5: 251–304.

Kent, Dennis V., et G. Muttoni. 2013. « Modulation of Late Cretaceous and Cenozoic climate by variable drawdown of atmospheric pCO2 from weathering of basaltic provinces on continents drifting through the equatorial humid belt ». Climate of the Past 9 (2): 525.

Kent, Dennis V., et Giovanni Muttoni. 2008. « Equatorial convergence of India and early Cenozoic climate trends ». Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (42): 16065–16070.

Kerr, Benjamin, Margaret A. Riley, Marcus W. Feldman, et Brendan JM Bohannan. 2002. « Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock–paper–scissors ». Nature 418 (6894): 171–174.

Kerr, Jeremy T. 1997. « Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation ». Conservation Biology 11 (5): 1094–1100.

Kidwell, Susan M. 2001. « Preservation of species abundance in marine death assemblages ». Science 294 (5544): 1091–1094.

Kidwell, SUSAN M., et DANIEL WJ Bosence. 1991. « Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas ». Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record. Plenum, New York, 115–209.

Kiessling, Wolfgang, et Martin Aberhan. 2007. « Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic–Jurassic marine benthic organisms ». Journal of Biogeography 34 (9): 1473–1489.

Kimura, Motoo. 1983a. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press

Kimura, Motoo, et Tomoko Ohta. 1969. « The average number of generations until fixation of a mutant gene in a finite population ». Genetics 61 (3): 763.

Kimura, Motoo, et others. 1968. « Evolutionary rate at the molecular level ». Nature 217 (5129): 624–626.

Kirchner, James W., et Anne Weil. 2000a. « Correlations in fossil extinction and origination rates through geological time ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 267 (1450): 1301–1309.

———. 2000b. « Delayed biological recovery from extinctions throughout the fossil record ». Nature 404 (6774): 177–180.

Koch, A. J., et Hans Meinhardt. 1994. « Biological pattern formation: from basic mechanisms to complex structures ». Reviews of Modern Physics 66 (4): 1481.

Koch, Carl F. 1978. « Bias in the published fossil record ». Paleobiology, 367–372.

Koleff, Patricia, Kevin J. Gaston, et Jack J. Lennon. 2003. « Measuring beta diversity for presence–absence data ». Journal of Animal Ecology 72 (3): 367–382.

Koz\lowski, Jan, Adam Gawelczyk, et others. 2002. « Why are species' body size distributions usually skewed to the right? » Functional Ecology 16 (4): 419–432.

Krause, David W. 1978. « Paleocene primates from western Canada ». Canadian Journal of Earth Sciences 15 (8): 1250–1271.

———. 1986. « Competitive exclusion and taxonomic displacement in the fossil record; the case of rodents and multituberculates in North America ». Rocky Mountain Geology 24 (special paper 3): 95–117.

Krishtalka, Leonard. 1973. Late Paleocene mammals from the Cypress Hills, Alberta. Texas Tech Press.

Kurtén, Björn. 1971. The age of mammals. Columbia University Press.

Kylafis, Grigoris, et Michel Loreau. 2011. « Niche construction in the light of niche theory ». Ecology Letters 14 (2): 82–90.

Kyrpides, Nikos, Ross Overbeek, et Christos Ouzounis. 1999. « Universal protein families and the functional content of the last universal common ancestor ». Journal of Molecular Evolution 49 (4): 413–423.

Lambert, D. W., et J. Shoshani. 1998. « Proboscidea, p. 606–621. » Evolution of Tertiary Mammals of North America 1.

Lande, Russell. 1988. « Genetics and demography in biological conservation. » Science(Washington) 241 (4872): 1455–1460.

Lawton, John H., et Robert McCredie May. 1995. Extinction rates. Vol. 11. Oxford University Press Oxford.

Legendre, Pierre, René Galzin, et Mireille L. Harmelin-Vivien. 1997. « Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem ». Ecology 78 (2): 547–562.

Legendre, Pierre, et Loic FJ Legendre. 2012. Numerical ecology. Vol. 24. Elsevier.

Legendre, S., C. Badgley, et P. D. Gingrich. 1991. « Cenograms and environmental parameters for mammalian faunas ». Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement to 11: 42.

Legendre, S., et F. Lévêque. 1997. « Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale: vers une intégration à l'échelle globale ». Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier, n° 21: 461–473.

Legendre, Serge, et Claudia Roth. 1988. « Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia) ». Historical Biology 1 (1): 85–98.

Leibold, Matthew A. 1995. « The niche concept revisited: mechanistic models and community context ». Ecology 76 (5): 1371–1382.

Leigh, Egbert G. 2007. « Neutral theory: a historical perspective ». Journal of evolutionary biology 20 (6): 2075–2091.

Lenski, Richard E., Michael R. Rose, Suzanne C. Simpson, et Scott C. Tadler. 1991. « Long-Term Experimental Evolution in Escherichia coli. I. Adaptation and Divergence During 2,000 Generations ». The American Naturalist 138 (6): 131541.

Lenski, Richard E., et Michael Travisano. 1994. « Dynamics of adaptation and diversification: a 10,000-generation experiment with bacterial populations ». Proceedings of the National Academy of Sciences 91 (15): 6808–6814.

Leopold, E. B., et M. F. Denton. 1987. « Comparative age of grassland and steppe east and west of the northern rocky mountain ». Annals of the Missouri Botanical Garden, 841–867.

Leopold, Estella B., et Harry D. MacGinitie. 1972. « Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains ». Floristics and Paleoflorists of Asia and Eastern North America.

Letten, Andrew D., Michael B. Ashcroft, David A. Keith, John R. Gollan, et Daniel Ramp. 2013. « The importance of temporal climate variability for spatial patterns in plant diversity ». Ecography 36 (12): 1341–1349.

Letten, Andrew D., S. Kathleen Lyons, et Angela T. Moles. 2013. « The Mid-Domain Effect: It's Not Just about Space ». Journal of Biogeography 40 (11): 201719.

Levin, Simon A., et Robert T. Paine. 1974. « Disturbance, patch formation, and community structure ». Proceedings of the National Academy of Sciences 71 (7): 2744–2747.

Levinsky, Irina, Flemming Skov, Jens-Christian Svenning, et Carsten Rahbek. 2007. « Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals ». Biodiversity and Conservation 16 (13): 3803–3816.

LEVINTON, JEFFREY S. 1970. « The paleoecological significance of opportunistic species ». Lethaia 3 (1): 69–78.

Levinton, Jeffrey S. 2001. Genetics, paleontology, and macroevolution. Cambridge University Press.

Levinton, Jeffrey S., et Lev Ginzburg. 1984. « Repeatability of taxon longevity in successive foraminifera radiations and a theory of random appearance and extinction ». Proceedings of the National Academy of Sciences 81 (17): 5478–5481.

Lewis, Simon L., et Mark A. Maslin. 2015. « Defining the anthropocene ». Nature 519 (7542): 171–180.

Lindsey, David A., Richard K. Glanzman, Charles W. Naeser, et Douglas J. Nichols. 1981. « Upper Oligocene evaporites in basin fill of Sevier Desert region, western Utah ». AAPG Bulletin 65 (2): 251–260.

Linné, Carl von, et others. 1758. « Systema naturae ». Ed 10 (1758): 563.

Liow, Lee Hsiang. 2007. « Does versatility as measured by geographic range, bathymetric range and morphological variability contribute to taxon longevity? » Global Ecology and Biogeography 16 (1): 117–128.

Liow, Lee Hsiang, Mikael Fortelius, Kari Lintulaakso, Heikki Mannila, et Nils Chr Stenseth. 2008. « Lower extinction risk in sleep-or-hide mammals ». The American Naturalist 173 (2): 264–272.

Lipman, P. W., H. J. Prostka, et R. L. Christiansen. 1972. « Cenozoic volcanism and plate-tectonic evolution of the western United States. I. Early and Middle Cenozoic ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences 271 (1213): 217–248.

Lomolino, Mark V. 2000. « Ecology's most general, yet protean pattern: The species-area relationship ». Journal of Biogeography 27 (1): 17–26.

Lotka, Alfred J. 1924. Elements of Physical Biology. Reprinted 1956 as Elements of Mathematical Biology. Dover, New York.

Louys, Julien, Darren Curnoe, et Haowen Tong. 2007. « Characteristics of Pleistocene megafauna extinctions in Southeast Asia ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 243 (1): 152–173.

Lu, Peter J., Motohiro Yogo, et Charles R. Marshall. 2006. « Phanerozoic marine biodiversity dynamics in light of the incompleteness of the fossil record ». Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103 (8): 2736–2739.

Lucas, SPENCER G. 1998. « Fossil mammals and the Paleocene/Eocene series boundary in Europe, North America, and Asia ». Late Paleocene–early Eocene climatic and biotic events in the marine and terrestrial records. Columbia University Press, New York, 451–500.

Luckett, W. Patrick, et Jean-Louis Hartenberger. 1985. « Evolutionary relationships among rodents: comments and conclusions ». In Evolutionary relationships among Rodents, 685–712. Springer.

Lunt, Daniel J., T. Dunkley Jones, Malte Heinemann, Matthew Huber, Allegra LeGrande, Arne Winguth, Claire Loptson, et al. 2012. « A model-data comparison for a multi-model ensemble of early Eocene atmosphere-ocean simulations: EoMIP ». Climate of the Past.

Luo, Zhe-Xi, et John R. Wible. 2005. « A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification ». Science 308 (5718): 103–107.

Luyendyk, Bruce P. 1991. « A model for Neogene crustal rotations, transtension, and transpression in southern

California ». Geological Society of America Bulletin 103 (11): 1528–1536.

Luyendyk, Bruce P., Marc J. Kamerling, et Richard Terres. 1980. « Geometric model for Neogene crustal rotations in southern California ». Geological Society of America Bulletin 91 (4): 211–217.

Maas, Mary C., Mark RL Anthony, Philip D. Gingerich, Gregg F. Gunnell, et David W. Krause. 1995. « Mammalian generic diversity and turnover in the Late Paleocene and Early Eocene of the Bighorn and Crazy Mountains Basins, Wyoming and Montana (USA) ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 115 (14): 181–207.

MacArthur, Robert H. 1958. « Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests ». Ecology 39 (4): 599–619.

———. 1960. « On the relative abundance of species ». The American Naturalist 94 (874): 25–36.

———. 1968. « The theory of the niche ». Population biology and evolution 159: 176.

———. 1970. « Species packing and competitive equilibrium for many species ». Theoretical population biology 1 (1): 1–11.

———. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University

MacArthur, Robert H., et Edward O. Wilson. 1963. « An equilibrium theory of insular zoogeography ». Evolution, 373–387.

MacArthur, Robert, et Richard Levins. 1964. « Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment ». Proceedings of the National Academy of Sciences 51 (6): 1207–1210.

Macarthur, Robert, et Richard Levins. 1967. « The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species ». The American Naturalist 101 (921): 377–385.

MacFadden, Bruce J. 1986. « Fossil horses from "Eohippus"(Hyracotherium) to Equus: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size ». Paleobiology 12 (04): 355–369.

———. 1994. Fossil horses: systematics, paleobiology, and evolution of the family Equidae. Cambridge University Press.

———. 1997. « Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals ». Trends in ecology & evolution 12 (5): 182–187.

———. 2005. « Fossil horses–evidence for evolution ». Science 307 (5716): 1728–1730.

MacFadden, Bruce J., Yang Wang, Thure E. Cerling, et Federico Anaya. 1994. « South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million-year sequence from the Bolivian Andes ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 107 (34): 257–268.

MacGinitie, Harry Dunlap. 1962. The Kilgore flora: a late Miocene flora from northern Nebraska. University of California Press.

MacLeod, Norman. 1998. « Impacts and marine invertebrate extinctions ». Geological Society, London, Special Publications 140 (1): 217–246.

Magurran, Anne E., et Brian J. McGill. 2011. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press.

Manchester, S. R., et H. W. Meyer. 1987. « Oligocene fossil plants of the John Day formation, Fossil, Oregon ». Oregon Geology 49 (10).

Margalef, Ramon. 1968. « Perspectives in ecological theory ».

Maridet, Olivier, Gilles Escarguel, Loïc Costeur, Pierre Mein, Marguerite Hugueney, et Serge Legendre. 2007. « Small mammal (rodents and lagomorphs) European biogeography from the Late Oligocene to the mid Pliocene ». Global Ecology and Biogeography 16 (4): 529–544.

Martin, Emmanuel LO, Bernard Pittet, Juan-Carlos Gutiérrez-Marco, Jean Vannier, Khadija El Hariri, Rudy Lerosey-Aubril, Moussa Masrour, et al. 2016. « The Lower Ordovician Fezouata Konservat-Lagerstätte from Morocco: age, environment and evolutionary perspectives ». Gondwana Research 34: 274–283.

Martínez-Meyer, Enrique, A. Townsend Peterson, et William W. Hargrove. 2004. « Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity ». Global Ecology and Biogeography 13 (4): 305–314.

Marvier, Michelle, Peter Kareiva, et Michael G. Neubert. 2004. « Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation ». Risk analysis 24 (4): 869–878.

Mason, Norman WH, Francesco Bello, David Mouillot, Sandrine Pavoine, et Stéphane Dray. 2013. « A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients ». Journal of Vegetation Science 24 (5): 794–806.

Matthews, Thomas J., et Robert J. Whittaker. 2014. « Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives ». Ecology and evolution 4 (11): 2263–2277.

Maurer, Brian A. 1999. Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective. University of Chicago Press.
Maurer, Brian A., et Brian J. McGill. 2004. « Neutral and non-neutral macroecology ». Basic and Applied Ecology 5 (5): 413–422.

May, Robert M. 1974. « On the theory of niche overlap ». Theoretical Population Biology 5 (3): 297–332.

May, Robert M., et Robert H. Mac Arthur. 1972. « Niche overlap as a function of environmental variability ». Proceedings of the National Academy of Sciences 69 (5): 1109–1113.

Mayr, Ernst. 1982. « Speciation and macroevolution ». Evolution 36 (6): 1119–1132.

———. 1996. « What is a species, and what is not? » Philosophy of science 63 (2): 262–277.

———. 2002. What Evolution Is. Reprint edition. New York: Basic Books.

McCain, Christy M. 2004. « The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica ». Journal of Biogeography 31 (1): 19–31.

———. 2005. « Elevational gradients in diversity of small mammals ». Ecology 86 (2): 366–372.

———. 2007. « Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats ». Global Ecology and biogeography 16 (1): 1–13.

McCain, Christy M., et Sarah RB King. 2014. « Body size and activity times mediate mammalian responses to climate change ». Global change biology 20 (6): 1760–1769.

McCallum, Malcolm L. 2007. « Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate ». Journal of Herpetology 41 (3): 483–491.

———. 2015. « Vertebrate biodiversity losses point to a sixth mass extinction ». Biodiversity and conservation 24 (10): 2497–2519.

McClammer, James U., et David R. Crabtree. 1989. « Post-Barremian (Early Cretaceous) to Paleocene paleobotanical collections in the western interior of North America ». Review of palaeobotany and palynology 57 (3): 221–232.

McCune, Bruce, et T. F. H. Allen. 1985. « Will similar forests develop on similar sites? » Canadian Journal of Botany 63 (3): 367–376.

McGill, Brian J., Brian J. Enquist, Evan Weiher, et Mark Westoby. 2006. « Rebuilding community ecology from functional traits ». Trends in ecology & evolution 21 (4): 178–185.

McGill, Brian J., Brian A. Maurer, et Michael D. Weiser. 2006. « Empirical evaluation of neutral theory ». Ecology 87 (6): 1411–1423.

McGowan, Alistair J., et Andrew B. Smith. 2008. « Are global Phanerozoic marine diversity curves truly global? A study of the relationship between regional rock records and global Phanerozoic marine diversity ». Paleobiology 34 (1): 80–103.

McGowran, Brian. 1989. « Silica burp in the Eocene ocean ». Geology 17 (9): 857–860.

McGrew, Laura W. 1963. « Geology of the Fort Laramie area, Platte and Goshen Counties, Wyoming ». USGPO,.

McKenna, M. C., S. K. Bell, G. G. Simpson, R. H. Nichols, R. H. Tedford, K. F. Koopman, G. G. Musser, N. A. Neff, J. Shoshani, et D. M. McKenna. 1997. « Classification of mammals above the species levelColumbia Univ ». Press, New York.

McKenna, Malcolm C. 1980. « Eocene paleolatitude, climate, and mammals of Ellesmere Island ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 30: 349–362.

McKinney, Michael L. 1996. « The biology of fossil abundance ». Revista Española de Paleontología 11 (2): 125–133.

McKinney, Michael L., et Julie L. Lockwood. 1999. « Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction ». Trends in ecology & evolution 14 (11): 450–453.

McShea, Daniel W., et David M. Raup. 1986. « Completeness of the geological record ». The Journal of geology 94 (4): 569–574.

Menge, Bruce A., et John P. Sutherland. 1976. « Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity ». The American Naturalist 110 (973): 351–369.

Miller, Kenneth G., Richard G. Fairbanks, et Gregory S. Mountain. 1987. « Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history, and continental margin erosion ». Paleoceanography 2 (1): 1–19.

Miller, Richard S. 1967. « Pattern and process in competition ». Advances in ecological research 4: 1–74.

Mittelbach, Gary G., Douglas W. Schemske, Howard V. Cornell, Andrew P. Allen, Jonathan M. Brown, Mark B. Bush, Susan P. Harrison, et al. 2007. « Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography ». Ecology letters 10 (4): 315–331.

Mittelbach, Gary G., Christopher F. Steiner, Samuel M. Scheiner, Katherine L. Gross, Heather L. Reynolds, Robert B. Waide, Michael R. Willig, Stanley I. Dodson, et Laura Gough. 2001. « What is the observed relationship between species richness and productivity? » Ecology 82 (9): 2381–2396.

Mora, Camilo, Derek P. Tittensor, Sina Adl, Alastair GB Simpson, et Boris Worm. 2011. « How many species are there on Earth and in the ocean? » PLoS Biol 9 (8): e1001127.

Moretti, Antonio N. 2009. « Taxonomy of Fusarium genus: A continuous fight between lumpers and splitters ». Zbornik Matice srpske za prirodne nauke, n° 117: 7–13.

Moritz, Craig, James L. Patton, Chris J. Conroy, Juan L. Parra, Gary C. White, et Steven R. Beissinger. 2008. « Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA ». Science 322 (5899): 261–264.

Morlo, Michael. 2006. « New remains of Barbourofelidae (Mammalia, Carnivora) from the Miocene of Southern Germany: implications for the history of barbourofelid migrations ». Beiträge zur Paläontologie 30: 339–346.

Morris, S. Conway. 1989. « Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion ». Science 246 (4928): 339.

Morris, S. Conway, et Richard A. Robison. 1982. « The enigmatic medusoid Peytoia and a comparison of some Cambrian biotas ». Journal of Paleontology, 116–122.

Mouillot, David, Olivier Dumay, et Jean Antoine Tomasini. 2007. « Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 71 (3): 443–456.

Moyne, Sébastien, et Pascal Neige. 2007. « The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 248 (1): 82–95.

Myers, Norman. 1989. « Extinction rates past and present ». Bioscience 39 (1): 39–41.

Nadell, Carey D., et Bonnie L. Bassler. 2011. « A fitness trade-off between local competition and dispersal in Vibrio cholerae biofilms ». Proceedings of the National Academy of Sciences 108 (34): 14181–14185.

Neige, Pascal. 2003. « Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World ». Journal of Biogeography 30 (8): 1125–1137.

Neill, William E. 1975. « Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization ». Ecology 56 (4): 809–826.

Newmark, William D. 1986. « Species-area relationship and its determinants for mammals in western North American national parks ». Biological Journal of the Linnean Society 28 (12): 83–98.

Nogués-Bravo, David. 2009. « Predicting the past distribution of species climatic niches ». Global Ecology and Biogeography 18 (5): 521–531.

Nogués-Bravo, David, Jesús Rodríguez, Joaquín Hortal, Persaram Batra, et Miguel B. Araújo. 2008. « Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth ». PLoS Biol 6 (4): e79.

Nolan, Thomas B. 1943. « The Basin and Range Province in Utah, Nevada, and California ». US Geological Survey.

Öckinger, Erik, Oliver Schweiger, Thomas O. Crist, Diane M. Debinski, Jochen Krauss, Mikko Kuussaari, Jessica D.

Petersen, et al. 2010. « Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis ». Ecology letters 13 (8): 969–979.

Olden, Julian D. 2006. « Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography ». Journal of Biogeography 33 (12): 2027–2039.

Olsson, Richard K., Kenneth G. Miller, et Timothy E. Ungrady. 1980. « Late Oligocene transgression of middle Atlantic coastal plain ». Geology 8 (11): 549–554.

Oppel, A. s. d. « 1856-1858. Die Juraformation Englands, Frankreichs und siidwestlichen Deutschlands ». Wiirttemberger Naturforschende Jahreshefte 12: 14.

Orbigny, A. d'. s. d. 1842-1849. Paléontologie franaise; terrains jurassiques. 1. Céphalopodes.

Osborn, Henry Fairfield. 1910. « The age of mammals in Europe ». Asia and North America: Macmillan, New York.

Owen-Smith, R. Norman. 1992. Megaherbivores: the influence of very large body size on ecology. Cambridge university press.

Pacala, S. W., et J. Roughgarden. 1982. « Spatial heterogeneity and interspecific competition ». Theoretical Population Biology 21 (1): 92–113.

Pacala, Stephen W., et Mark Rees. 1998. « Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity ». The American Naturalist 152 (5): 729–737.

Paine, R. T., Juan Carlos Castillo, et Juan Cancino. 1985. « Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State ». The American Naturalist 125 (5): 679–691.

Paine, Robert T. 1966. « Food web complexity and species diversity ». The American Naturalist 100 (910): 65–75.

Pälike, Heiko, Richard D. Norris, Jens O. Herrle, Paul A. Wilson, Helen K. Coxall, Caroline H. Lear, Nicholas J. Shackleton, Aradhna K. Tripati, et Bridget S. Wade. 2006. « The heartbeat of the Oligocene climate system ». science 314 (5807): 1894–1898.

Pardini, Renata, Sergio Marques de Souza, Ricardo Braga-Neto, et Jean Paul Metzger. 2005. « The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape ». Biological conservation 124 (2): 253–266.

Park, Thomas. 1948. « Interspecies competition in populations of Trilobium confusum Duval and Trilobium castaneum Herbst ». Ecological Monographs 18 (2): 265–307.

———. 1954. « Experimental studies of interspecies competition II. Temperature, humidity, and competition in two species of Tribolium ». Physiological Zoology 27 (3): 177–238.

———. 1962. « Beetles, competition, and populations ». Science 138 (3548): 1369–1375.

Parmesan, Camille. 2006. « Ecological and evolutionary responses to recent climate change ». Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37: 637–669.

Pascual, Rosendo, et Edgardo Ortiz Jaureguizar. 1990. « Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America ». Journal of Human Evolution 19 (12): 23–60.

Pavoine, Sandrine, Amandine Gasc, Michael B. Bonsall, et Norman WH Mason. 2013. « Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? » Journal of Vegetation Science 24 (5): 781–793.

Pavoine, Sandrine, Jeanne Vallet, Anne-Béatrice Dufour, Sophie Gachet, et Hervé Daniel. 2009. « On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity ». Oikos 118 (3): 391–402.

Pearson, Richard G., et Terence P. Dawson. 2003. « Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? » Global ecology and biogeography 12 (5): 361–371.

———. 2005. « Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change ». Biological Conservation 123 (3): 389–401.

Pekar, Stephen F., Robert M. DeConto, et David M. Harwood. 2006. « Resolving a late Oligocene conundrum: deep-sea warming and Antarctic glaciation ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 231 (1): 29–40.

Petchey, Owen L., et Kevin J. Gaston. 2002. « Functional diversity (FD), species richness and community composition ».

Ecology Letters 5 (3): 402–411.

Peters, Robert Henry. 1976. « Tautology in evolution and ecology ». The American Naturalist 110 (971): 1–12.

Peterson, A. T., J. Soberón, et V. Sánchez-Cordero. 1999. « Conservatism of ecological niches in evolutionary time ». Science 285 (5431): 1265–1267.

Peterson, A. Townsend. 2011. « Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence ». Journal of Biogeography 38 (5): 817–827.

Peterson, A. Townsend, Victor Sánchez-Cordero, Jorge Soberón, Jeremy Bartley, Robert W. Buddemeier, et Adolfo G. Navarro-Sigüenza. 2001. « Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae ». Ecological modelling 144 (1): 21–30.

Petraitis, Peter S. 1979. « Likelihood measures of niche breadth and overlap ». Ecology 60 (4): 703–710.

Petraitis, Peter S., et Steven R. Dudgeon. 1999. « Experimental evidence for the origin of alternative communities on rocky intertidal shores ». Oikos, 239–245.

Phillips, John. 1860. Life on the earth: its origin and succession. Macmillan and Company.

Pianka, Eric R. 1972. « r and K selection or b and d selection? » The American Naturalist 106 (951): 581–588.

———. 1974. « Niche overlap and diffuse competition ». Proceedings of the National Academy of Sciences 71 (5): 2141–2145.

———. 1981. « Competition and niche theory ». Theoretical ecology principles and applications, 167–196.

Pievani, Telmo. 2014. « The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity ». Rendiconti Lincei 25 (1): 85–93.

Pocheville, Arnaud. 2015. « The ecological niche: history and recent controversies ». In Handbook of evolutionary thinking in the sciences, 547–586. Springer.

Pontin, A. J. 1982. Competition and coexistence of species. Pitman advanced publishing program.

Powell, C. McA, et P. J. Conaghan. 1973. « Plate tectonics and the Himalayas ». Earth and Planetary Science Letters 20 (1): 1–12.

Powell, Thomas, et Peter J. Richerson. 1985. « Temporal variation, spatial heterogeneity, and competition for resources in plankton systems: a theoretical model ». The American Naturalist 125 (3): 431–464.

Preston, Frank W. 1948. « The commonness, and rarity, of species ». Ecology 29 (3): 254–283.

———. 1960. « Time and space and the variation of species ». Ecology 41 (4): 611–627.

———. 1962. « The canonical distribution of commonness and rarity: Part I ». Ecology 43 (2): 185–215.

Prothero, D. R. 1998. The chronological, climatic, and paleogeographic background to North American evolution. Evolution of Tertiary mammabls of North America. Oxford (UK): Oxford University Press.

Prothero, Donald. 2012. « Cenozoic mammals and climate change: the contrast between coarse-scale versus high-resolution studies explained by species sorting ». Geosciences 2 (2): 25–41.

Prothero, Donald R. 2004. « Did impacts, volcanic eruptions, or climate change affect mammalian evolution? » Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 214 (3): 283–294.

Prothero, Donald R., et Scott E. Foss. 2007. The evolution of artiodactyls. JHU Press.

Prothero, Donald R., et Timothy H. Heaton. 1996. « Faunal stability during the early Oligocene climatic crash ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 127 (14): 257–283.

Purnell, Mark A., et Philip CJ Donoghue. 2005. « Between death and data: biases in interpretation of the fossil record of conodonts ». Special Papers in Palaeontology 73: 7–25.

Purves, Drew W., et Stephen W. Pacala. 2005. « Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process ». Biotic interactions in the tropics, 107–138.

Purvis, Andy, Paul-Michael Agapow, John L. Gittleman, et Georgina M. Mace. 2000. « Nonrandom Extinction and the Loss of Evolutionary History ». Science 288 (5464): 32830.

Rabosky, Daniel L. 2013. « Diversity-dependence, ecological speciation, and the role of competition in macroevolution ». Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 44: 481–502.

Rabosky, Daniel L., et Irby J. Lovette. 2008. « Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time? » Evolution 62 (8): 1866–1875.

Rachele, Linda D. 1976. « Palynology of the Legler lignite: a deposit in the Tertiary Cohansey Formation of New Jersey, USA ». Review of Palaeobotany and Palynology 22 (3): 225–252.

Raup, David M. 1972. « Taxonomic diversity during the Phanerozoic ». Science 177 (4054): 1065–1071.

———. 1975. « Taxonomic diversity estimation using rarefaction ». Paleobiology, 333–342.

———. 1976. « Species diversity in the Phanerozoic: a tabulation ». Paleobiology 2 (04): 279–288.

———. 1979a. « Biases in the fossil record of species and genera ». Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History 13: 85–91.

———. 1979b. « Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications ». Science 206 (4415): 217–218.

———. 1992a. Extinction: bad genes or bad luck? WW Norton & Company.

———. 1992b. « Large-body impact and extinction in the Phanerozoic ». Paleobiology 18 (01): 80–88.

Raup, David M., et J. John Sepkoski. 1982. « Mass extinctions in the marine fossil record ». Science 215 (4539): 1501–1503.

———. 1984. « Periodicity of extinctions in the geologic past ». Proceedings of the National Academy of Sciences 81 (3): 801–805.

Raymo, M. E., et William F. Ruddiman. 1992. « Tectonic forcing of late Cenozoic climate ». Nature 359 (6391): 117–122.

Raymo, Maureen E., et Kerim H. Nisancioglu. 2003. « The 41 kyr world: Milankovitch's other unsolved mystery ». Paleoceanography 18 (1).

Rees, Mark. 1993. « Trade-offs among dispersal strategies in British plants ». Nature 366 (6451): 150–152.

Remsen, James Vanderbeek. 1991. Community ecology of Neotropical kingfishers. Vol. 124. Univ of California Press.

Renaud, Sabrina, Jacques Michaux, Daniela N. Schmidt, Jean-Pierre Aguilar, Pierre Mein, et Jean-Christophe Auffray. 2005. « Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 272 (1563): 609–617.

Renne, Paul R., Alan L. Deino, Frederik J. Hilgen, Klaudia F. Kuiper, Darren F. Mark, William S. Mitchell, Leah E. Morgan, Roland Mundil, et Jan Smit. 2013. « Time scales of critical events around the Cretaceous-Paleogene boundary ». Science 339 (6120): 684–687.

Repenning, Charles A., et Elisabeth M. Brouwers. 1992. Late Pliocene-early Pleistocene ecologic changes in the Arctic Ocean borderland. US Government Printing Office.

Retallack, G. J. 1992. « Paleosols and changes in climate and vegetation across the Eocene/Oligocene boundary ». Eocene–Oligocene Climatic and Biotic Evolution: Princeton University Press, Princeton, 382–398.

Retallack, Gregory J. 1997. « Neogene expansion of the North American prairie ». Palaios 12 (4): 380–390.

———. 2001. « Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling ». The Journal of Geology 109 (4): 407–426.

Rey, Jacques. 1997. Stratigraphie, terminologie française. Vol. 19. Elf exploration production.

Ricklefs, Robert E., et Dolph Schluter. 1993. « Species diversity: regional and historical influences ». Species diversity in ecological communities, 350–363.

Robinson, Stuart A., Daniel P. Murphy, Derek Vance, et Deborah J. Thomas. 2010. « Formation of "Southern Component Water" in the Late Cretaceous: Evidence from Nd-isotopes ». Geology 38 (10): 871–874.

Rodríguez, Pilar, et Héctor T Arita. 2004. « Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation ». Ecography 27 (5): 547–556.

Rominger, A. J., K. R. Goodman, J. Y. Lim, E. E. Armstrong, L. E. Becking, G. M. Bennett, M. S. Brewer, et al. 2015.

« Community assembly on isolated islands: macroecology meets evolution ». Global Ecology and Biogeography.

Roopnarine, Peter D. 2003. « Analysis of rates of morphologic evolution ». Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34 (1): 605–632.

Root, Richard B. 1967. « The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher ». Ecological monographs 37 (4): 317–350.

Rose, Kenneth D., et J. David Archibald. 2005. The rise of placental mammals: origins and relationships of the major extant clades. JHU Press.

Rosenzweig, Michael L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.

Rosenzweig, Michael L., et Jerald Winakur. 1969. « Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity ». Ecology 50 (4): 558–572.

Rosindell, James, Stephen P. Hubbell, et Rampal S. Etienne. 2011. « The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten ». Trends in ecology & evolution 26 (7): 340–348.

Roughgarden, Jonathan, et Marcus Feldman. 1975. « Species packing and predation pressure ». Ecology 56 (2): 489–492.

Roughgarden, Jonathan, et Joan Roughgarden. 1998. Primer of ecological theory. Benjamin-Cummings Publishing Company.

Roy, Kaustuv, David Jablonski, et James W. Valentine. 2002. « Body size and invasion success in marine bivalves ». Ecology Letters 5 (2): 163–167.

Roy, Kaustuv, David Jablonski, James W. Valentine, et Gary Rosenberg. 1998. « Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses ». Proceedings of the national Academy of Sciences 95 (7): 3699–3702.

Roy, Kaustuv, et Karen K. Martien. 2001. « Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves ». Journal of Biogeography 28 (4): 485–493.

Royer, Dana L., Robert A. Berner, Isabel P. Montañez, Neil J. Tabor, et David J. Beerling. 2004. « Co 2 as a primary driver of phanerozoic climate ». GSA today 14 (3): 4–10.

Royer, Jean-Yves, et David T. Sandwell. 1989. « Evolution of the eastern Indian Ocean since the Late Cretaceous: Constraints from Geosat altimetry ». Journal of Geophysical Research: Solid Earth 94 (B10): 13755–13782.

Ruddiman, William F., John E. Kutzbach, et I. Colin Prentice. 1997. « Testing the climatic effects of orography and CO2 with general circulation and biome models ». In Tectonic uplift and climate change, 203–235. Springer.

Ruddiman, William F., M. Raymo, et A. McIntyre. 1986. « Matuyama 41,000-year cycles: North Atlantic Ocean and northern hemisphere ice sheets ». Earth and Planetary Science Letters 80 (12): 117–129.

Russell, Dale A. 1975. « Reptilian diversity and the Cretaceous-Tertiary transition in North America ». Geological Association of Canada, Special Paper 13: 119–136.

———. 1977. « The biotic crisis at the end of the Cretaceous period ». In Cretaceous-Tertiary Extinctions and Possible Terrestrial and Extraterrestrial Causes, 11.

Sadler, Peter M. 1981. « Sediment accumulation rates and the completeness of stratigraphic sections ». The Journal of Geology 89 (5): 569–584.

Sandel, B., L. Arge, B. Dalsgaard, R. G. Davies, K. J. Gaston, W. J. Sutherland, et J.-C. Svenning. 2011. « The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism ». Science 334 (6056): 66064.

Sanders, Nathan J. 2002. « Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule ». Ecography 25 (1): 25–32.

Schellart, W. P., D. R. Stegman, R. J. Farrington, J. Freeman, et L. Moresi. 2010. « Cenozoic tectonics of western North America controlled by evolving width of Farallon slab ». Science 329 (5989): 316–319.

Scher, Howie D., et Ellen E. Martin. 2008. « Oligocene deep water export from the North Atlantic and the development of the Antarctic Circumpolar Current examined with neodymium isotopes ». Paleoceanography 23 (1).

Schloss, Carrie A., Tristan A. Nuñez, et Joshua J. Lawler. 2012. « Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere ». Proceedings of the National Academy of Sciences 109 (22): 8606–8611.

Schluter, Dolph. 2000. « Ecological character displacement in adaptive radiation ». the american naturalist 156 (S4): S4–S16.

Schluter, Dolph, et John Donald McPhail. 1992. « Ecological character displacement and speciation in sticklebacks ». The American Naturalist 140 (1): 85–108.

Schmidt, Niels Martin, et Per Moestrup Jensen. 2003. « Changes in mammalian body length over 175 years—adaptations to a fragmented landscape? » Conservation Ecology 7 (2).

Schoener, Thomas W. 1982. « The controversy over interspecific competition: despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought ». American Scientist 70 (6): 586–595.

Schulte, Peter, Laia Alegret, Ignacio Arenillas, José A. Arz, Penny J. Barton, Paul R. Bown, Timothy J. Bralower, et al. 2010. « The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary ». Science 327 (5970): 1214–1218.

Secord, Ross, Jonathan I. Bloch, Stephen GB Chester, Doug M. Boyer, Aaron R. Wood, Scott L. Wing, Mary J. Kraus, Francesca A. McInerney, et John Krigbaum. 2012. « Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum ». Science 335 (6071): 959–962.

Seilacher, Adolf. 1970. « Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie ». Lethaia 3 (4): 393–396.

Sepkoski, J. John. 1978. « A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders ». Paleobiology 4 (03): 223–251.

———. 1981. « A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record ». Paleobiology 7 (01): 36–53.

———. 1982. « Mass extinctions in the Phanerozoic oceans: a review ». Geological Society of America Special Papers 190: 283–290.

———. 1993. « Ten years in the library: new data confirm paleontological patterns ». Paleobiology 19 (01): 43–51.

———. 1998. « Rates of speciation in the fossil record ». Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 353 (1366): 315–326.

Sepkoski, J. John, Richard K. Bambach, David M. Raup, et James W. Valentine. 1981. « Phanerozoic marine diversity and the fossil record ». Nature 293 (5832): 435–437.

Sepkoski, J. John, David Jablonski, et Michael Foote. 2002. « A compendium of fossil marine animal genera ». Bulletins of American paleontology.

Sepkoski Jr, J. J. 1992. « A compendium of fossil marine animal families ». Contributions in biology and geology/ Milwaukee Public Museum 83: 1–156.

Sepkoski Jr, J. John. 1975. « Stratigraphic biases in the analysis of taxonomic survivorship ». Paleobiology, 343–355.

Sevenster, Jan G., et Jacques JM Van Alphen. 1993. « A life history trade-off in Drosophila species and community structure in variable environments ». Journal of Animal Ecology, 720–736.

Shackleton, Nicholas John, et Neil D. Opdyke. 1973. « Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of Equatorial Pacific core V28-238: Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 105 year and 106 year scale ». Quaternary research 3 (1): 39–55.

Shackleton, Norman John, H. H. Lamb, B. C. Worssam, J. M. Hodgson, A. R. Lord, F. W. Shotton, D. J. Schove, et L. H. N. Cooper. 1977. « The oxygen isotope stratigraphic record of the late pleistocene [and discussion] ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 280 (972): 169–182.

Sheehan, Peter M. 1977. « A reflection of labor by systematists? » Paleobiology 3 (03): 325–328.

Shurin, Jonathan B., et Emily G. Allen. 2001. « Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales ». The American Naturalist 158 (6): 624–637.

Siefert, Andrew, Catherine Ravenscroft, Michael D. Weiser, et Nathan G. Swenson. 2013. « Functional Beta-Diversity Patterns Reveal Deterministic Community Assembly Processes in Eastern North American Trees ». Global Ecology and Biogeography 22 (6): 68291.

Sieh, Kebby E. 1978. « Slip along the San Andreas fault associated with the great 1857 earthquake ». Bulletin of the Seismological Society of America 68 (5): 1421–1448.

Signor, Philip W., et Jere H. Lipps. 1982. « Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil

record ». Geological Society of America Special Papers 190: 291–296.

Silvertown, Jonathan W. 1983. « The distribution of plants in limestone pavement: tests of species interaction and niche separation against null hypotheses ». The Journal of Ecology, 819–828.

Silvestro, Daniele, Jan Schnitzler, et Georg Zizka. 2011. « A Bayesian framework to estimate diversification rates and their variation through time and space ». BMC evolutionary biology 11 (1): 311.

Simberloff, D. S. 1972. « Models in biogeography ». Models in paleobiology 250: 160–191.

Simberloff, Daniel, et Tamar Dayan. 1991. « The guild concept and the structure of ecological communities ». Annual review of ecology and systematics 22 (1): 115–143.

Simpson, George Gaylord. 1944. Tempo and mode in evolution. 15. Columbia University Press.

———. 1950. « History of the fauna of Latin America ». American Scientist 38 (3): 361–389.

———. 1951. « The species concept ». Evolution 5 (4): 285–298.

———. 1964. « Species density of North American recent mammals ». Systematic Biology 13 (14): 57–73.

Simpson, George Gaylord, et others. 1951. « Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. » Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. Smith, Alan G., et Kevin T. Pickering. 2003. « Oceanic gateways as a critical factor to initiate icehouse Earth ». Journal of the Geological Society 160 (3): 337–340.

Smith, Alan Gilbert, A. M. Hurley, et James C. Briden. 1981. Phanerozoic paleocontinental world maps. CUP Archive.

Smith, Andrew B. 2001. « Large–scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 356 (1407): 351–367.

Smith, Andrew B., et Alistair J. McGowan. 2005. « Cyclicity in the fossil record mirrors rock outcrop area ». Biology Letters 1 (4): 443–445.

Smith, Andrew B., et ALISTAIR J. McGOWAN. 2007. « The shape of the Phanerozoic marine palaeodiversity curve: how much can be predicted from the sedimentary rock record of Western Europe? » Palaeontology 50 (4): 765–774.

Smith, Eric P. 1982. « Niche breadth, resource availability, and inference ». Ecology 63 (6): 1675–1681.

Smith, Felisa A., Alison G. Boyer, James H. Brown, Daniel P. Costa, Tamar Dayan, SK Morgan Ernest, Alistair R. Evans, et al. 2010. « The evolution of maximum body size of terrestrial mammals ». science 330 (6008): 1216–1219.

Smith, Robin Y., David R. Greenwood, et James F. Basinger. 2010. « Estimating paleoatmospheric pCO 2 during the early Eocene climatic optimum from stomatal frequency of Ginkgo, Okanagan Highlands, British Columbia, Canada ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 293 (1): 120–131.

Smith, Thierry, Kenneth D. Rose, et Philip D. Gingerich. 2006. « Rapid Asia–Europe–North America geographic dispersal of earliest Eocene primate Teilhardina during the Paleocene–Eocene thermal maximum ». Proceedings of the National Academy of Sciences 103 (30): 11223–11227.

Smith, William. 1816. Strata identified by organized fossils. Giuseppe Castrovilli.

Sniegowski, Paul D., Philip J. Gerrish, et Richard E. Lenski. 1997. « Evolution of high mutation rates in experimental populations of E. coli ». Nature 387 (6634): 703.

Snyder, W. S., W. R. Dickinson, et M. L. Silberman. 1976. « Tectonic implications of space-time patterns of Cenozoic magmatism in the western United States ». Earth and Planetary Science Letters 32 (1): 91–106.

Soberón, Jorge. 2007. « Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species ». Ecology letters 10 (12): 1115–1123.

Sørensen, Thorvald. 1948. « A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons ». Biol. Skr. 5: 1–34.

Stanley, S. M., et Xiangling Yang. 1994. « A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era ». Science 266 (5189): 1340.

Stanley, Steven M. 1979. « Macroevolution: pattern and process ».

Stanton Jr, Robert J., et Penelope C. Nelson. 1980. « Reconstruction of the trophic web in paleontology: community

structure in the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas) ». Journal of Paleontology, 118–135.

Stehli, F. G., et S. D. Webb. 1985. The great American biotic exchange. New York: Plenum Press.

Stevens, George C. 1989. « The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics ». The American Naturalist 133 (2): 240–256.

Stewart, John H. 1971. « Basin and Range structure: A system of horsts and grabens produced by deep-seated extension ». Geological Society of America Bulletin 82 (4): 1019–1044.

Stirton, Ruben Arthur. 1940. Phylogeny of North American Equidae. Vol. 24. University of California Press.

Stokstad, Erik. 2009. « On the origin of ecological structure ». Science 326 (5949): 33–35.

Storer, JOHN E., D. R. Prothero, et R. J. Emry. 1996. 12. Eocene-Oligocene Faunas of the Cypress Hills Formation, Saskatchewan. Cambridge University Press Cambridge, UK.

Sullivan, Daniel J. 1987. « Insect hyperparasitism ». Annual review of entomology 32 (1): 49–70.

Suppe, John, Christine Powell, et Robert Berry. 1975. « Regional topography, seismicity, Quaternary volcanism, and the present-day tectonics of the western United States ». Am. J. Sci 275: 397–436.

Sutcliffe, Owen E., Julian A. Dowdeswell, Robert J. Whittington, Johannes N. Theron, et Jonathan Craig. 2000. « Calibrating the Late Ordovician glaciation and mass extinction by the eccentricity cycles of Earth's orbit ». Geology 28 (11): 967–970.

Svensen, Henrik, Sverre Planke, Anders Malthe-Sørenssen, Bjørn Jamtveit, Reidun Myklebust, Torfinn Rasmussen Eidem, et Sebastian S. Rey. 2004. « Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming ». Nature 429 (6991): 542–545.

Sweet, A. R., et D. R. Braman. 1992. « The KT boundary and contiguous strata in western Canada: interactions between paleoenvironments and palynological assemblages ». Cretaceous Research 13 (1): 31–79.

Swenson, Nathan G., Pedro Anglada-Cordero, et John A. Barone. 2011. « Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 278 (1707): 877–884.

Swenson, Nathan G., David L. Erickson, Xiangcheng Mi, Norman A. Bourg, Jimena Forero-Montaña, Xuejun Ge, Robert Howe, et al. 2012. « Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities ». Ecology 93 (sp8).

Swihart, Robert K., Thomas M. Gehring, Mary Beth Kolozsvary, et Thomas E. Nupp. 2003. « Responses of 'resistant'vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries ». Diversity and Distributions 9 (1): 1–18.

Takeuchi, Akinori, et Peter B. Larson. 2005. « Oxygen isotope evidence for the late Cenozoic development of an orographic rain shadow in eastern Washington, USA ». Geology 33 (4): 313–316.

Tedford, R. H., M. F. Skinner, R. W. Fields, J. M. Rensberger, D. P. Whistler, Theodore Galusha, B. E. Taylor, J. R. Macdonald, et S. D. Webb. 1987. « Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America ». Cenozoic mammals of North America: geochronology and biostratigraphy, 153–210.

Teichert, Curt. 1956. « How many fossil species? » Journal of Paleontology, 967–969.

« The impacts of Cenozoic climate and habitat changes on small mammal diversity of North America ». 2017.

Thomas, Chris D., Alison Cameron, Rhys E. Green, Michel Bakkenes, Linda J. Beaumont, Yvonne C. Collingham, Barend FN Erasmus, et al. 2004. « Extinction risk from climate change ». Nature 427 (6970): 145–148.

Thomas, Deborah J., James C. Zachos, Timothy J. Bralower, Ellen Thomas, et Steven Bohaty. 2002. « Warming the fuel for the fire: Evidence for the thermal dissociation of methane hydrate during the Paleocene-Eocene thermal maximum ». Geology 30 (12): 1067–1070.

Thompson, D. 1917. « 'Arcy: On growth and form ». Cambridge: Univ. Press,.

Thorne, Jeffrey L., et Hirohisa Kishino. 2002. « Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data ». Systematic biology 51 (5): 689–702.

Thrasher, Bridget L., et Lisa C. Sloan. 2009. « Carbon dioxide and the early Eocene climate of western North America ».

Geology 37 (9): 807–810.

Thuiller, Wilfried, Sébastien Lavergne, Cristina Roquet, Isabelle Boulangeat, Bruno Lafourcade, et Miguel B. Araujo. 2011. « Consequences of climate change on the tree of life in Europe ». Nature 470 (7335): 531–534.

Tiffney, Bruce H. 1985. « The Eocene North Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere ». Journal of the Arnold Arboretum 66 (2): 243–273.

Tilman, David. 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press.

———. 1985. « The resource-ratio hypothesis of plant succession ». The American Naturalist 125 (6): 827–852.

———. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. 26. Princeton University Press.

———. 1990. « Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession ». Oikos, 3–15.

———. 1994. « Competition and biodiversity in spatially structured habitats ». Ecology 75 (1): 2–16.

———. 2004. « Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly ». Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America 101 (30): 10854–10861.

Tilman, David, et John A. Downing. 1996. « Biodiversity and stability in grasslands ». Ecosystem management: selected readings 367: 363–365.

Tilman, David, Johannes Knops, David Wedin, Peter Reich, Mark Ritchie, et Evan Siemann. 1997. « The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes ». Science 277 (5330): 1300–1302.

Tilman, David, et Clarence L. Lehman. 1997. « Habitat destruction and species extinctions ». Spatial ecology, 233–249.

Tilman, David, Robert M. May, Clarence L. Lehman, et Martin A. Nowak. 1994. « Habitat destruction and the extinction debt ».

Tokeshi, M. 1993. « Species abundance patterns and community structure ». Advances in ecological research 24: 111–186.

Tokeshi, Mutsunori. 1997. « Species coexistence and abundance: patterns and processes ». In Biodiversity, 35–55. Springer.

Tokeshi, Mutsunori, et Peter E. Schmid. 2002. « Niche division and abundance: an evolutionary perspective ». Population Ecology 44 (3): 0189–0200.

Travis, J. M. J. 2003. « Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 270 (1514): 467–473.

Tschudy, Robert H. 1973. « Complexiopollis pollen lineage in Mississippi embayment rocks ». US Govt. Print. Off.,.

———. 1975. Normapolles pollen from the Mississippi embayment. US Government Printing Office.

Tucker, Caroline M., Marc W. Cadotte, Silvia B. Carvalho, T. Jonathan Davies, Simon Ferrier, Susanne A. Fritz, Rich Grenyer, et al. 2016. « A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology ». Biological Reviews.

Turner, Sandra Kirtland, Philip F. Sexton, Christopher D. Charles, et Richard D. Norris. 2014. « Persistence of carbon release events through the peak of early Eocene global warmth ». Nature Geoscience 7 (10): 748–751.

Urdy, Séverine, Nicolas Goudemand, Hugo Bucher, et Régis Chirat. 2010. « Allometries and the Morphogenesis of the Molluscan Shell: A Quantitative and Theoretical Model ». Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution 314B (4): 280302.

Uyeda, Josef C., Thomas F. Hansen, Stevan J. Arnold, et Jason Pienaar. 2011. « The million-year wait for macroevolutionary bursts ». Proceedings of the National Academy of Sciences 108 (38): 15908–15913.

Valenciano, Alberto, Jon A. Baskin, Juan Abella, Alejandro Pérez-Ramos, M. Ángeles Álvarez-Sierra, Jorge Morales, et Adam Hartstone-Rose. 2016. « Megalictis, the Bone-Crushing Giant Mustelid (Carnivora, Mustelidae, Oligobuninae) from the Early Miocene of North America ». PloS one 11 (4): e0152430.

Valentine, James W. 1969. « Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time ». Palaeontology 12 (4): 684–709.

———. 1970. « How many marine invertebrate fossil species? A new approximation ». Journal of Paleontology, 410–415.

———. 1974. « Temporal bias in extinctions among taxonomic categories ». Journal of Paleontology, 549–552.

Van Dam, Jan A., Hayfaa Abdul Aziz, M. Ángeles Álvarez Sierra, Frederik J. Hilgen, Lars W. van den Hoek Ostende, Lucas J. Lourens, Pierre Mein, Albert J. van Der Meulen, et Pablo Pelaez-Campomanes. 2006. « Long-period astronomical forcing of mammal turnover ». Nature 443 (7112): 687–691.

Van Valen, L., et R. E. Sloan. 1977. « Ecology and the extinction of the dinosaurs ». Evolutionary Theory 2 (1): 37–64.

Van Valen, Leigh. 1964. « Relative abundance of species in some fossil mammal faunas ». The American Naturalist 98 (899): 109–116.

———. 1973. « A new evolutionary law ». Evolutionary theory 1: 1–30.

———. 1977. « The red queen ». The American Naturalist 111 (980): 809–810.

Van Valen, Leigh M. 1984. « A resetting of Phanerozoic community evolution ».

Van Valkenburgh, Blaire. 1991. « Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators ». Paleobiology 17 (04): 340–362.

———. 2007. « Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora ». Integrative and Comparative Biology 47 (1): 147–163.

Van Valkenburgh, Blaire, Xiaoming Wang, et John Damuth. 2004. « Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids ». Science 306 (5693): 101–104.

Vandermeer, John H. 1972. « Niche theory ». Annual review of Ecology and Systematics 3 (1): 107–132.

Vane-Wright, Richard I., Chris J. Humphries, et Paul H. Williams. 1991. « What to protect?—Systematics and the agony of choice ». Biological conservation 55 (3): 235–254.

Vellend, Mark, William K. Cornwell, Karen Magnuson-Ford, et Arne Ø Mooers. 2011. « Measuring phylogenetic biodiversity ». Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, Oxford, UK, 194–207.

Vellend, Mark, Kris Verheyen, Kathryn M. Flinn, Hans Jacquemyn, Annette Kolb, Hans Van Calster, George Peterken, et al. 2007. « Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use ». Journal of Ecology 95 (3): 565–573.

Villa, Giuliana, Chiara Fioroni, Davide Persico, Andrew P. Roberts, et Fabio Florindo. 2014. « Middle Eocene to Late Oligocene Antarctic glaciation/deglaciation and southern ocean productivity ». Paleoceanography 29 (3): 223–237.

Vitousek, Peter M., Harold A. Mooney, Jane Lubchenco, et Jerry M. Melillo. 1997. « Human domination of Earth's ecosystems ». Science 277 (5325): 494–499.

Volterra, Vito. 1926. « Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically ». Nature 118 (2972): 558–560.

Von Humboldt, Alexander. 1807. Essai sur la géographie des plantes: accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. Vol. 5. F. Schoell.

Vrba, Elisabeth S. 1993. « Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics ». American Journal of Science 293 (A): 418–452.

———. 1995. Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins. Yale University Press.

Vrba, Elizabeth S. 1985. « Ecological and adaptive changes associated with early hominid evolution ». Ancestors: The Hard Evidence. Alan R. Liss, New York, 63–71.

Wade, Mary. 1968. « Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South Australia ». Lethaia 1 (3): 238–267.

Wagner, Peter J., Martin Aberhan, Austin Hendy, et Wolfgang Kiessling. 2007. « The effects of taxonomic standardization on sampling-standardized estimates of historical diversity ». Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 274 (1608): 439–444.

Wake, David B., et Vance T. Vredenburg. 2008. « Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the

world of amphibians ». Proceedings of the National Academy of Sciences 105 (Supplement 1): 11466–11473.

Wallace, Alfred Russel. 1871. Contributions to the theory of natural selection: a series of essays. Macmillan.

———. 1876. « The Geographical Distribution of Animals: With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface: In Two Volumes ».

Wallace, Alfred Russell. 1859. « Letter from Mr. Wallace concerning the geographical distribution of birds ». Ibis 1: 449–454.

Waltari, Eric, et Robert P. Guralnick. 2009. « Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges ». Journal of Biogeography 36 (1): 148–161.

Walther, Gian-Reto, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor JC Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, et Franz Bairlein. 2002. « Ecological responses to recent climate change ». Nature 416 (6879): 389–395.

Wang, Yang, Thure E. Cerling, et Bruce J. MacFadden. 1994. « Fossil horses and carbon isotopes: new evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 107 (34): 269–279.

Warny, Sophie, Rosemary A. Askin, Michael J. Hannah, Barbara AR Mohr, J. Ian Raine, David M. Harwood, Fabio Florindo, et others. 2009. « Palynomorphs from a sediment core reveal a sudden remarkably warm Antarctica during the middle Miocene ». Geology 37 (10): 955–958.

Warton, David I., Stephen T. Wright, et Yi Wang. 2012. « Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects ». Methods in Ecology and Evolution 3 (1): 89–101.

Warwick, R. M., et K. R. Clarke. 1995. « New'biodiversity'measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress ». Marine Ecology Progress Series 129: 301–305.

Waters, Aaron Clement. 1961. « Stratigraphic and lithologic variations in the Columbia River basalt ». American Journal of Science 259 (8): 583–611.

Watson, James D., et Francis HC Crick. 1953. « The structure of DNA ». In Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology, 18:123–131. Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Webb, S. David. 1977. « A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America ». Annual Review of Ecology and Systematics 8 (1): 355–380.

———. 1991. « Ecogeography and the great American interchange ». Paleobiology 17 (03): 266–280.

———. 2006. « THE GREAT AMERICAN BIOTIC INTERCHANGE: PATTERNS AND PROCESSES1 ». Annals of the Missouri Botanical Garden 93 (2): 245–257.

Weiher, Evan, et Paul Keddy. 2001. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press.

Weiher, Evan, et Paul A. Keddy. 1995. « Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns ». Oikos, 159–164.

Weir, Jason T., Eldredge Bermingham, et Dolph Schluter. 2009. « The great American biotic interchange in birds ». Proceedings of the National Academy of Sciences 106 (51): 21737–21742.

Weir, Jason T., et Dolph Schluter. 2007. « The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals ». Science 315 (5818): 1574–1576.

Wennekes, Paul L., James Rosindell, et Rampal S. Etienne. 2012. « The neutral—niche debate: a philosophical perspective ». Acta biotheoretica 60 (3): 257–271.

Wesley-Hunt, Gina D. 2005. « The morphological diversification of carnivores in North America ». Paleobiology 31 (1): 35–55.

Westoby, Mark, Michelle Leishman, Janice Lord, H. Poorter, et Daniel J. Schoen. 1996. « Comparative ecology of seed size and dispersal [and discussion] ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 351 (1345): 1309–1318.

Whittaker, Robert H., et Simon A. Levin. 1975. Niche: theory and application. Dowden, Hutchinson & Ross Stroudsbourg

Whittaker, Robert H., Simon A. Levin, et Richard B. Root. 1973. « Niche, habitat, and ecotope ». The American Naturalist 107 (955): 321–338.

Whittaker, Robert J. 2010. « Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness–productivity relationship ». Ecology 91 (9): 2522–2533.

Whittaker, Robert J., Katherine J. Willis, et Richard Field. 2001. « Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity ». Journal of Biogeography 28 (4): 453–470.

Wiens, John J., David D. Ackerly, Andrew P. Allen, Brian L. Anacker, Lauren B. Buckley, Howard V. Cornell, Ellen I. Damschen, et al. 2010. « Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology ». Ecology letters 13 (10): 1310–1324.

Wiens, John J., et Michael J. Donoghue. 2004. « Historical biogeography, ecology and species richness ». Trends in ecology & evolution 19 (12): 639–644.

Wiens, John J., et Catherine H. Graham. 2005. « Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology ». Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36: 519–539.

Wignall, P. B., et M. J. Benton. 1999. « Lazarus taxa and fossil abundance at times of biotic crisis ». Journal of the Geological Society 156 (3): 453–456.

Wilbur, Henry M. 1972. « Competition, predation, and the structure of the Ambystoma-Rana sylvatica community ». Ecology 53 (1): 3–21.

Willig, Michael R., D. M. Kaufman, et R. D. Stevens. 2003. « Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis ». Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34 (1): 273–309.

Willis, Charles G., et Charles C. Davis. 2015. « Rethinking migration ». Science 348 (6236): 766–766.

Willis, Charles G., Brian F. Franzone, Zhenxiang Xi, et Charles C. Davis. 2013. « The establishment of Central American migratory corridors and the biogeographic origins of seasonally dry tropical forests in Mexico. » Frontiers in genetics 5: 433–433.

Wilson, Edward O., et Robert H. MacArthur. 1967. « The theory of island biogeography ». Princeton, NJ.

Windley, Brian F. 1984. « The evolving continents ». Chichester, England and New York, John Wiley and Sons, 1984, 416 p.

Wing, Scott L., Thomas M. Bown, et John D. Obradovich. 1991. « Early Eocene biotic and climatic change in interior western North America ». Geology 19 (12): 1189–1192.

Wing, Scott L., et David R. Greenwood. 1993. « Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene ». Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 341 (1297): 243–252.

Wing, SCOTT L., et others. 1998. « Tertiary vegetation of North America as a context for mammalian evolution ». Evolution of tertiary mammals of North America 1: 37–65.

Witman, Jon D., et Kaustuv Roy. 2009. Marine macroecology. University of Chicago Press.

Wolfe, Jack A. 1966. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska. US Government Printing Office.

———. 1977. « Paleogene floras from the Gulf of Alaska region ».

———. 1978. « A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere: Data from fossil plants make it possible to reconstruct Tertiary climatic changes, which may be correlated with changes in the inclination of the earth's rotational axis ». American Scientist 66 (6): 694–703.

———. 1980. « Tertiary climates and floristic relationships at high latitudes in the Northern Hemisphere ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 30: 313–323.

———. 1985. « Distribution of major vegetational types during the Tertiary ». The Carbon Cycle and Atmospheric CO: Natural Variations Archean to Present, 357–375.

———. 1987. « Late Cretaceous-Cenozoic history of deciduousness and the terminal Cretaceous event ». Paleobiology 13 (02): 215–226.

———. 1992. « Climatic, floristic, and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America ». Eocene-Oligocene Biotic and Climatic Evolution, 421–436.

———. 1994. « Tertiary climatic changes at middle latitudes of western North America ». Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 108 (34): 195–205.

Woodburne, Michael O. 2010. « The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens ». Journal of Mammalian Evolution 17 (4): 245–264.

———. 2012. Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology. Columbia University Press.

Woodburne, Michael O., Gregg F. Gunnell, et Richard K. Stucky. 2009. « Climate directly influences Eocene mammal faunal dynamics in North America ». Proceedings of the National Academy of Sciences 106 (32): 13399–13403.

Woodward, F. I., et C. K. Kelly. 2003. « Why are species not more widely distributed? Physiological and environmental limits ». Macroecology: concepts and consequences. Blackwell, Oxford, 239–255.

Wright, S. Joseph. 1981. « Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation ». The American Naturalist 118 (5): 726–748.

Xing, Lida, Ryan C. McKellar, Min Wang, Ming Bai, Jingmai K. O'Connor, Michael J. Benton, Jianping Zhang, et al. 2016. « Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber ». Nature communications 7.

Yochem, P. K., et S. Leatherwood. 1985. « Blue whale Balaenoptera musculus (Linnaeus, 1758) ». Handbook of marine mammals 3: 193–240.

Young, Truman P., Jonathan M. Chase, et Russell T. Huddleston. 2001. « Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration ». Ecological restoration 19 (1): 5–18.

Yu, Douglas W., et Howard B. Wilson. 2001. « The competition-colonization trade-off is dead; long live the competition-colonization trade-off ». The American Naturalist 158 (1): 49–63.

Zachos, James C., Gerald R. Dickens, et Richard E. Zeebe. 2008. « An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics ». Nature 451 (7176): 279–283.

Zachos, James C., Ursula Röhl, Stephen A. Schellenberg, Appy Sluijs, David A. Hodell, Daniel C. Kelly, Ellen Thomas, et al. 2005. « Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene thermal maximum ». Science 308 (5728): 1611–1615.

Zachos, James C., Michael W. Wara, Steven Bohaty, Margaret L. Delaney, Maria Rose Petrizzo, Amanda Brill, Timothy J. Bralower, et Isabella Premoli-Silva. 2003. « A transient rise in tropical sea surface temperature during the Paleocene-Eocene thermal maximum ». Science 302 (5650): 1551–1554.

Zhang, Jiyi, Halin Zhao, Tonghui Zhang, Xueyong Zhao, et S. Drake. 2005. « Community succession along a chronosequence of vegetation restoration on sand dunes in Horqin Sandy Land ». Journal of Arid Environments 62 (4): 555–566.

Zhanxiang, Qiu. 2003. « Chapter 2: Dispersals of Neogene Carnivorans between Asia and North America ». Bulletin of the American Museum of Natural History, 18–31.

Annexes

ANNEXE 1 : Informations supplémentaires associées à l'article 1 accepté à Paleobiology

Evaluating the accuracy of biodiversity changes through geological time: from simulation to solution

Corentin Gibert and Gilles Escarguel

Supplementary results

In addition to the description of, and comment on the effects of first-order control parameters in the main text, we parallely describe and comment below the effects of all other control parameters on the quality of the original vs. discretized vs. average reconstructed diversity time series from both taxonomic richness and origination/extinction rates viewpoints.

{**T**, **N**, **M**, **D**} Sensitivity Analysis

Taxonomic richness

N (number of simulated taxa; **Fig. S2a**) and **T** (length of the simulated time interval; **Fig. S2b**) clearly more strongly affect the original-discretized curves correlation than the original-reconstructed curves correlation: all other things being equal, the larger **N**, the lower the correlation between the original and discretized time series (**Fig. S2a**), whereas the larger **T**, the higher the correlation between the same two curves (**Fig. S2b**). For any given {**T**, **M**, **D**} combination, increasing **N** directly increases the average absolute as well as relative numbers of false co-occurrences per biozone, therefore decreasing the correlation between the original and discretized time series. Conversely, for any given {**N**, **M**, **D**} combination, increasing **T** directly increases the number of successive biozones, and therefore decreases the average absolute as well as relative numbers of false co-occurrences per biozone, ultimately increasing the correlation between the original and discretized time series. Remarkably, the back-transformation algorithm we propose appears robust to the effects of both **N** and **T** parameters, an interesting property illustrating the fact that this algorithm accurately solves the false-co-occurrence issue introduced when time-discretizing the original dataset.

From the $\%_{UTB}$ perspective (**Fig. S3**), an increase in **D** or **N** parameters leads to a marked decrease of $\%_{UTB}$, the percentage of uniform time bins where the original taxonomic richness value falls within the 95% confidence interval of the reconstructed taxonomic richness; conversely, an increase in **M** or **T** parameters leads to a marked increase of $\%_{UTB}$. Therefore, the effects of varying **D** or **M** on $\%_{UTB}$ closely parallelize those accounted for by the Pearson correlation (**Fig. S3a, b**), strongly suggesting that the very same explanations hold for both correlation and $\%_{UTB}$ viewpoints. On the other hand, varying **N** or **T** also strongly affects the original-reconstructed relation from the $\%_{UTB}$ viewpoint, but *not* from the correlation viewpoint (compare **Fig. S2c, d** with **Fig. S3c, d**). This apparently paradoxical result is explained by the fact that these two control parameters affect the original-reconstructed relation by proportionally upshifting the reconstructed richness curve with respect to the original one, thus decreasing the $\%_{UTB}$ value without lowering the corresponding correlation coefficient. This result suggests that the quality of the original-discretized and original-reconstructed relations as observed here from a taxonomic richness viewpoint may differ from the one inferred for origination and extinction rates as proportional amounts of taxa originating and becoming extinct within a given time interval.

Origination and extinction rates

Contrary to taxonomic richness-based results, taxonomic rate-based multiple correlation analyses show somewhat different results depending on whether **A** = 0 (no clustering of origination and extinction events around the biozone boundaries in the original dataset; **Fig. S7**; **Table S7, S10**) or **A** > 0 (**Fig. S8**; **Table S7, S10**). On the one hand, when **A** = 0, average correlations are rather low (< 0.5) from both original-discretized and original-reconstructed viewpoints, with **D** (mean biozone duration) appearing as the first-order driving parameter and the three other parameters showing lower contributions. The predominant role of **D** in that case can be explained in the very same way as for taxonomic richness time series: smaller **D**-values generate biochronological frameworks with a lower absolute as well as relative amount of false co-occurrences than larger **D**-values. On the other hand, when **A** > 0, correlations observed between the original and discretized time series are much lower than the original-reconstructed ones, with **D** and **T** (total length of the simulated interval) appearing as the leading parameters of the original-discretized relations, and **N** (number of simulated taxa) leading the original-reconstructed relations, **M** always playing a negligible role. The first-order contribution of **N** over **D** when **A** > 0 for the original-reconstructed curves relationship is the direct consequence of the origination and extinction clustering around biozone boundaries: the higher **N**, the more contrasted the original taxonomic rate values of UTBs closer (high rate values) *vs*. further (weak to null values) to biozone boundaries, thus stretching the original-reconstructed relationship and reducing the relative influence of **D**. Overall, regardless of the value of **A**, multiple R^2-values always appear much lower for taxonomic rate than for taxonomic richness time series correlations, highlighting the relatively weak control exerted by all four simulation parameters {**T**, **N**, **M**, **D**} on the reliability of either the discretized or reconstructed taxonomic rate time series with respect to the original one.

From the Qd, Qr and $\%_{UTB}$ viewpoints, **D**, **M** and **N** appears to weakly affect both original-discretized and original-reconstructed time series relationships, **T** playing a rather weak ($\%_{UTB}$) to no (Qd and Qr) role here (**Fig. 7, Fig. S9, Table S8, S9**). In most cases, Qd ratios are noticeably larger than Qr ones: when all

{**A**, **C**} combinations are considered simultaneously, taxonomic rates estimated from the discretized time series tend to overestimate original ones (i.e., Qr always closer to 1 than Qd, making the reconstructed taxonomic rates more accurate estimates of original rates than the discretized ones). As far as concern the original-discretized rate curves relationship, none of the four simulation parameters appears to noticeably control Qd, except for the highest **A**-value, where **N** leads the relation. On the other hand, from both Qr and $\%_{UTB}$ viewpoints, the original-reconstructed rate curves relationship is mainly driven by the **D** and **M** parameters when **A** and **C** do not markedly differ, with an additional control by **N** when **A** and **C** strongly differ (**Table S8, S9**). Overall, taxonomic rates appear quantitatively less influenced by the four simulation parameters {**T**, **N**, **M**, **D**} than taxonomic richness, but qualitatively controlled in the same way, thus calling for the same type of explanation as given above for taxonomic richness time series.

Robustness of the Reconstruction Algorithm to Varying Concentration of Originations and Extinctions around Biozone Boundaries

For reconstructed taxonomic richness time series, median simulated Qr values range between 1.05 and 1.08 when singletons are included, and between 0.99 and 1.02 when singletons are excluded, whereas average simulated Qd values range between 1.2 and 1.3 with singletons, and between 1.14 and 1.18 without singletons (**Fig. 9a, b**). Concerning reconstructed taxonomic rates time series, median simulated Qr values range between 0.88 and 1 when **A** = 0, thus underestimating original rates, and between 0.8 and 1.44 when **A** > 0, with values closer to 1 for compatible {**A**, **C**} combinations (**Fig. 9c, d**). Overall, whereas discretized time series appear to consistently overestimate original ones in all cases but taxonomic rates under a time-homogenous model of origination and extinction rates, reconstructed taxonomic richness and rates values always appear much closer to original ones, whatever the simulated {**A**, **C**} combination.

Last, the $\%_{UTB}$ metric illustrates original taxonomic richness values falling within the 95% confidence interval of the reconstructed ones in more than 50% of cases on average ([52%-83%] with singletons, [55%-90%] without singletons; **Fig. S10a, b**), whereas original taxonomic rates values only fall within the 95% confidence interval of the reconstructed ones in 6% to 60% of cases on average (**Fig. S10c, d**). In all cases, $\%_{UTB}$ appears strongly affected by **A** and **C** values, with lowest $\%_{UTB}$ values for the most heterogeneous {**A**, **C**} combinations.

Simulation Results Based on Realistic {**T**, **N**, **M**, **D**} Parameter Combinations

Compared to Pearson correlation results, Qd & Qr results highlight a similar effect of on the accuracy of discretized and reconstructed taxonomic richness values with respect to the original ones: the higher, the closer the Qd and Qr values to 1, especially when including singletons in the computations (**Figs. 11, S12**). With its high value, the Mesozoic Radiolarian genera parameter combination shows Qd and Qr values very close to 1 whatever the simulated {**A**, **C**} combination, especially when singletons are excluded; conversely the low Meso-Cenozoic bird genera parameter combination returns the highest Qd (≥ 1.6) and Qr (≥ 1.2) values, even if Qr appears closer to 1 (1 ≤ Qr ≤ 1.2) when singletons are excluded from computations. With intermediate values, the two other combinations of simulation parameters

illustrate a moderate but rather constant overestimation of the original taxonomic richness for both discretized ($1.15 \leq Qd \leq 1.3$) and reconstructed ($1.04 \leq Qr \leq 1.12$) time series, and most remarkably a modest underestimation of original taxonomic richness by reconstructed time series when singletons are excluded and **A** = 0 for the US Cenozoic mammal parameter combination, and when A < 2 for the Paleogene European mammal parameter combination.

On the other hand, $\%_{UTB}$ values obtained from the four parameter combinations depict qualitatively similar results as Qr, with the highest percentages of original taxonomic richness included in reconstructed confidence interval ($65\% \leq \%_{UTB} \leq 98\%$) for the Mesozoic Radiolarian genera parameter combination, the lowest percentage ($38\% \leq \%_{UTB} \leq 67\%$) for Meso-Cenozoic bird parameter combination, and intermediate percentages obtained for Cenozoic and Paleogene mammals parameter combinations ($41\% \leq \%_{UTB} \leq 81\%$) (**Figs. S13, S14**). Nevertheless, this metric appears much more affected by **A** and **C** values than the other ones, with highest $\%_{UTB}$ values always reached for the most similar {**A**, **C**} combinations.

Last, Qd and Qr results for origination and extinction rates time series highlight two rather distinct situations, depending on **A** (**Figs. 13, S16**): when **A** = 0 (regardless the value of **C** for Qr), average Qd and Qr values always appear rather close to 1 (in most cases ranging between 0.9 and 1.1); conversely, when **A** > 0, Qd and Qr more markedly depart from 1, with discretized taxonomic rate values always strongly overestimating the original ones (average Qd > 1.5 in all cases), and reconstructed taxonomic rate values more or less strongly over- or underestimating original ones, strongly depending on the underlying {**A**, **C**} combination ($0.7 \leq Qr \leq 1.4$ for the four realistic parameter combinations studied here, with the values closest to 1 obtained for compatible {**A**, **C**} combinations). Therefore, based on Foote's (2000) origination and extinction rates, an original dataset resulting from a time-homogeneous rates evolutionary model (i.e., **A** = 0) leads to unbiased to very weakly biased discretized and reconstructed taxonomic rates estimates, an appealing property that does no longer apply when **A** > 0, i.e., under a time-heterogeneous rates evolutionary model.

The rather strong dependence of the reconstructed taxonomic rates accuracy to the underlying {**A**, **C**} combination is further corroborated by $\%_{UTB}$ (**Figs. S17, S18**). Departing from the correlation-based results detailed above, accuracy estimates based on $\%_{UTB}$ point toward the M/D ratio as the major driving parameter, as previously observed for the taxonomic richness time series relationships: the higher , the closer the discretized and reconstructed taxonomic rates estimates to the original rate values. Nevertheless, the overall accuracy of the discretized as well as reconstructed taxonomic rates time series with respect to the original one always appears much lower than the related taxonomic richness ones, especially when **A** > 0 (i.e., when originations and extinctions are more or less clustered around biozone boundaries). In addition, this overall accuracy of the discretized and reconstructed taxonomic rates time series appears more dependent on the underlying {**A**, **C**} combination than the related taxonomic richness ones, with contrasted parameter values always returning lowest accuracy levels.

Supplementary Figures

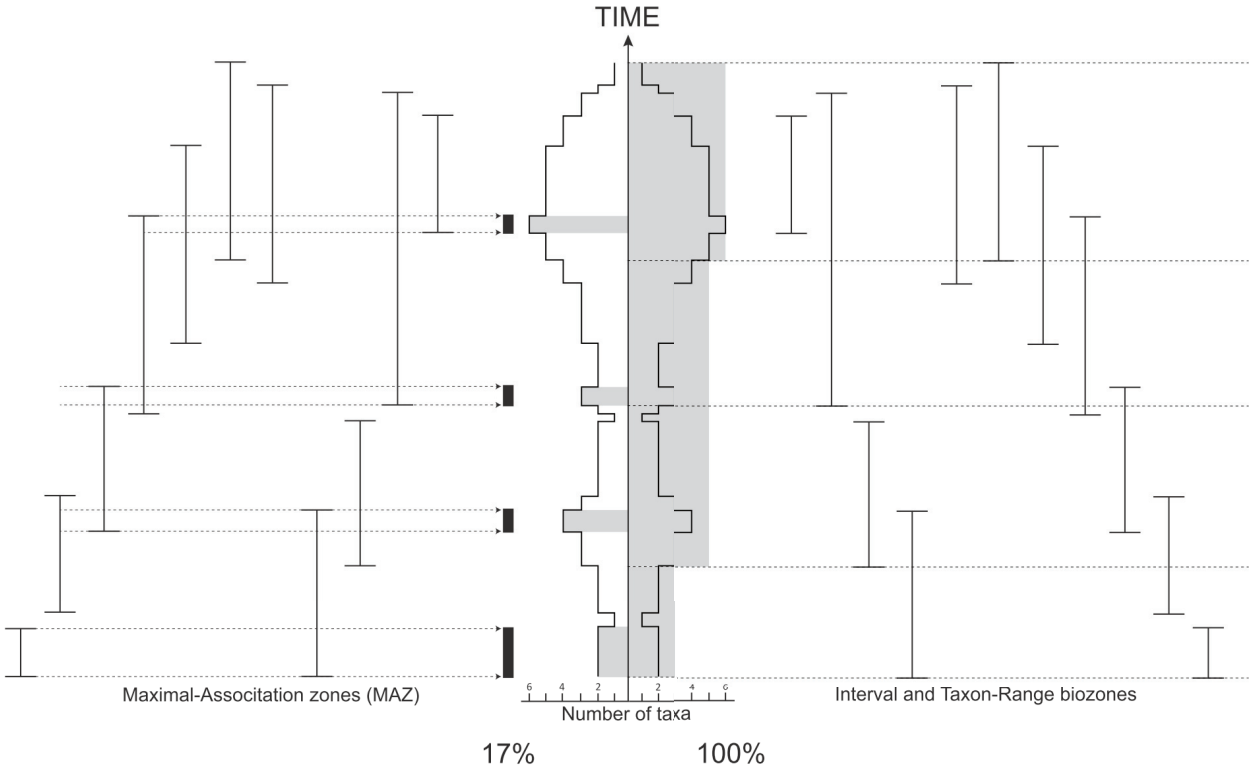


FIGURE S1. Time record of taxonomic richness changes based on two distinct methods of biozonation. Left, the biozonation is made of four Maximal-Association zones (MAZ) together recording 17% of the total time interval; right, the biozonation is made of four Interval (three first) or Taxon-Range (fourth) biozones together recording 100% of the total time interval.

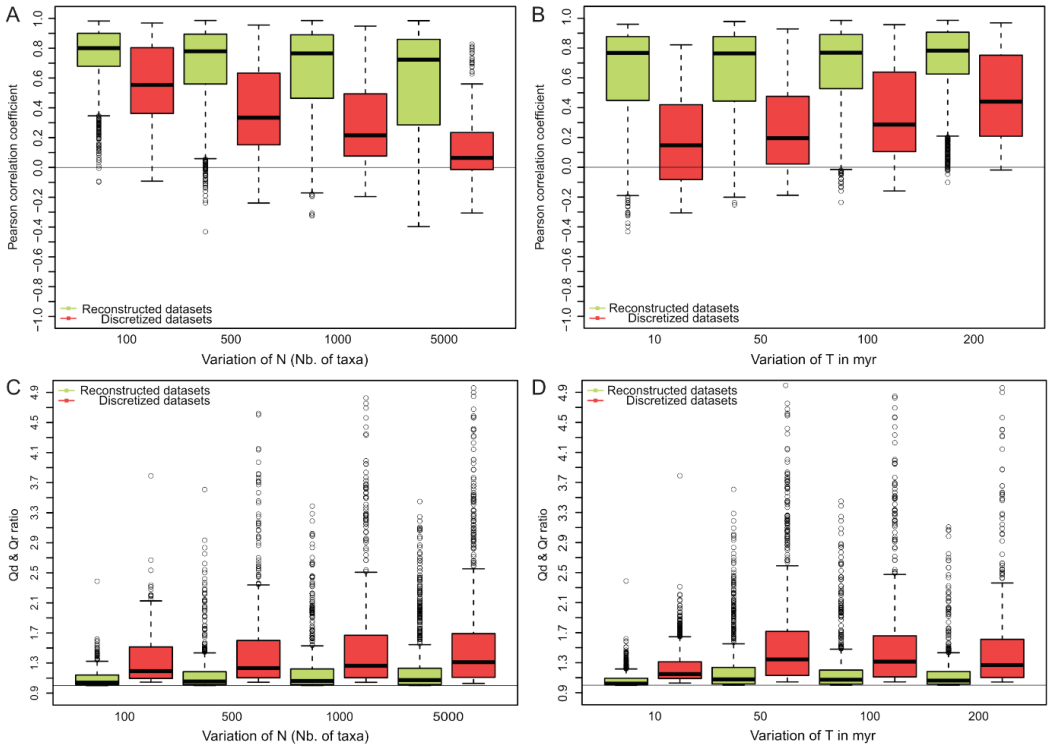


FIGURE S2. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) depending on the four simulation parameters **N** (A), **T** (B), and boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) depending on the four simulation parameters **N** (C), **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously.

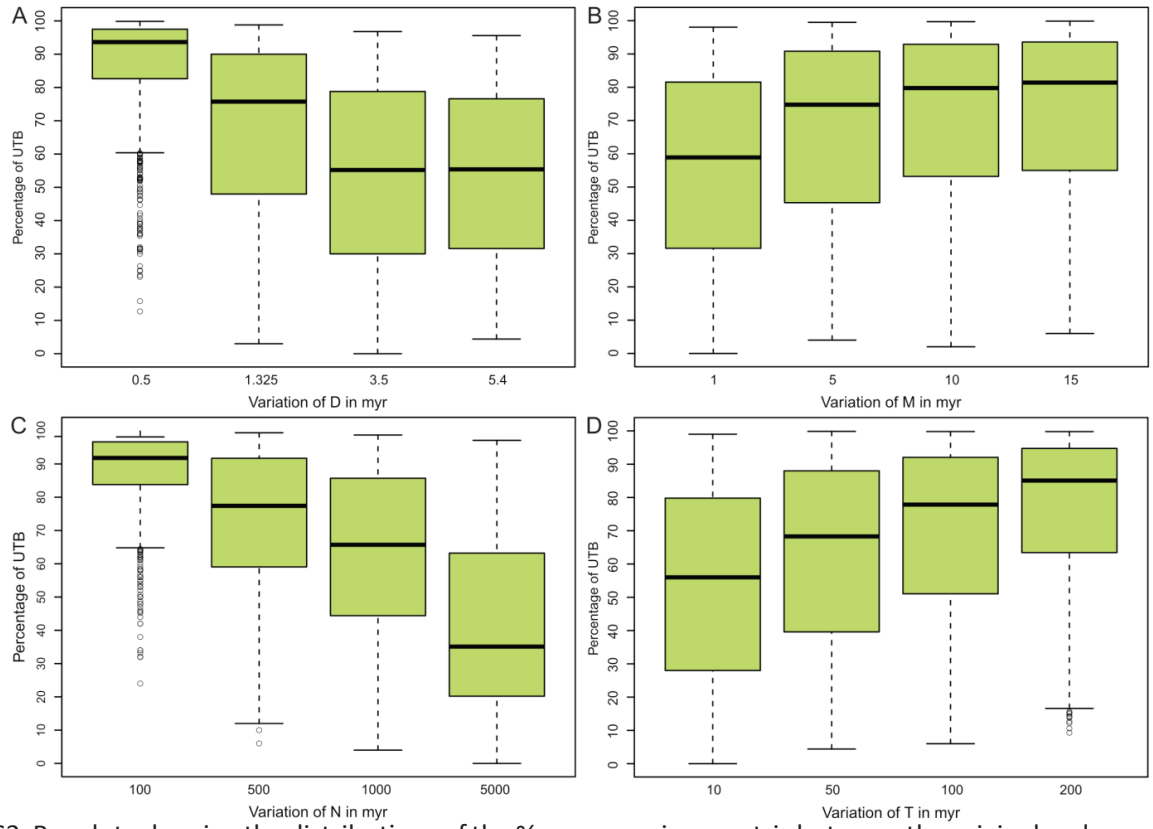


FIGURE S3. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed taxonomic richness time series (including singletons) depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously. See Fig. S6 for corresponding results without singletons.

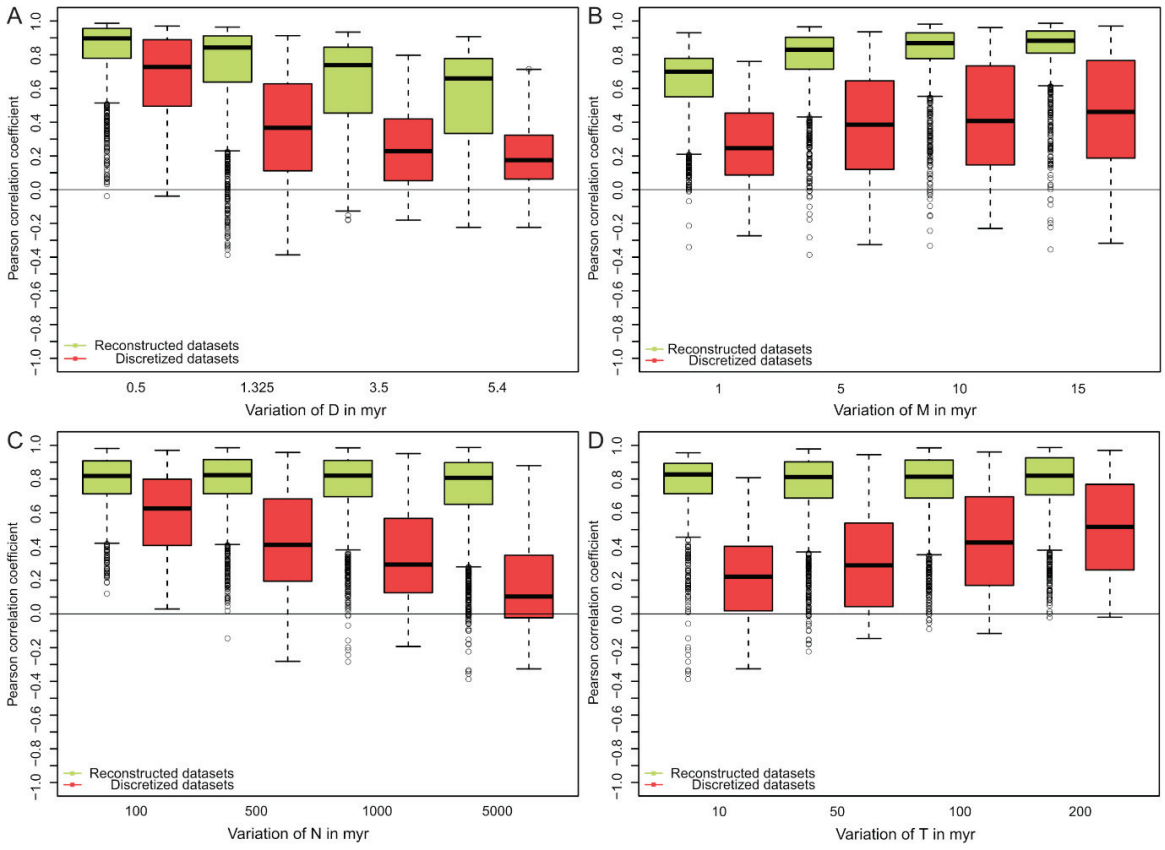


FIGURE S4. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (excluding singletons) depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously.

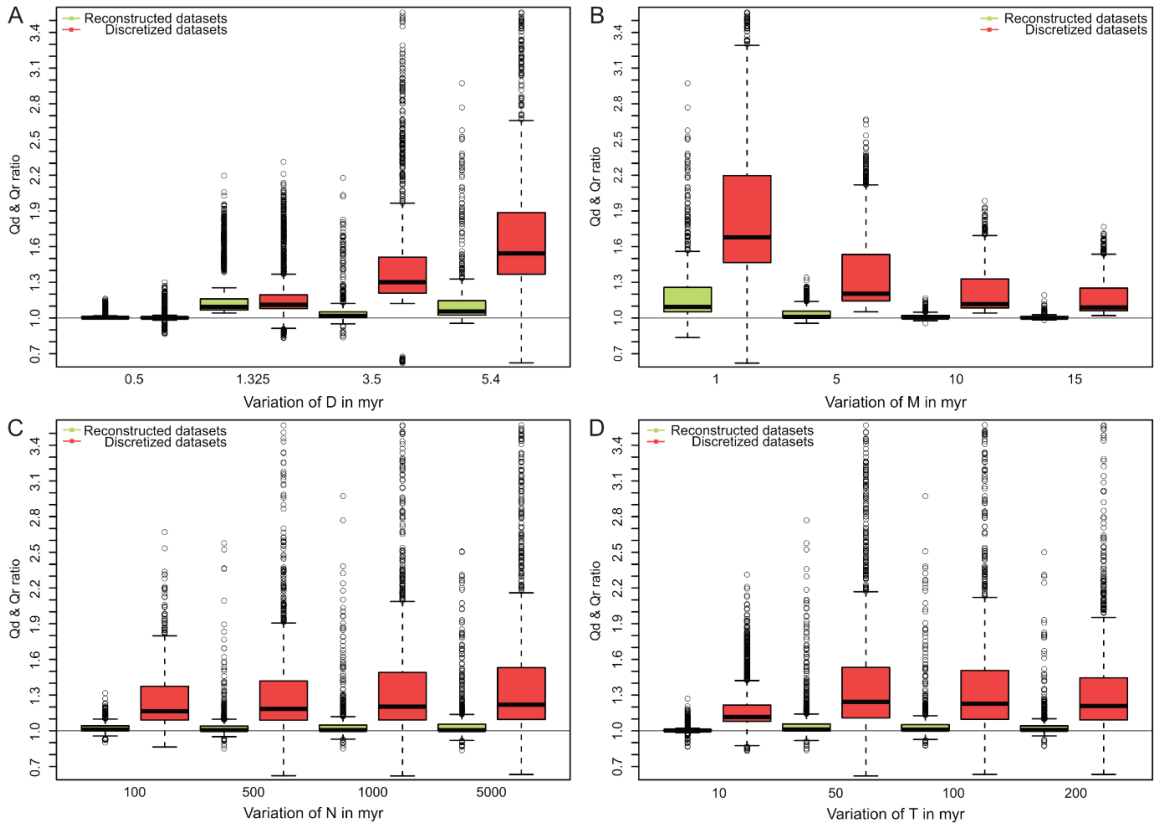


FIGURE S5. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (excluding singletons) depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously.

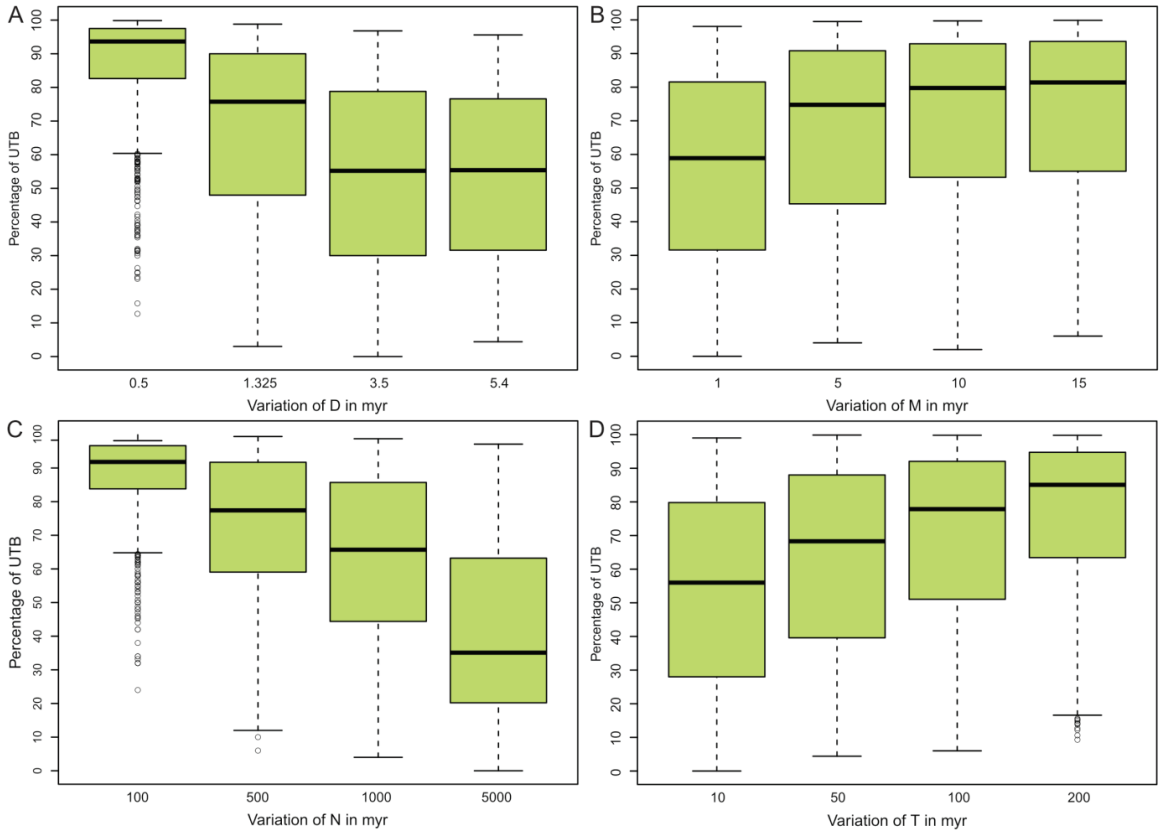


FIGURE S6. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed taxonomic richness time series (excluding singletons) depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously.

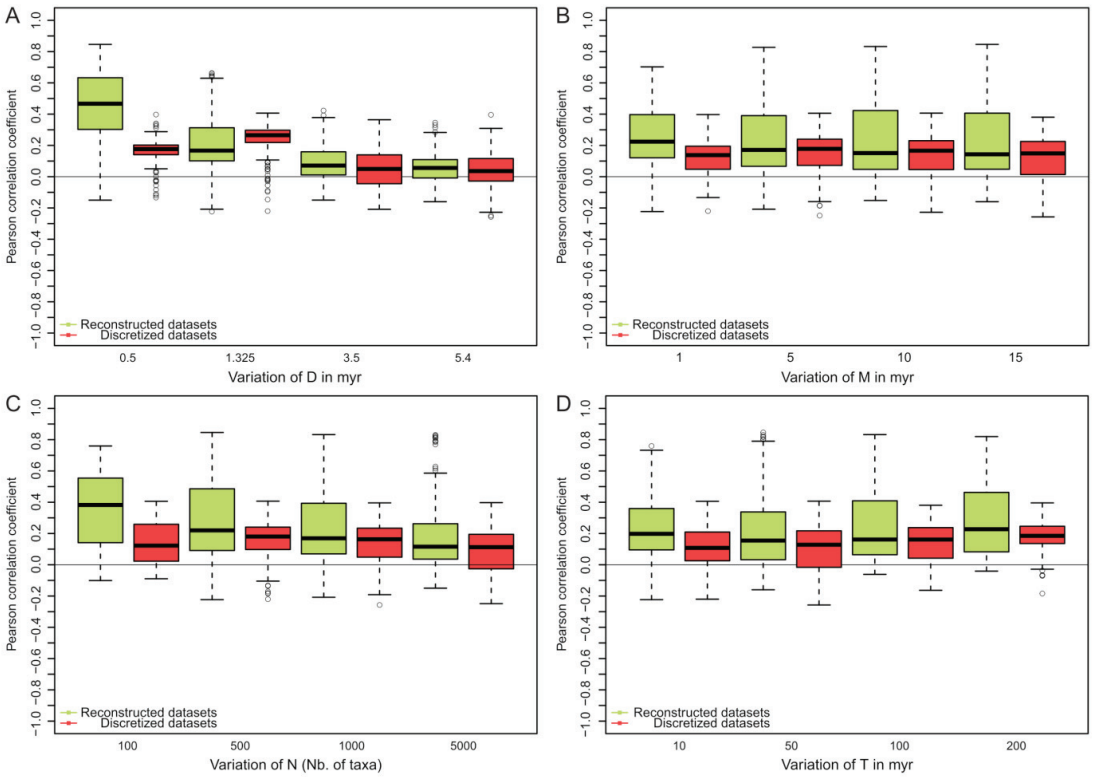


FIGURE S7. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), with **A** = 0 and all **C**-values considered simultaneously. Similar results are obtained for extinction rates, as illustrated by Table S10.

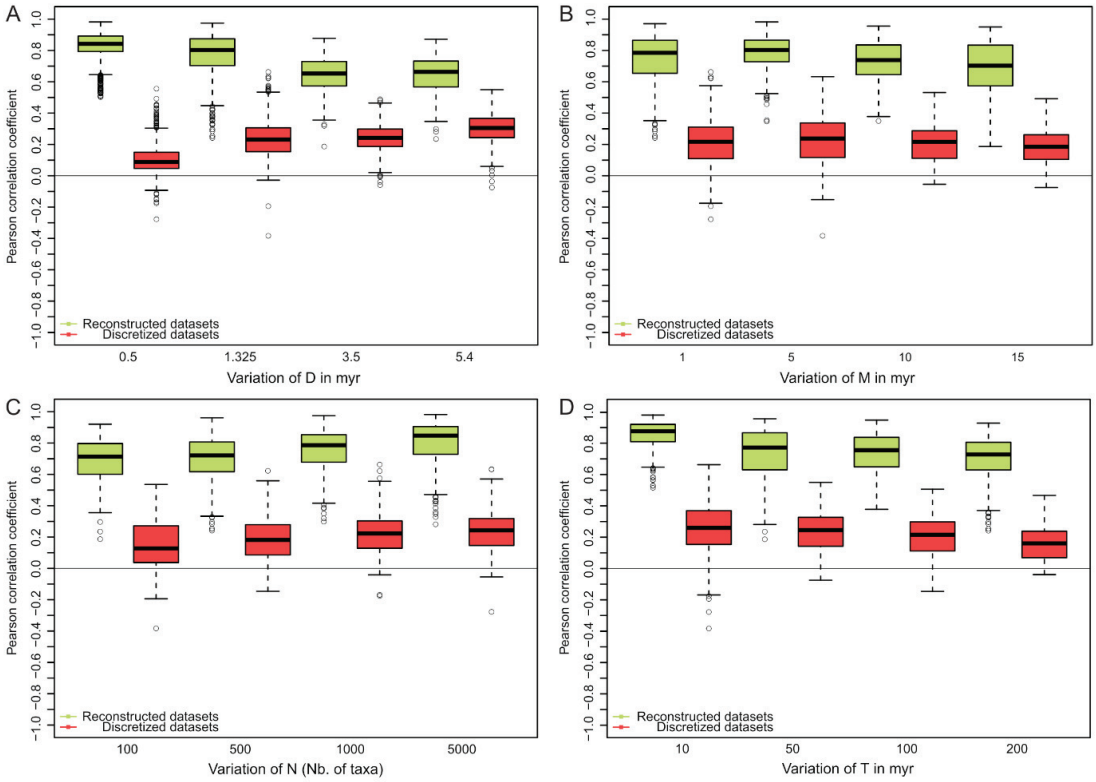


FIGURE S8. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic origination rate time series depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), with **A** > 0 and all **C**-values considered simultaneously. Similar results are obtained for extinction rates, as illustrated by Table S10.

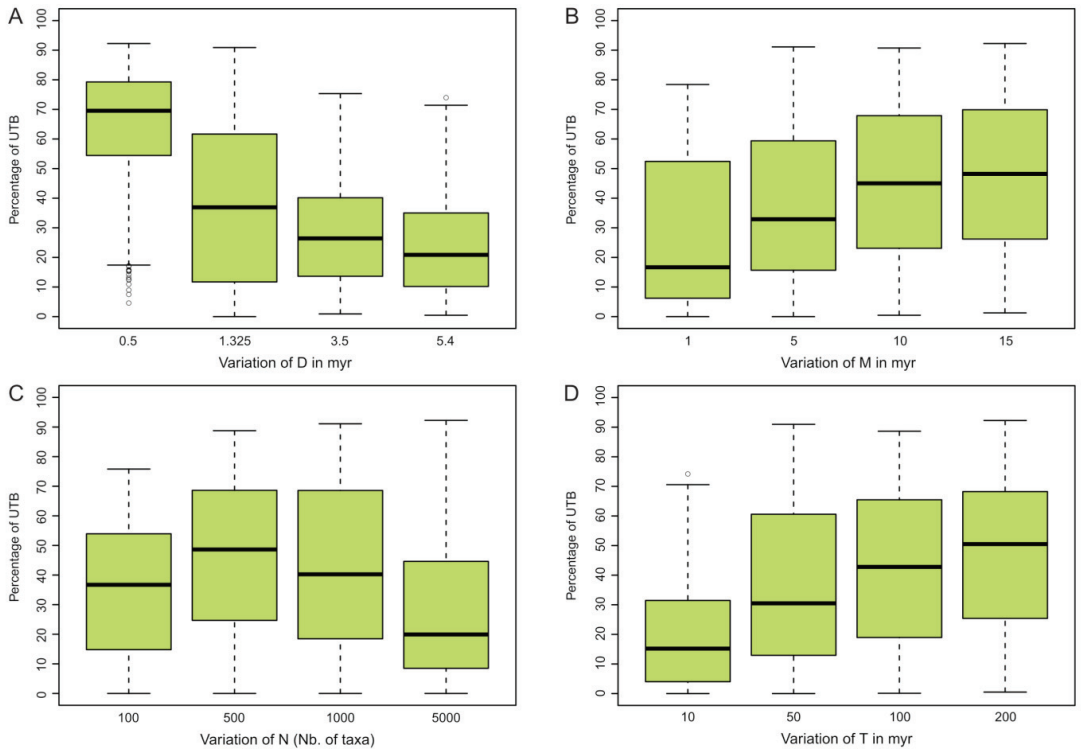


FIGURE S9. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed Foote's (2000) taxonomic origination rate time series depending on the four simulation parameters **D** (A), **M** (B), **N** (C) and **T** (D), all {**A**, **C**}-parameter combinations considered simultaneously. Similar results are obtained for extinction rates, as illustrated by Table S12.

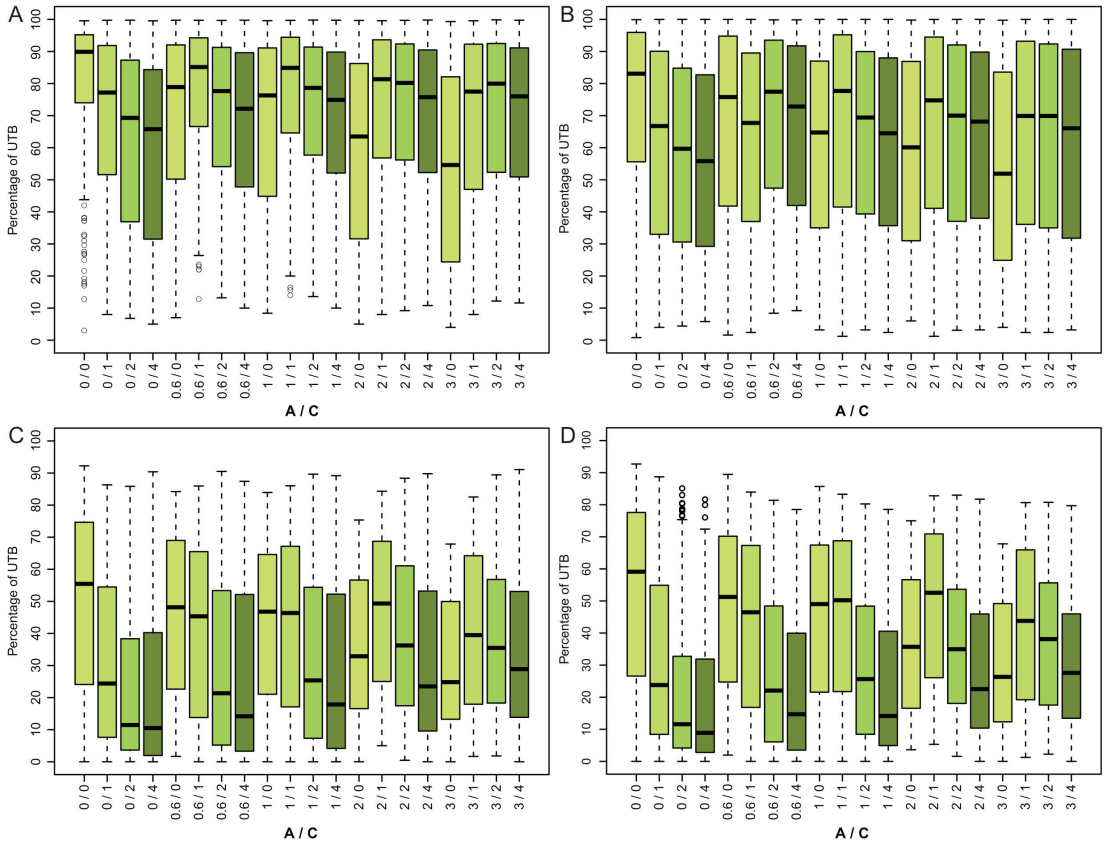


FIGURE S10. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed time series of taxonomic richness including (A) and excluding (B) singletons, and Foote's (2000) taxonomic origination (C) and extinction (D) rates, depending on the **A** and **C** simulation parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4), all {**T**, **N**, **M**, **D**}-parameter combinations considered simultaneously.

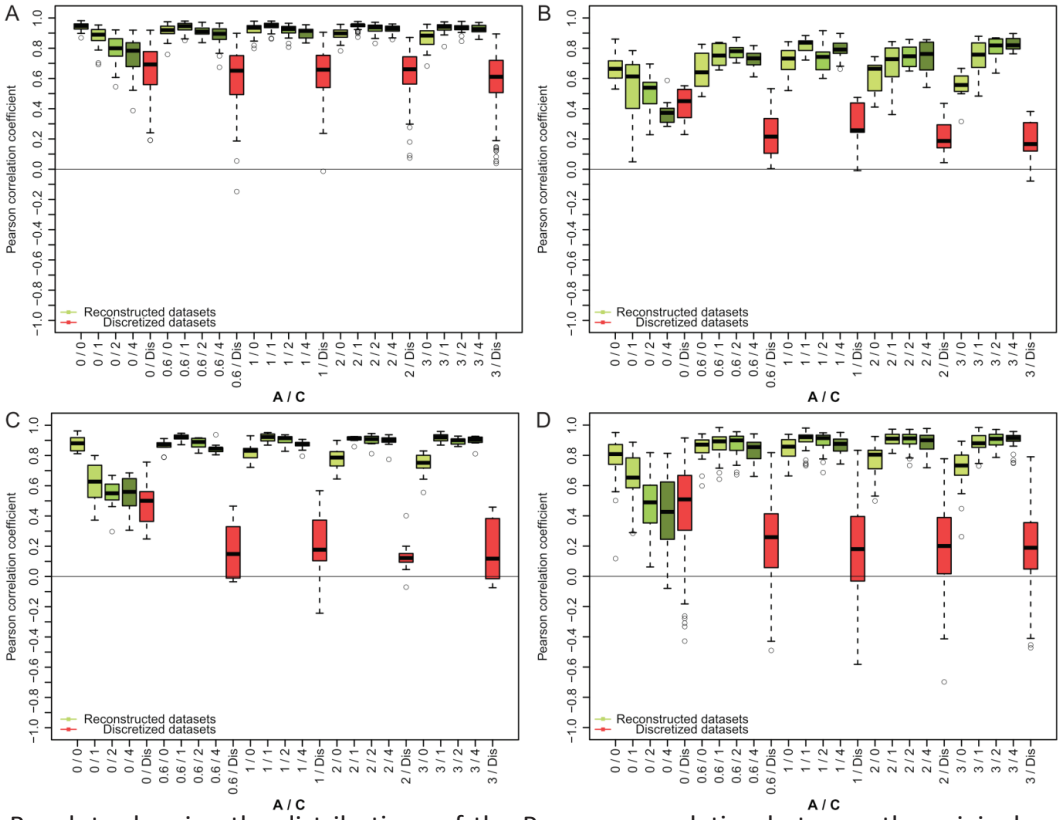


FIGURE S11. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (excluding singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

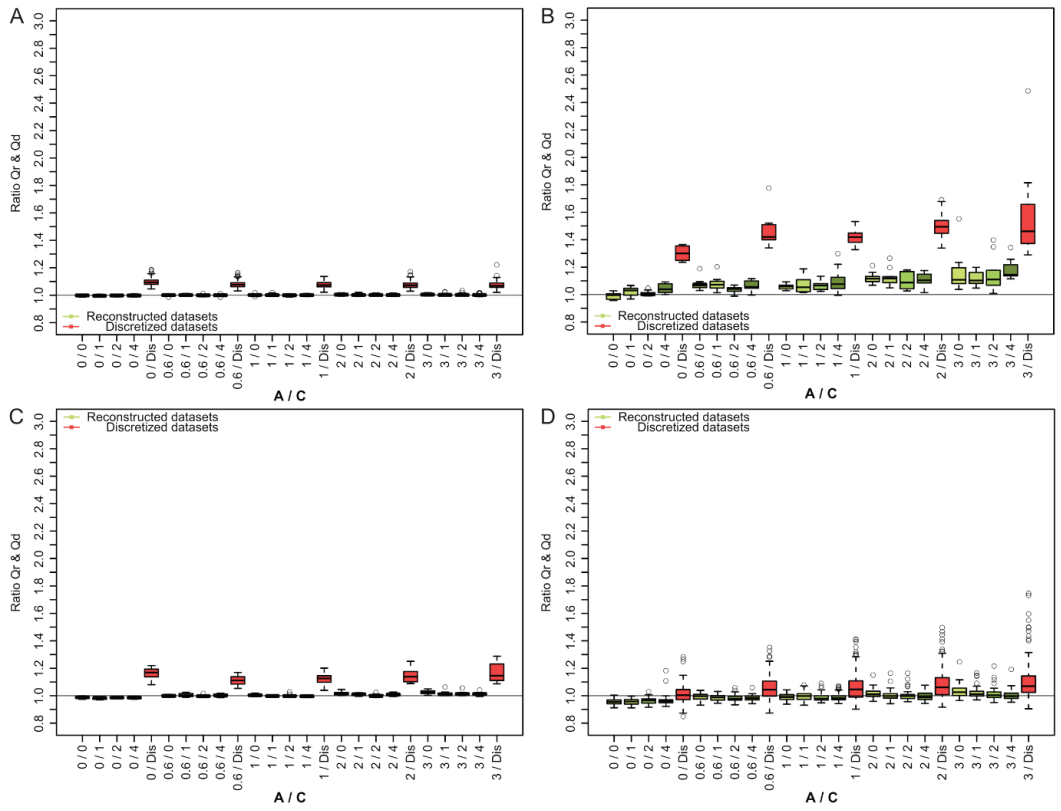


FIGURE S12. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) taxonomic richness time series (including singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

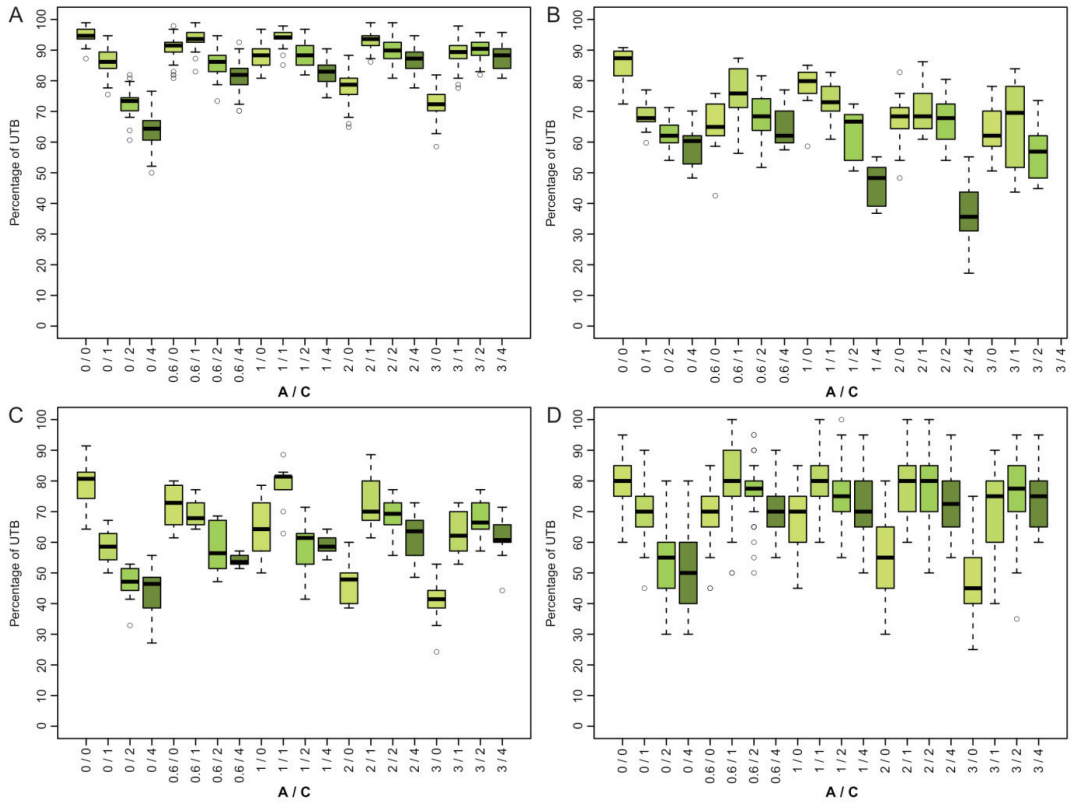


FIGURE S13. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed taxonomic richness time series (including singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S14for corresponding results without singletons.

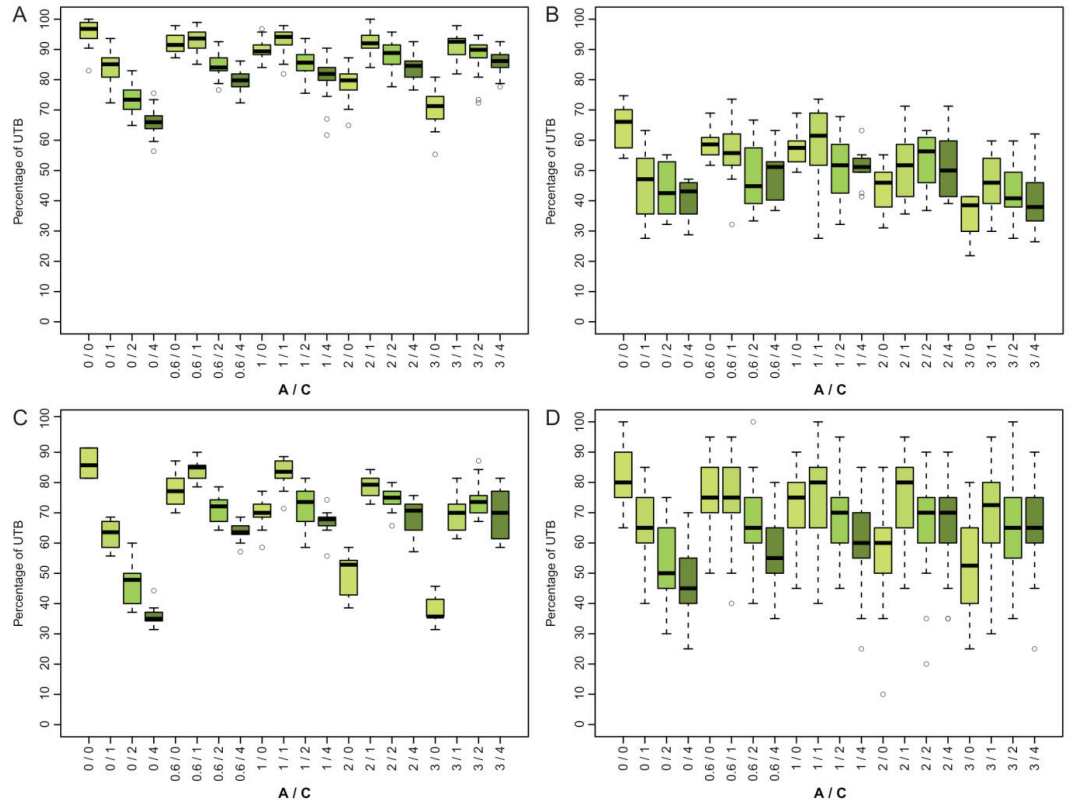


FIGURE S14. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed taxonomic richness time series (excluding singletons) for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

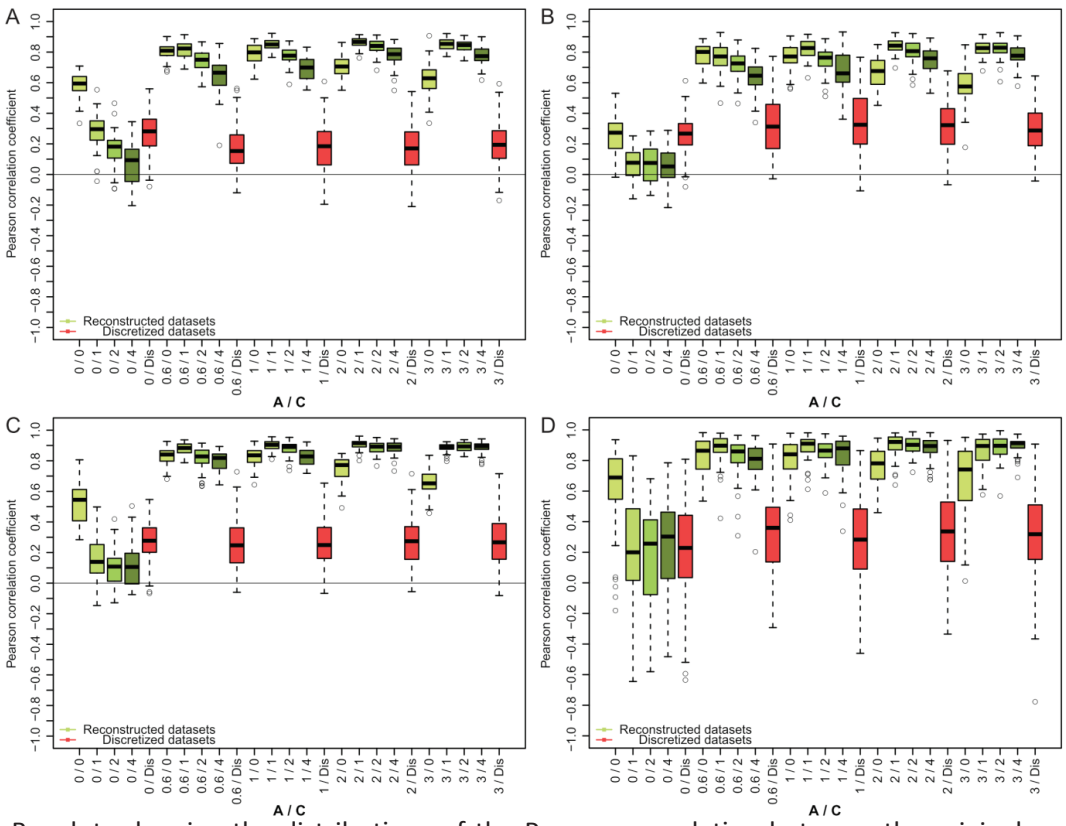


FIGURE S15. Boxplots showing the distributions of the Pearson correlation between the original and discretized (red), as well as original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic extinction rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

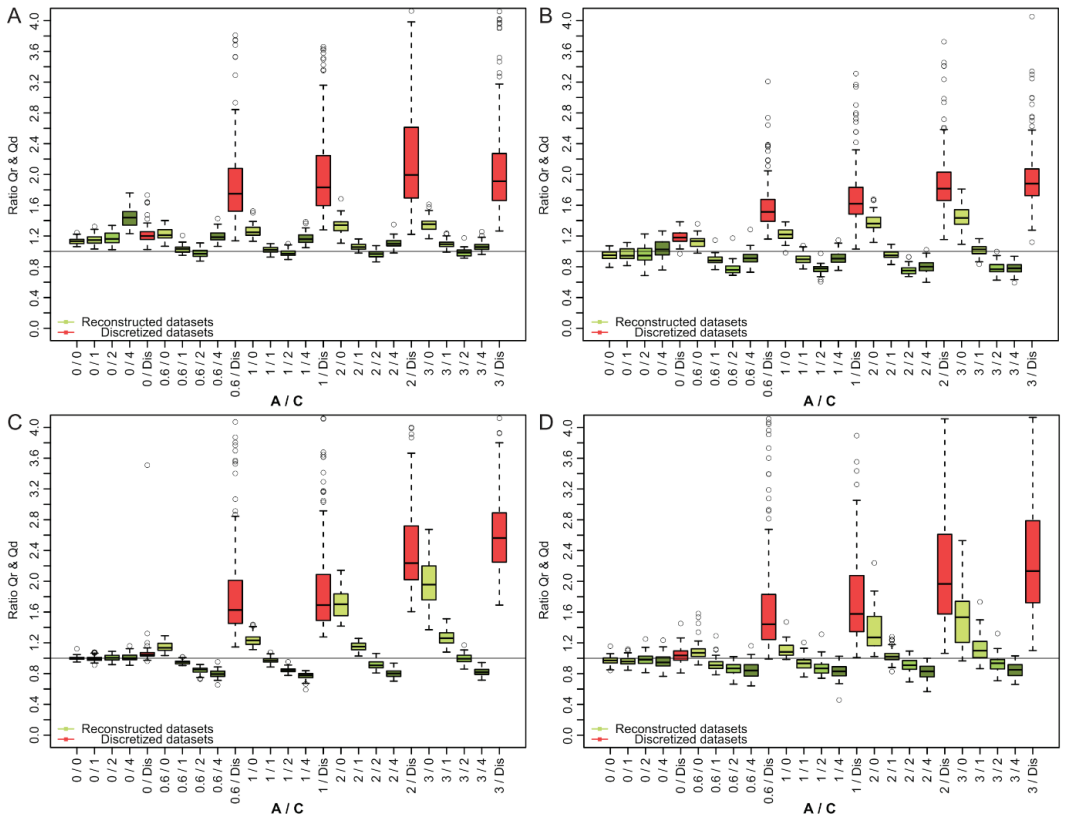


FIGURE S16. Boxplots showing the distributions of the Qd ratio between the original and discretized (red), as well as Qr ratio between the original and reconstructed (green) Foote's (2000) taxonomic extinction rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

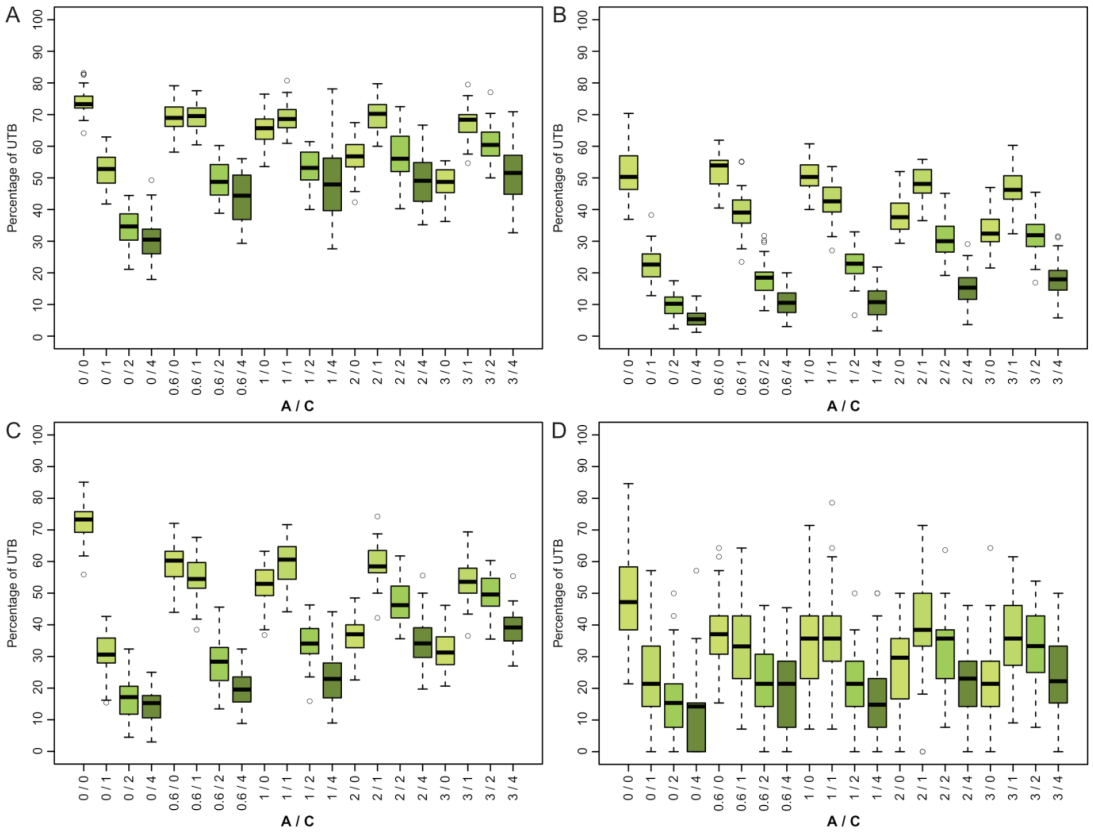


FIGURE S17. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed Foote's (2000) taxonomic origination rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France). See Fig. S18 for corresponding results for extinction rates.

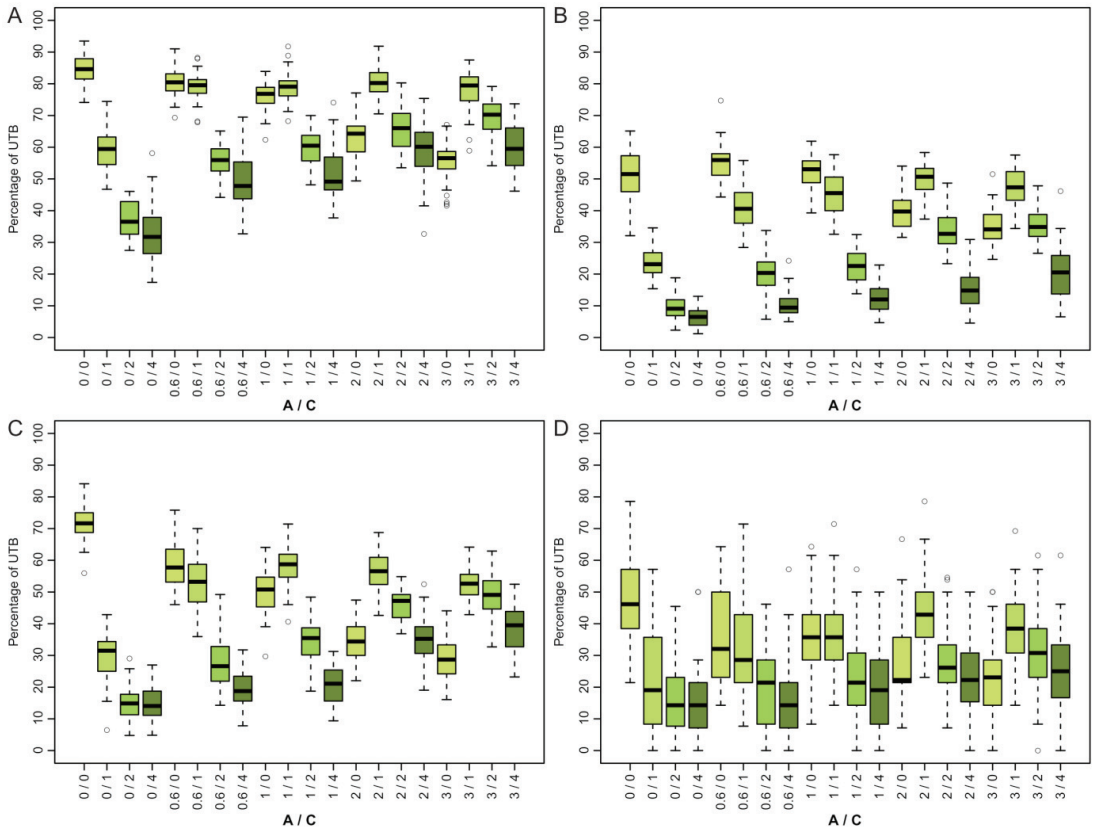


FIGURE S18. Boxplots showing the distributions of the $\%_{UTB}$ comparison metric between the original and reconstructed Foote's (2000) taxonomic extinction rate time series for four distinct combinations of parameter values inferred from the fossil record (**Table 1**), depending on the **A** and **C** parameters (from lightest green for **C** = 0 to darkest green for **C** = 4). A, Mesozoic radiolarian genera. B, Mesozoic and Cenozoic birds. C, US Cenozoic terrestrial mammals. D, Paleogene mammals from the Quercy (France).

ANNEXE 2 : Informations supplémentaires associées à l'article 1 accepté à Paleobiology

Evaluating the accuracy of biodiversity changes through geological times: from simulation to solution

Corentin Gibert and Gilles Escarguel

DOI : https://doi.org/10.1017/pab.2017.10

SUPPLEMENTARY MATERIAL S2. R Function

S2.1. ContinuousTime.random function

Description

Based on a presence/absence matrix, the function allows the back-transformation of this *discretized* dataset into a *reconstructed* continuous-time dataset. The function generates plots of taxonomic richness and Foote's taxonomic rates variation through time and a list of the 3 different (richness, origination *p* rate and extinction *q* rate) datasets and the associated 95 % confidence interval.

Arguments

The following R function requires only 2 arguments (*data* and *Time*):

data a presence/absence (*and numerical*) **matrix** with taxa in rows and time intervals/biozones in columns. The presence of a taxa need to be coded by 1 and its absence by 0, no other characters (like "?" or "x") are supported. No need of column or row names.

Time a **numerical vector** of time intervals/biozones ages. Ages need to be **positive**.

Chosen_bootstrap number of iteration used in bootstrapping process, default is 1000

plot a TRUE or FALSE statement indicating if plots need to be produced, default is TRUE.

NoSingle a TRUE of FALSE statement indicating if single-biozone taxa need to be used or not, default is FALSE (single-biozone taxa are used, longer processing time)

The number of numerical ages stored in (*Time*) vector need to exceed the number of columns of the presence/absence matrix by 1. *Time* vector stores the ages of upper and lower boundaries of every biozone.

Details

In the returned list UTB is the length of the uniform time bins (UTB) used to reconstruct datasets and time series, it is computed with the help of D the mean time intervals/biozones duration. *Top* and *Bottom* returned vector are 95 % upper and lower limits, respectively, of the corresponding continuous-time median taxonomic richness time series or Foote's taxonomic rates time series.

Singletons are included in the computation of taxonomic richness variation.

Example

```
CT.rand ← ContinuousTime.random(data=pre_abs.matrix, Time=time.vector, NoSingle = TRUE)
```

Where "pre_abs.matrix" is the presence/absence matrix with taxa in rows and time intervals/biozones in columns, "time.vector" is a numerical vector including the top and the bottom ages of each time intervals/biozones. "time.vector" need to be longer by 1 number than the number of columns in "pre_abs.matrix" and positive.

i.e. for a Cenozoic dataset it should be *time.vector* **num** [1:…] 66 61.6 59.2 56 […] 0

In this example, singletons are excluded.

R Function

```
ContinuousTime.random <- function(data, Time, Chosen_bootstrap = 1000, plot = TRUE, NoSingle = FALSE){
#data = Presence/absence matrix with taxa in rows and time interval in columns, Time = numerical vector of ages of time intervals boundaries
#if(length(Time) <= length(data[1,]))
 AppOld <- c()
 DispOld <- c()
 Time <- sort(Time, decreasing = TRUE)

#Removal of the singleton taxa
 Single_Lines <- apply(data, 1, sum)
 Pos_Lines <- Single_Lines == 1
 Delet_Lines <- c()
 if(NoSingle == TRUE)
 {
  for(i in 1:length(Pos_Lines))
  {
   if(Pos_Lines[i] == TRUE)
   {
    Delet_Lines <- c(Delet_Lines, i)
   }
  }

 data <- data[-Delet_Lines,]
 }

 for(i in 1:(length(data[,1])))
 {
  MatApp <- c()
  MatDisp <- c()

  for(j in 1:(length(data[1,])))
  {
   if(data[i,j] == 1)
   {
    MatApp <- c(MatApp, Time[j])
```

```
      MatDisp <- c(MatDisp, Time[j+1])
     }
    }
    AppOld <- c(AppOld, max(MatApp))      #Original discretized-time origination age
    DispOld <- c(DispOld, min(MatDisp))     #Original discretized-time discretization age
  }
#Extraction of the beginning and the end of time series
  Begin <- ceiling(max(Time))
  End <- floor(min(Time))

#(T) Extraction of the total length of the studied time interval
  T <- Begin - End

#(D) Extraction of mean discretized temporal zones duration
  Tm <- c()
  for(i in 1:((length(Time)) - 1))
  {
    Tm <- c(Tm, mean(Time[i] - Time[i+1]))
  }
  D <- mean(Tm)

#Computation of the UTB (Uniform Time bins) duration based on mean zones duration (D)
  if(D > 2){UTB <- 2}
  if(D >= 1 & D <= 2){UTB <- 1}
  if(D < 1){UTB <- 0.1}

#Computation of the UTB vector
  Tutb <- seq(from = End, to = Begin, by = UTB)

#Computation of the number of UTB necessary to compute the Monte Carlo matrix based on T
  Nutb <- ceiling(T/UTB)

  if(UTB == 2)
  {
    if (((T/UTB)/2) != ceiling(((T/UTB)/2)))
    {
      Tutb <- c(Tutb, (max(Tutb)) + 2)
    }
  }
```

```
  Tutb <- rev(Tutb)

#Bootstrap matrix _ sorted from past to present
  matrixBootstrap <- matrix(nrow=Chosen_bootstrap, ncol=Nutb)
  matrixBootNbt <- matrix(nrow=Chosen_bootstrap, ncol=Nutb)
  matrixBootNFt <- matrix(nrow=Chosen_bootstrap, ncol=Nutb)
  matrixBootNbL <- matrix(nrow=Chosen_bootstrap, ncol=Nutb)
#Beginning of the bootstrap loop
  for(k in 1:Chosen_bootstrap){
    print(k)
    matTemp <- matrix(nrow=length(data[,1]), ncol=Nutb, data = 0)
    vecNbttemp <- rep(0, Nutb)
    vecNFttemp <- rep(0, Nutb)
    vecNbLtemp <- rep(0, Nutb)

    AppNew <- c()
    DispNew <- c()
    for(i in 1:length(data[,1]))
    {
     repeat{
       An <- sample(1:100, 1)
       Dn <- sample(0:99, 1)

       for(j in 1:((length(Time))-1))
       {
        #Computation of reconstructed continuous-time new origination and extinction ages for each taxa
        if(AppOld[i] == Time[j])
        {
          AppNew <- c(AppNew, ((((Time[j] - Time[j+1])*An)/100) + Time[j+1]))              }
        if(DispOld[i] == Time[j+1])
        {
          DispNew <- c(DispNew, ((((Time[j] - Time[j+1])*Dn)/100) + Time[j+1]))
        }
       }
      #End of the repeat loop if new random continuous-time origination age is still older than the new
random extinction age
       if(AppNew[i] > DispNew[i]){break}
       AppNew <- AppNew[-i]
       DispNew <- DispNew[-i]
     }  }
```

```
#Construction of a new presence/absence matrix through total length in UTB
for(i in 1:length(data[,1]))
{
 for(j in 1:Nutb)
 {
  if(AppNew[i] <= Tutb[j] & DispNew[i] < Tutb[j] & AppNew[i] > Tutb[j+1])
  {
   matTemp[i, j] <- 1
  }
  if(AppNew[i] > Tutb[j] & DispNew[i] < Tutb[j+1])
  {
   matTemp[i, j] <- 1
  }
  if(DispNew[i] < Tutb[j] & DispNew[i] >= Tutb[j+1])
  {
   matTemp[i, j] <- 1
  }
 }
}

#Computation of the number of taxa in each UTB
sumMatTemp <- apply(matTemp, 2, sum)
matrixBootstrap[k,] <- sumMatTemp

#Computation of Foote s rates components: Nft, NbL, NFt

for(z in 2:((length(matTemp[1,]))-1))
{
 for(y in 1:length(matTemp[,1]))
 {
  if(matTemp[y,z] == 1 & matTemp[y,(z-1)] == 0 & matTemp[y, (z+1)] == 1)
  {
   vecNFttemp[z] <- vecNFttemp[z] + 1
  }
  if(matTemp[y,z] == 1 & matTemp[y,(z-1)] == 1 & matTemp[y, (z+1)] == 0)
  {
   vecNbLtemp[z] <- vecNbLtemp[z] + 1
  }
  if(matTemp[y,z] == 1 & matTemp[y,(z-1)] == 1 & matTemp[y, (z+1)] == 1)
```

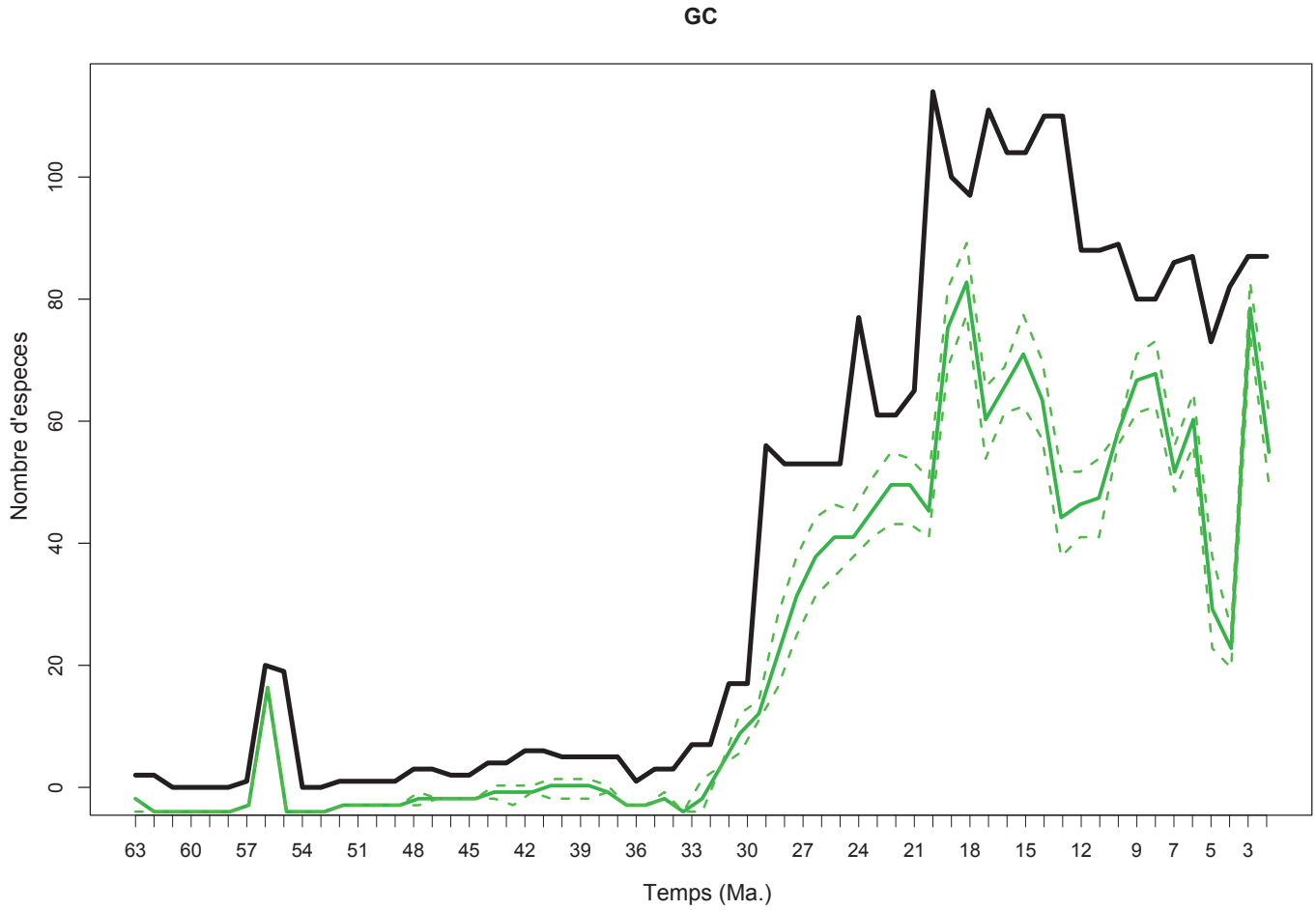
```
      {
        vecNbttemp[z] <- vecNbttemp[z] + 1
      }
    }
  }

  matrixBootNFt[k,] <- vecNFttemp
  matrixBootNbL[k,] <- vecNbLtemp
  matrixBootNbt[k,] <- vecNbttemp

}

ValueMed <- round(Chosen_bootstrap/2)
ValueBot <- round(Chosen_bootstrap*0.025)
ValueTop <- round(Chosen_bootstrap*0.975)

#Computation of the median reconstructed continuous-time richness time-series and its confidence interval (95%)
matrixSorted <- apply(matrixBootstrap, 2, sort)
MedianRichness <- matrixSorted[ValueMed,]
BottomRichness <- matrixSorted[ValueBot,]
TopRichness <- matrixSorted[ValueTop,]
#Computation of the median reconstructed continuous-time Foote s rates time-series and its confidence interval (95%)
matrixNFtSorted <- apply(matrixBootNFt, 2, sort)
MedianNFt <- matrixNFtSorted[ValueMed,]
BottomNFt <- matrixNFtSorted[ValueBot,]
TopNFt <- matrixNFtSorted[ValueTop,]

matrixNbLSorted <- apply(matrixBootNbL, 2, sort)
MedianNbL <- matrixNbLSorted[ValueMed,]
BottomNbL <- matrixNbLSorted[ValueBot,]
TopNbL <- matrixNbLSorted[ValueTop,]

matrixNbtSorted <- apply(matrixBootNbt, 2, sort)
MedianNbt <- matrixNbtSorted[ValueMed,]
BottomNbt <- matrixNbtSorted[ValueBot,]
TopNbt <- matrixNbtSorted[ValueTop,]

MedianRatesP <- c()
```

```
MedianRatesQ <- c()
BottomRatesP <- c()
BottomRatesQ <- c()
TopRatesP <- c()
TopRatesQ <- c()
for(w in 2:((length(MedianNbt))-1))
{
 if(MedianNbt[w] != 0)
 {
  CalTemp <- (MedianNbt[w]/(MedianNbt[w]+MedianNFt[w]))
  CalTemp <- -log(CalTemp)
  CalTemp <- CalTemp/UTB
  MedianRatesP <- c(MedianRatesP, CalTemp)

  CalTemp <- (MedianNbt[w]/(MedianNbt[w]+MedianNbL[w]))
  CalTemp <- -log(CalTemp)
  CalTemp <- CalTemp/UTB
  MedianRatesQ <- c(MedianRatesQ, CalTemp)
 }
 if(BottomNbt[w] != 0)
 {
  CalTemp <- (BottomNbt[w]/(BottomNbt[w]+BottomNFt[w]))
  CalTemp <- -log(CalTemp)
  CalTemp <- CalTemp/UTB
  BottomRatesP <- c(BottomRatesP, CalTemp)

  CalTemp <- (BottomNbt[w]/(BottomNbt[w]+BottomNbL[w]))
  CalTemp <- -log(CalTemp)
  CalTemp <- CalTemp/UTB
  BottomRatesQ <- c(BottomRatesQ, CalTemp)
 }
 if(TopNbt[w] != 0)
 {
  CalTemp <- (TopNbt[w]/(TopNbt[w]+TopNFt[w]))
  CalTemp <- -log(CalTemp)
  CalTemp <- CalTemp/UTB
  TopRatesP <- c(TopRatesP, CalTemp)

  CalTemp <- (TopNbt[w]/(TopNbt[w]+TopNbL[w]))
```

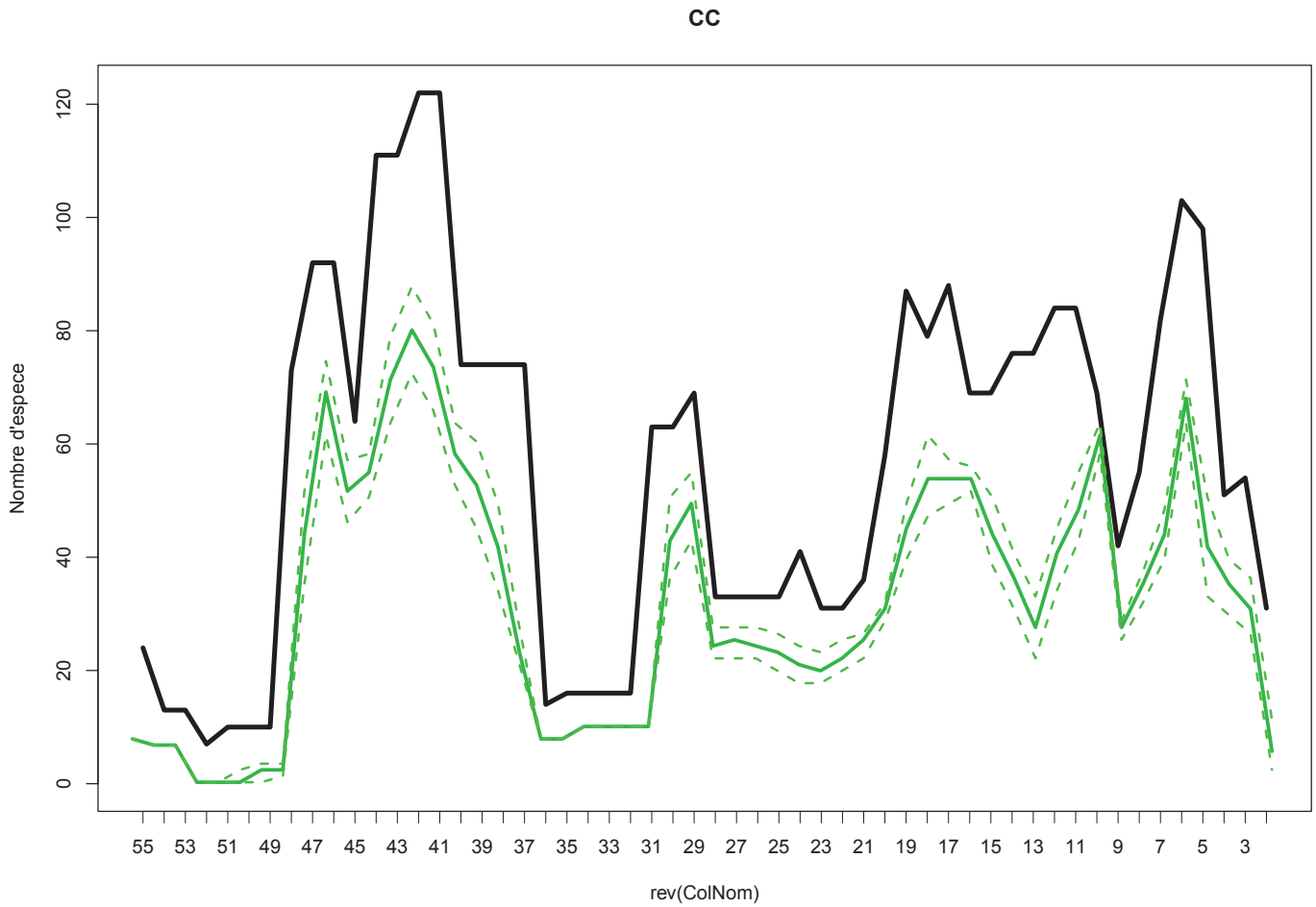
```
    CalTemp <- -log(CalTemp)
    CalTemp <- CalTemp/UTB
    TopRatesQ <- c(TopRatesQ, CalTemp)
  }
 }
 if(plot == TRUE){
  #Plot components computation
  AxisX <- Tutb[-1]
  AxisXrates <- Tutb[-1]
  AxisXrates <- AxisXrates[-length(AxisXrates)]
  AxisAt <- c(1:length(AxisX))
  AxisAtrates <- c(1:length(AxisXrates))
  #Plot of reconstructed continuous-time taxonomic richness time series & taxonomic Foote s rates time series with the associated confidence interval
  #Richness
  plot(MedianRichness, type = "l", col = "green3", lwd = 3, xaxt = "n", ylab = "Nb. of taxa", xlab = "Time (Ma)")
  axis(1, at=AxisAt, labels=AxisX, lwd = 0.5)
  lines(BottomRichness, type = "l", col = "green2", lwd = 2, lty = 2)
  lines(TopRichness, type = "l", col = "green2", lwd = 2, lty = 2)
  title("Reconstructed continuous-time taxonomic richness time series")
  #Origination rates (p)
  plot(MedianRatesP, type = "l", col = "blue4", lwd = 3, xaxt = "n", ylab = "Origination rates", xlab = "Time (Ma)")
  axis(1, at=AxisAtrates, labels=AxisXrates, lwd = 0.5)
  lines(BottomRatesP, type = "l", col = "blue2", lwd = 2, lty = 2)
  lines(TopRatesP, type = "l", col = "blue2", lwd = 2, lty = 2)
  title("Reconstructed continuous-time taxonomic Foote (origination) rates time series")
  #Extinction rates (q)
  plot(MedianRatesQ, type = "l", col = "Red4", lwd = 3, xaxt = "n", ylab = "Extinction rates", xlab = "Time (Ma)")
  lines(BottomRatesQ, type = "l", col = "Red2", lwd = 2, lty = 2)
  lines(TopRatesQ, type = "l", col = "Red2", lwd = 2, lty = 2)
  axis(1, at=AxisAtrates, labels=AxisXrates, lwd = 0.5)
  title("Reconstructed continuous-time taxonomic Foote (extinction) rates time series")
  #Both rates (p & q)
  plot(MedianRatesQ, type = "l", col = "Red4", lwd = 3, xaxt = "n", ylab = "Origination & Extinction rates", xlab = "Time (Ma)")
  lines(BottomRatesQ, type = "l", col = "Red2", lwd = 2, lty = 2)
  lines(TopRatesQ, type = "l", col = "Red2", lwd = 2, lty = 2)
  lines(MedianRatesP, type = "l", col = "blue4", lwd = 3)
```

```
    lines(BottomRatesP, type = “l”, col = “blue2”, lwd = 2, lty = 2)
    lines(TopRatesP, type = “l”, col = “blue2”, lwd = 2, lty = 2)
    axis(1, at=AxisAtrates, labels=AxisXrates, lwd = 0.5)
    legend(x = “top”, legend = c(“Origination rates”, “Extinction rates”), col=c(“blue4”, “red4”), pch
=c(15,15), bty = “n”)
    title(“Reconstructed continuous-time taxonomic Foote (p & q) rates time series”)
  }
  #return of every vectors used for the construction of taxonomic richness and rates time series and their
confidence intervals
  ListEnd <- list(MeanIntervalDuration = D, UTB = UTB , XAxis = AxisX ,MedianRichness = Median-
Richness, BottomRichness = BottomRichness, TopRichness = TopRichness, MedianP = MedianRatesP,
BottomP = BottomRatesP, TopP = TopRatesP, MedianQ = MedianRatesQ, BottomQ = BottomRatesQ,
TopQ = TopRatesQ)
  return(ListEnd)}
```

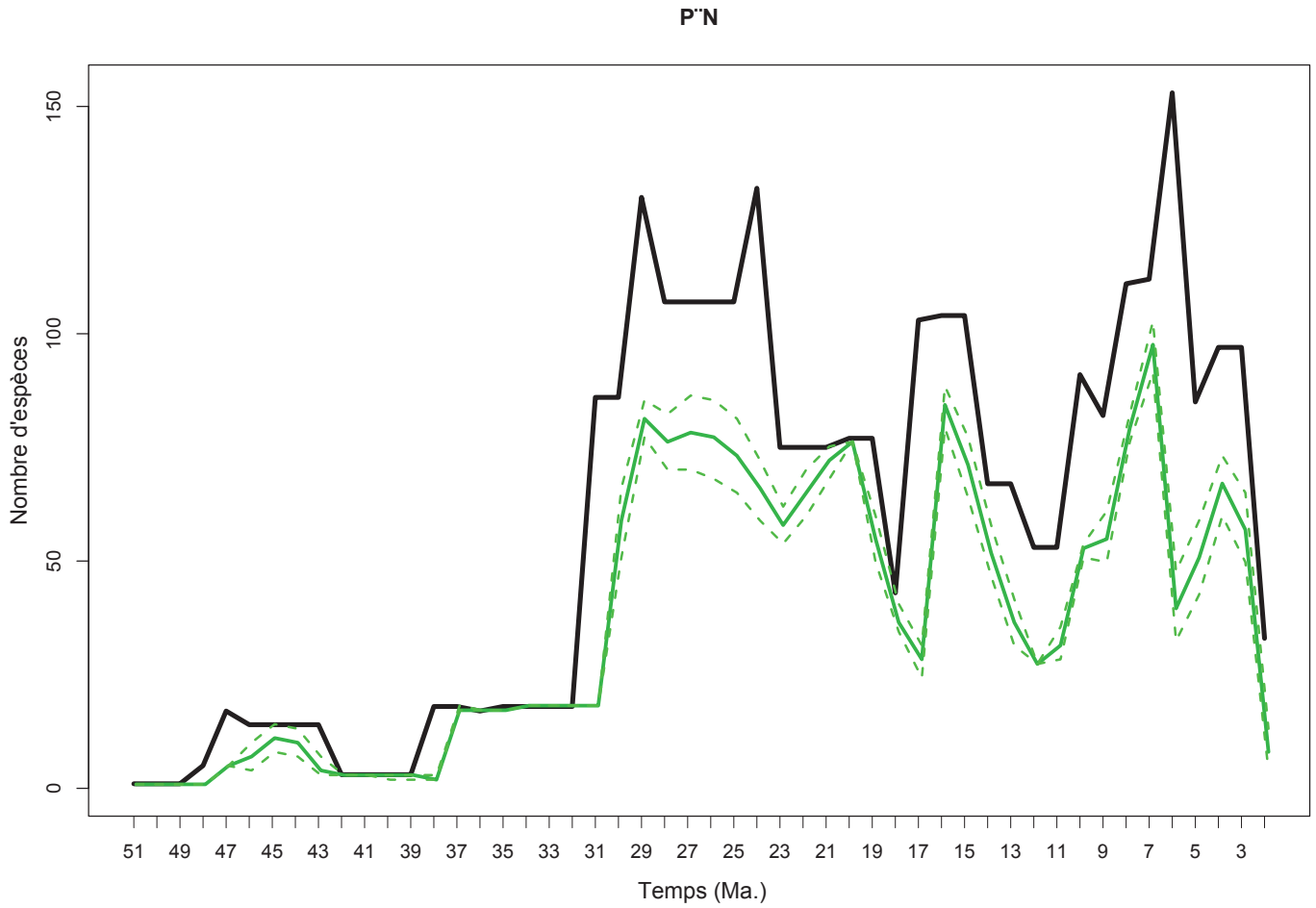
ANNEXE 2.2 : Courbe de diversité originale et reconstruite



Annexe 2.2.1. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains dans le Golfe du Mexique (GC) Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

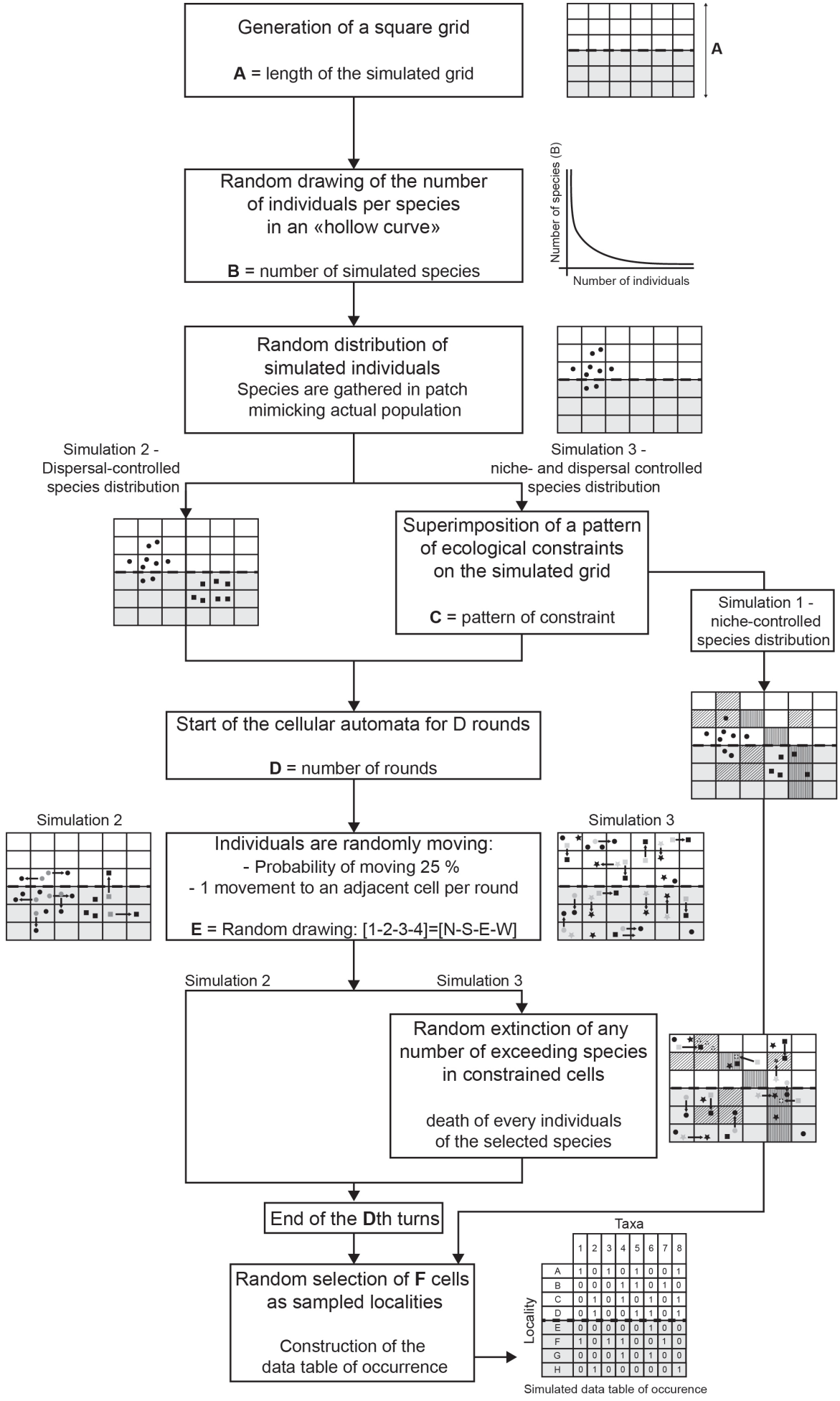


Annexe 2.2.2. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains sur la côte Californienne (CC). Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.



Annexe 2.2.3. Variation temporelle de richesse spécifique des mammifères nord-américains au Nord de la côte Ouest (PN) Courbe noire : signal «original» de richesse, en temps discrétisé. Courbe verte : signal «reconstruit» médian de richesse, en temps continu, associé à son intervalle de confiance à 95 % -courbe verte en pointillée-.

ANNEXE 3 : Informations supplémentaires associées à l'article 2 en préparation



Supplementary figure 1: Successives steps followed by cellular automaton-like simulation

Supplementary Table 1a : ANOSIM analysis on Barstovian NALMA

MIOCENE ***BARSTOVIAN***

ANOSIM sur l'ensemble -> p : 0,0001 et R = 0,168

p-value

	CP	NB	SB	NP	CC	GC	PN
CP		0,01547	0,1532	0,03974	0,00117	0,009991	0,007521
NB	0,01547		0,006101	0,03286	0,02264	0,0009301	0,04045
SB	0,1532	0,006101		0,0008401	0,0006401	1,00E-05	2,00E-05
NP	0,03974	0,03286	0,0008401		0,00183	0,00012	0,03661
CC	0,00117	0,02264	0,0006401	0,00183		0,00011	0,00011
GC	0,009991	0,0009301	1,00E-05	0,00012	0,00011		0,0006201
PN	0,007521	0,04045	2,00E-05	0,03661	0,00011	0,0006201	

R value

	CP	NB	SB	NP	CC	GC	PN
CP		0,1062	0,06291	0,1325	0,2249	0,1654	0,1708
NB	0,1062		0,1548	0,117	0,1416	0,223	0,09935
SB	0,06291	0,1548		0,2225	0,3168	0,3258	0,311
NP	0,1325	0,117	0,2225		0,2719	0,3043	0,09636
CC	0,2249	0,1416	0,3168	0,2719		0,4303	0,3067
GC	0,1654	0,223	0,3258	0,3043	0,4303		0,264
PN	0,1708	0,09935	0,311	0,09636	0,3067	0,264	

Supplementary Table 1b : ANOSIM analysis on Pliocene NALMA

PLIOCENE

BLANCAN

ANOSIM sur l'ensemble -> p : 0,0001 et R = 0,1973

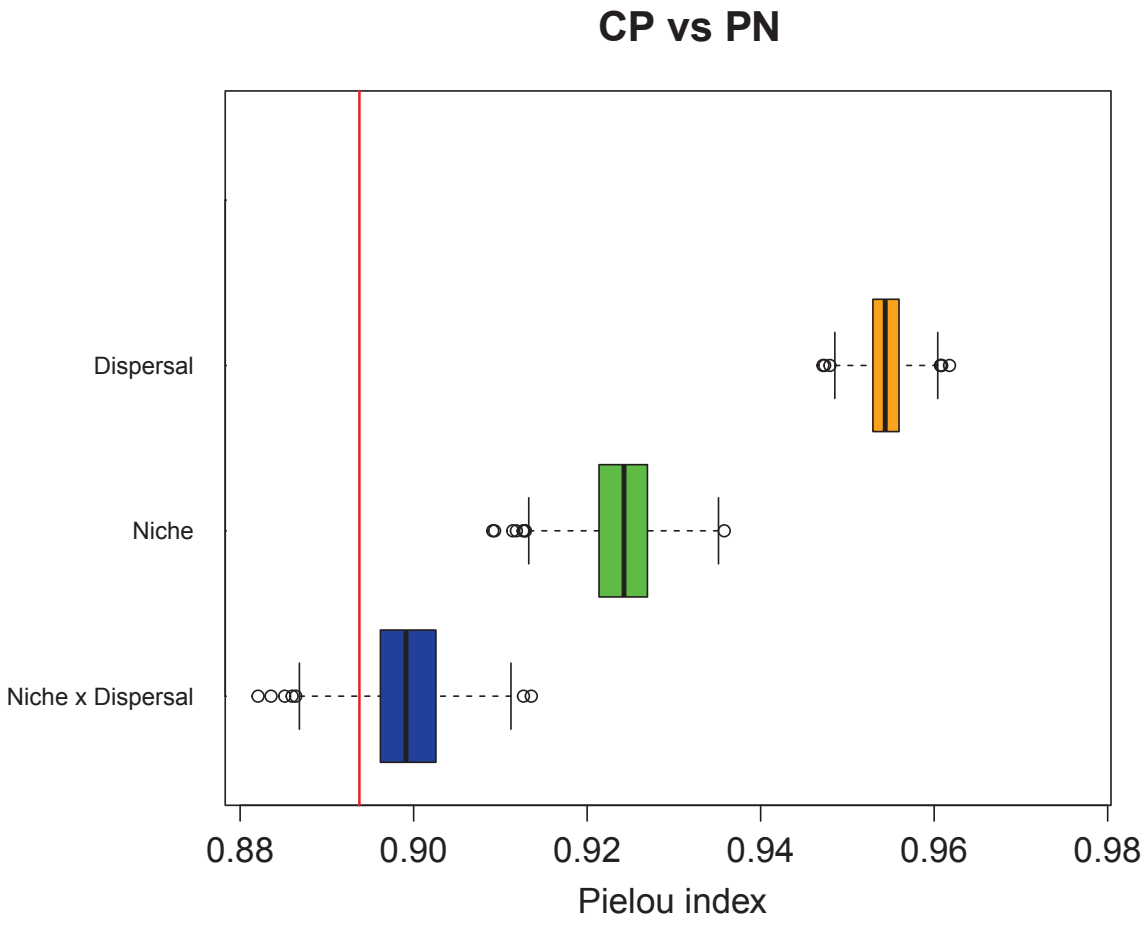
p-value

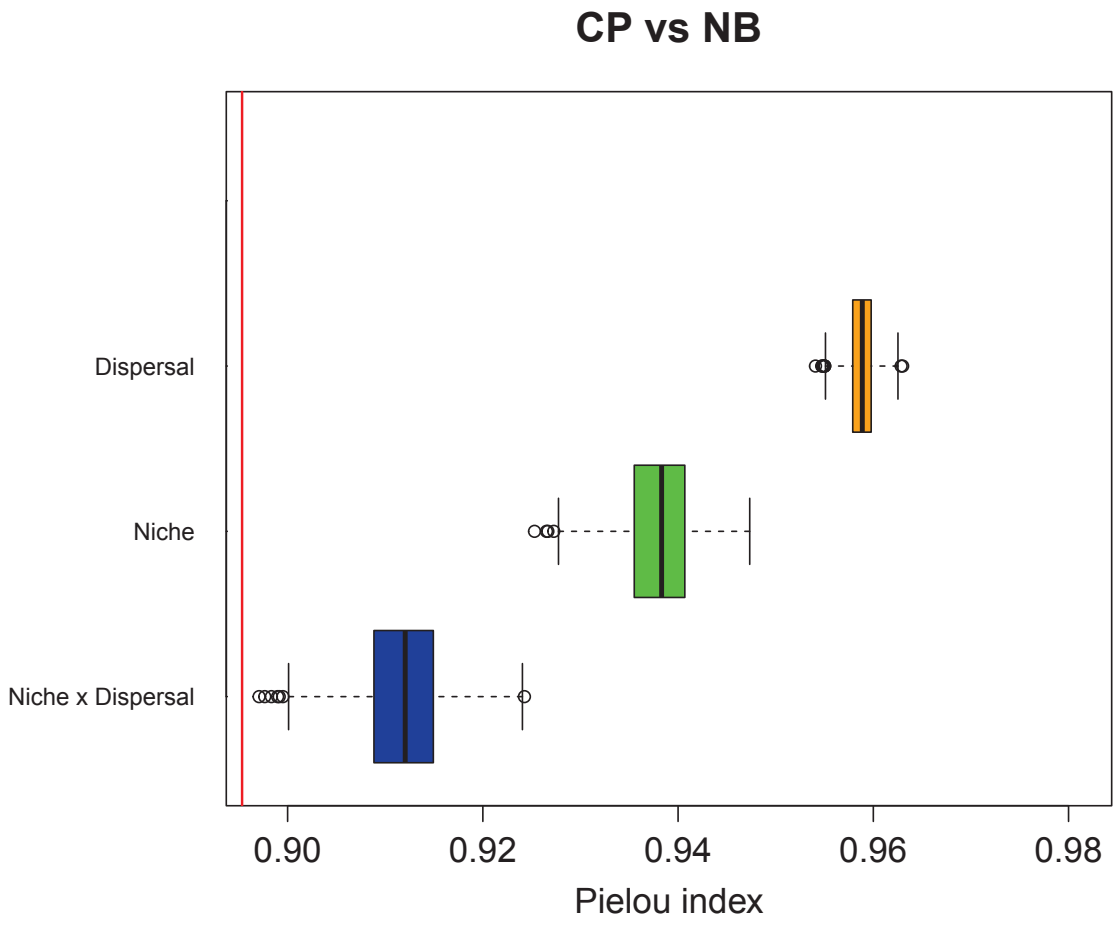
	CP	NB	SB	CC	GC	PN
CP		0,0213	0,0023	0,0228	0,0001	0,6
NB	0,0213		0,0007	0,0286	0,0001	0,6178
SB	0,0023	0,0007		0,0027	0,0001	0,0644
CC	0,0228	0,0286	0,0027		0,0001	0,6115
GC	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001		0,0003
PN	0,6	0,6178	0,0644	0,6115	0,0003	

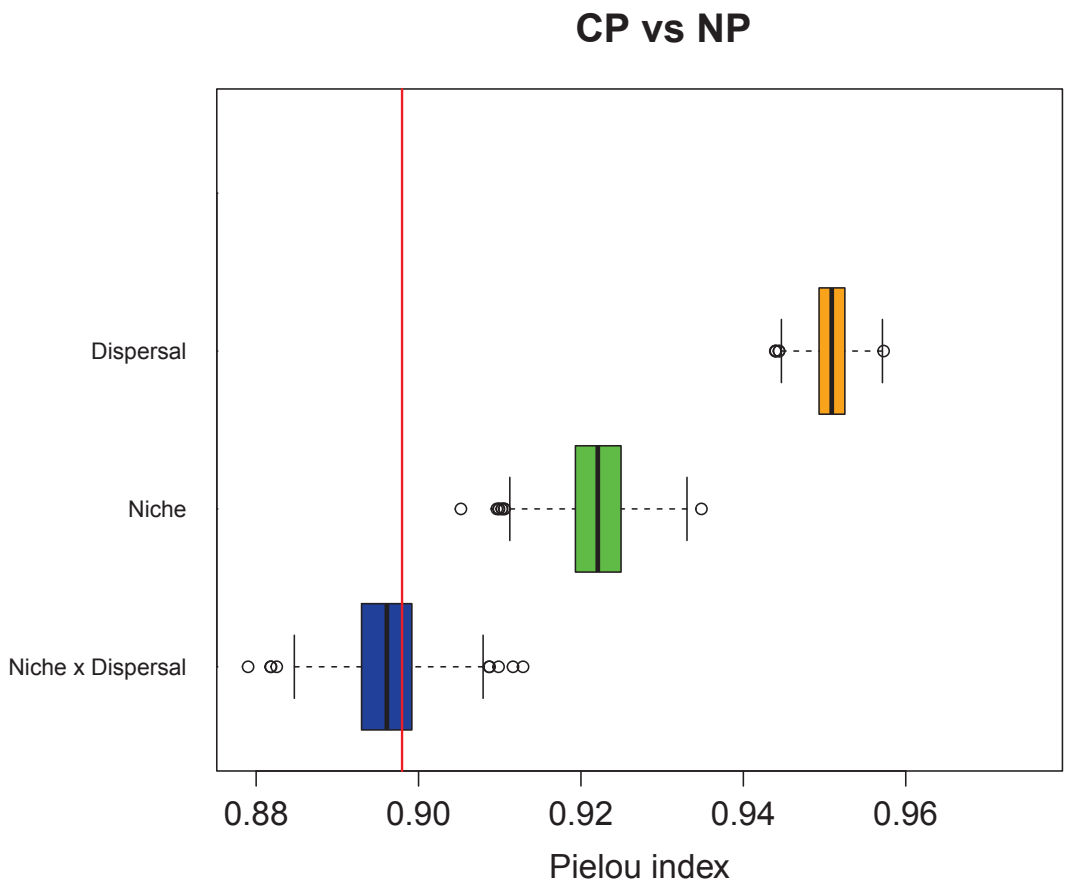
R value

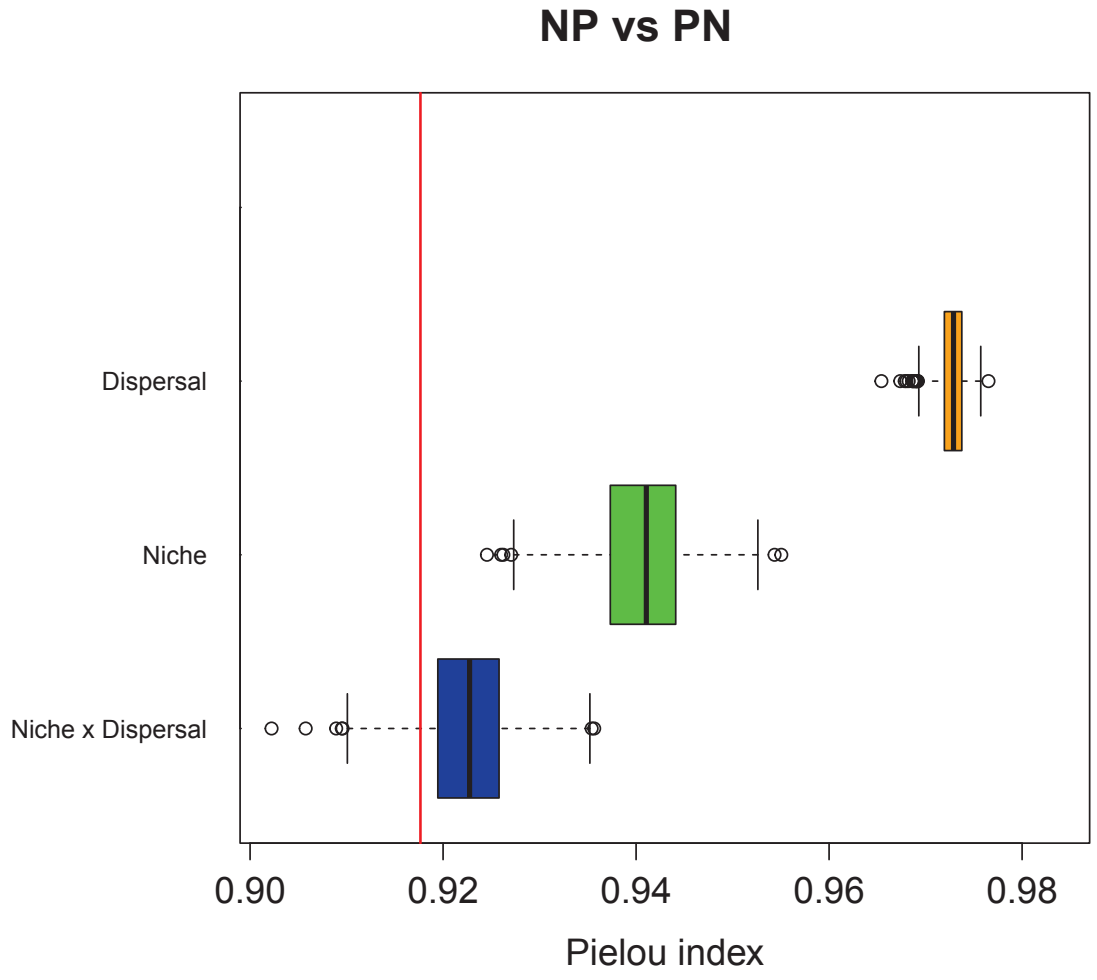
	CP	NB	SB	CC	GC	PN
CP		0,1203	0,108	0,08586	0,2845	-0,03248
NB	0,1203		0,227	0,07698	0,5275	-0,03502
SB	0,108	0,227		0,1739	0,2431	0,1645
CC	0,08586	0,07698	0,1739		0,4855	-0,03026
GC	0,2845	0,5275	0,2431	0,4855		0,5599
PN	-0,03248	-0,03502	0,1645	-0,03026	0,5599	

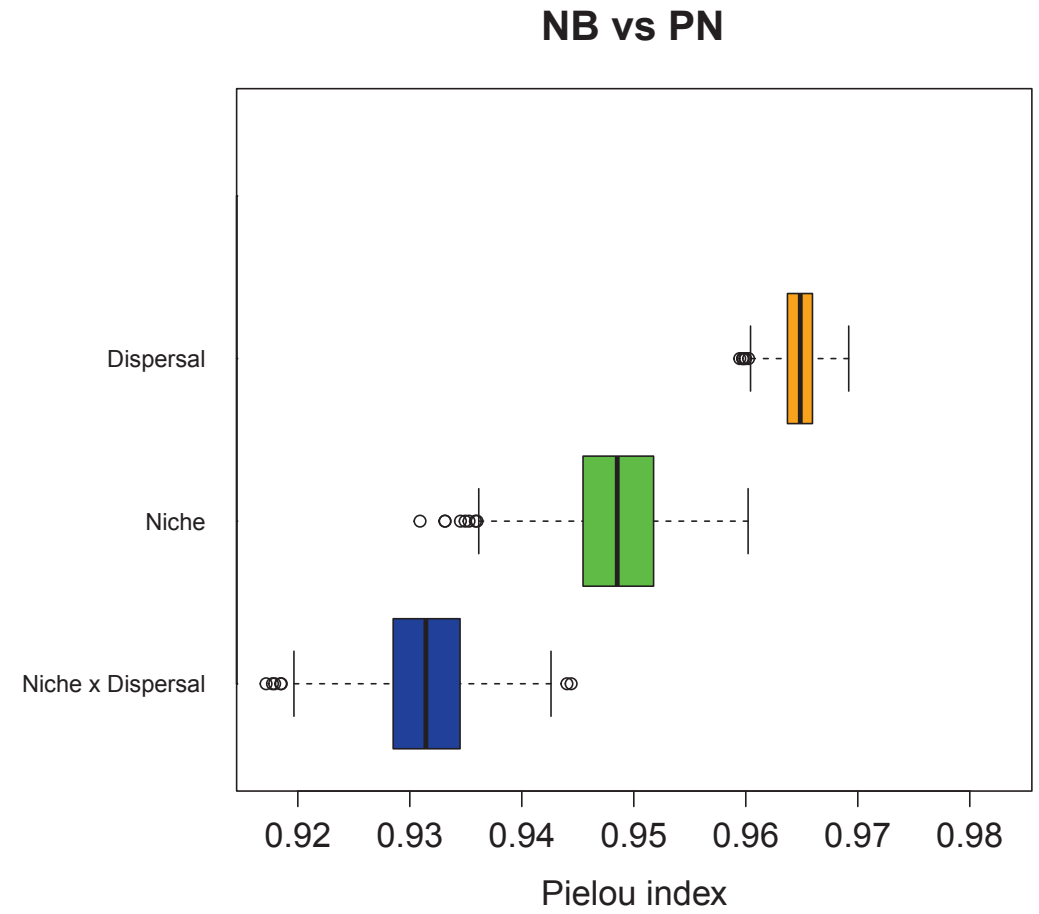
Supplementary Table 2a : Pielou's indexes of SIMPER and PER-SIMPER profils during the Barstovian

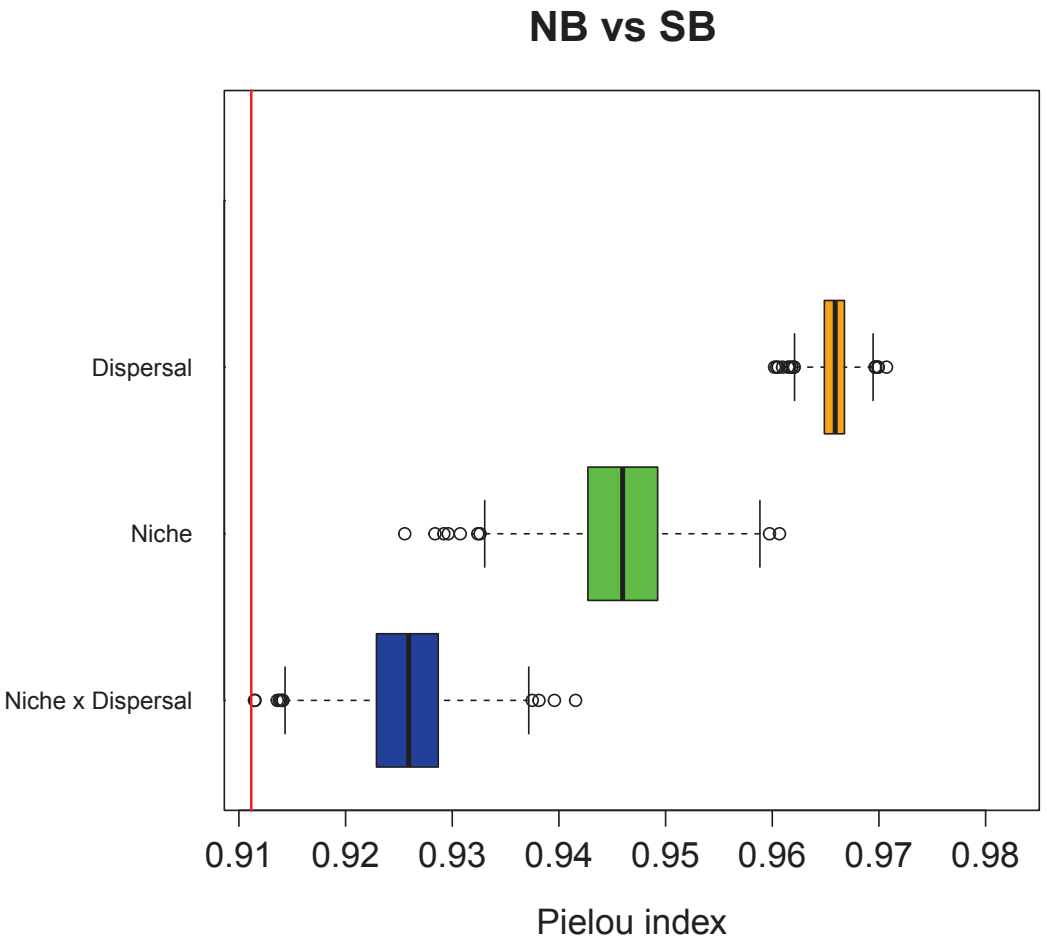


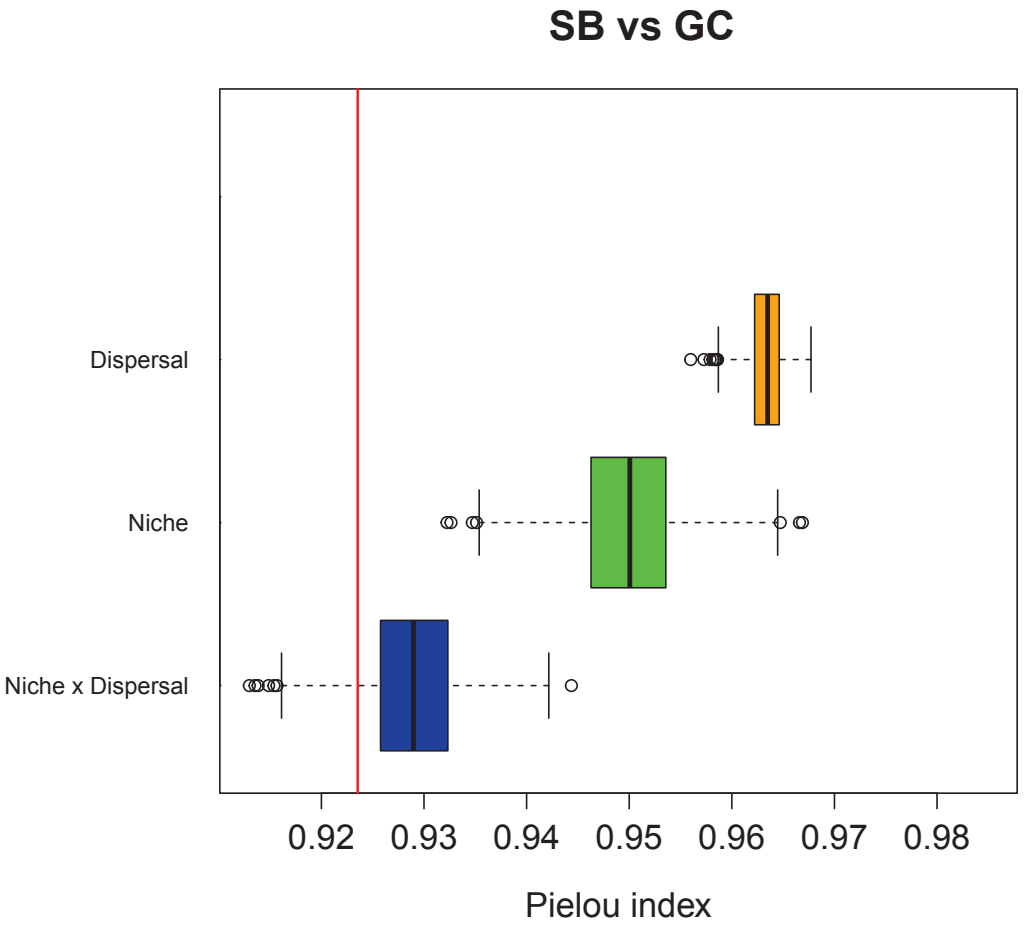


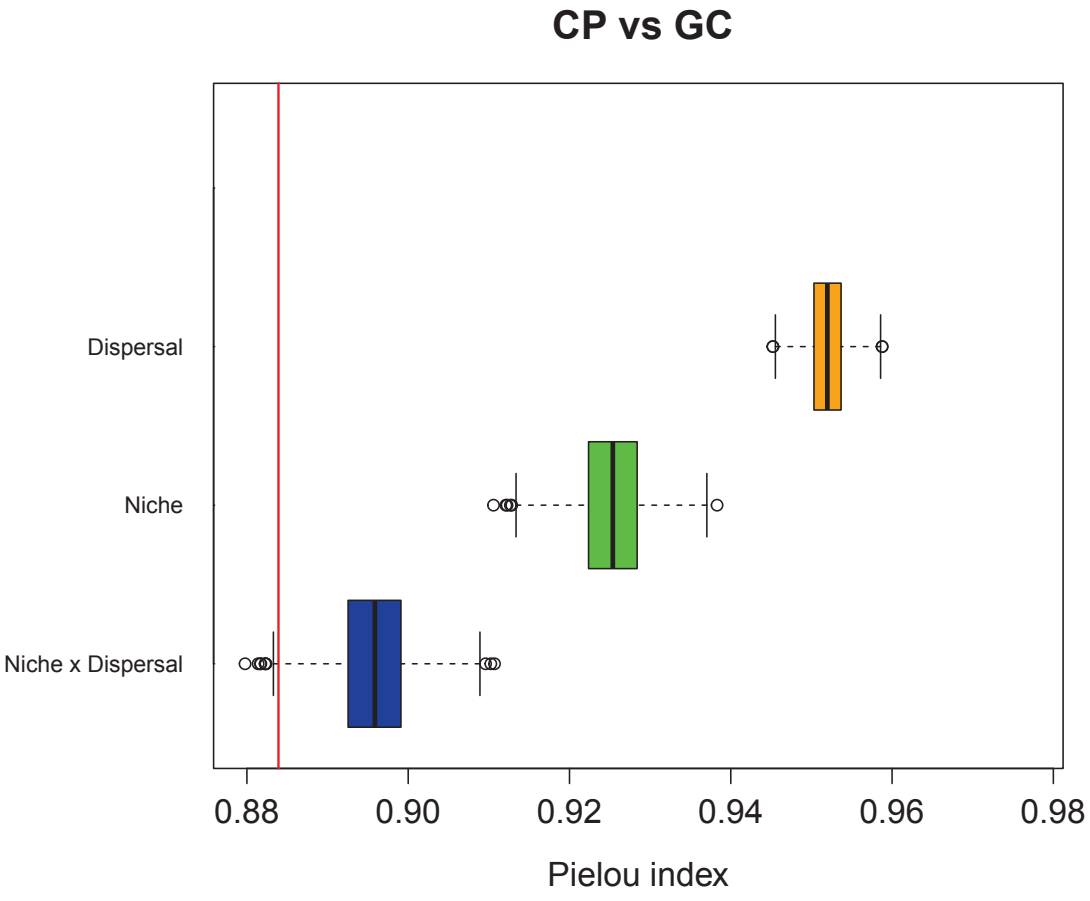

CP vs NP
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.88
0.90
0.92
0.94
0.96
Pielou index


NP vs PN
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.90
0.92
0.94
0.96
0.98
Pielou index

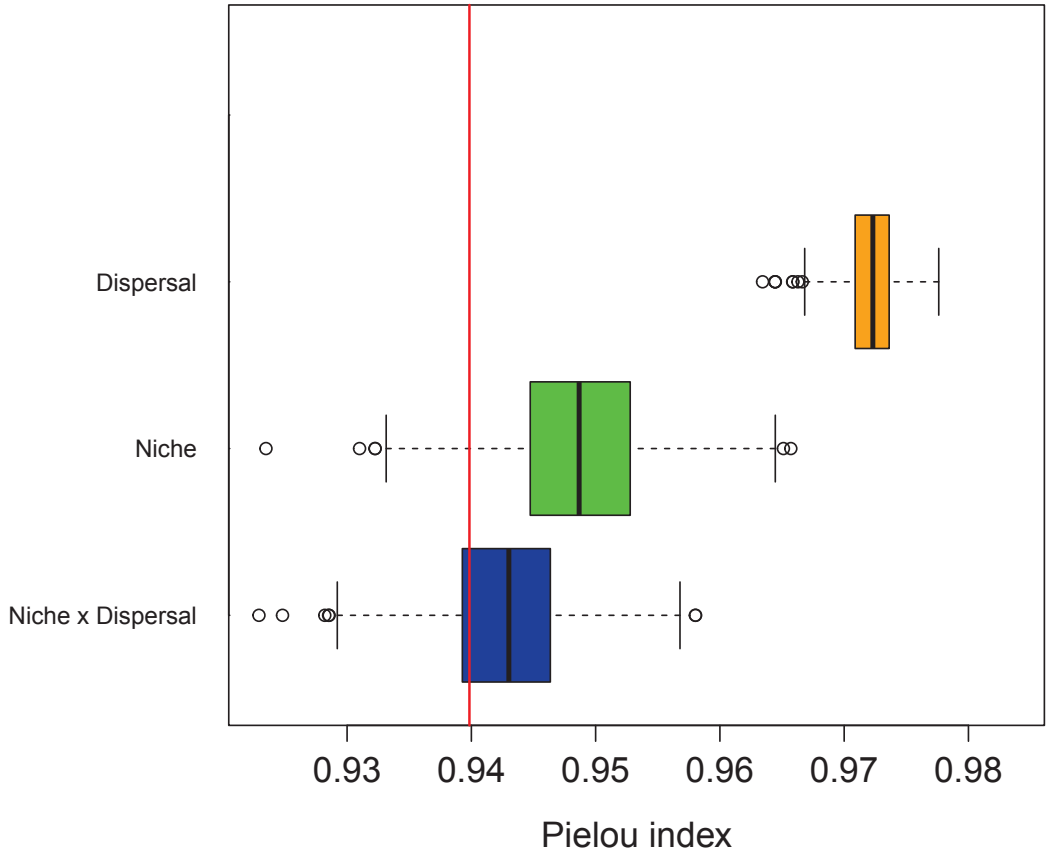

NB vs PN
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.92
0.93
0.94
0.95
0.96
0.97
0.98
Pielou index


NB vs SB
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.91
0.92
0.93
0.94
0.95
0.96
0.97
0.98
Pielou index

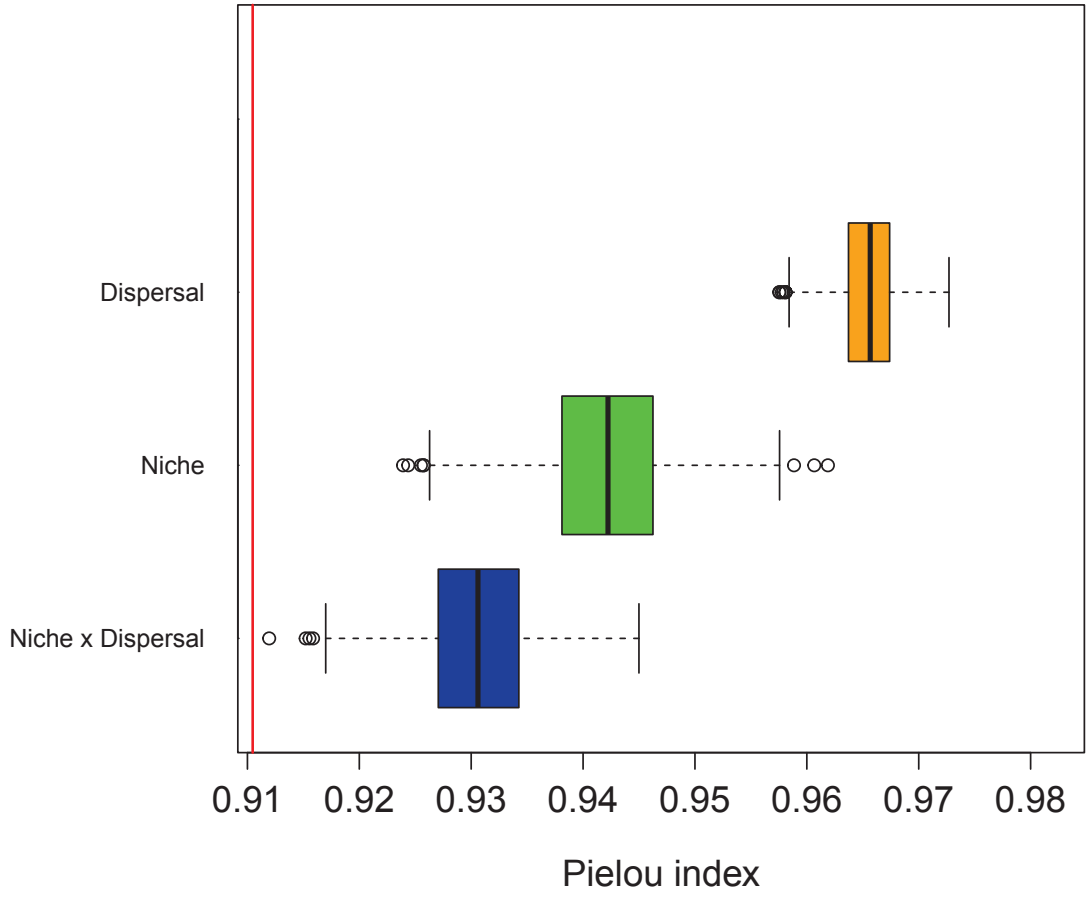

SB vs GC
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.92
0.93
0.94
0.95
0.96
0.97
0.98
Pielou index

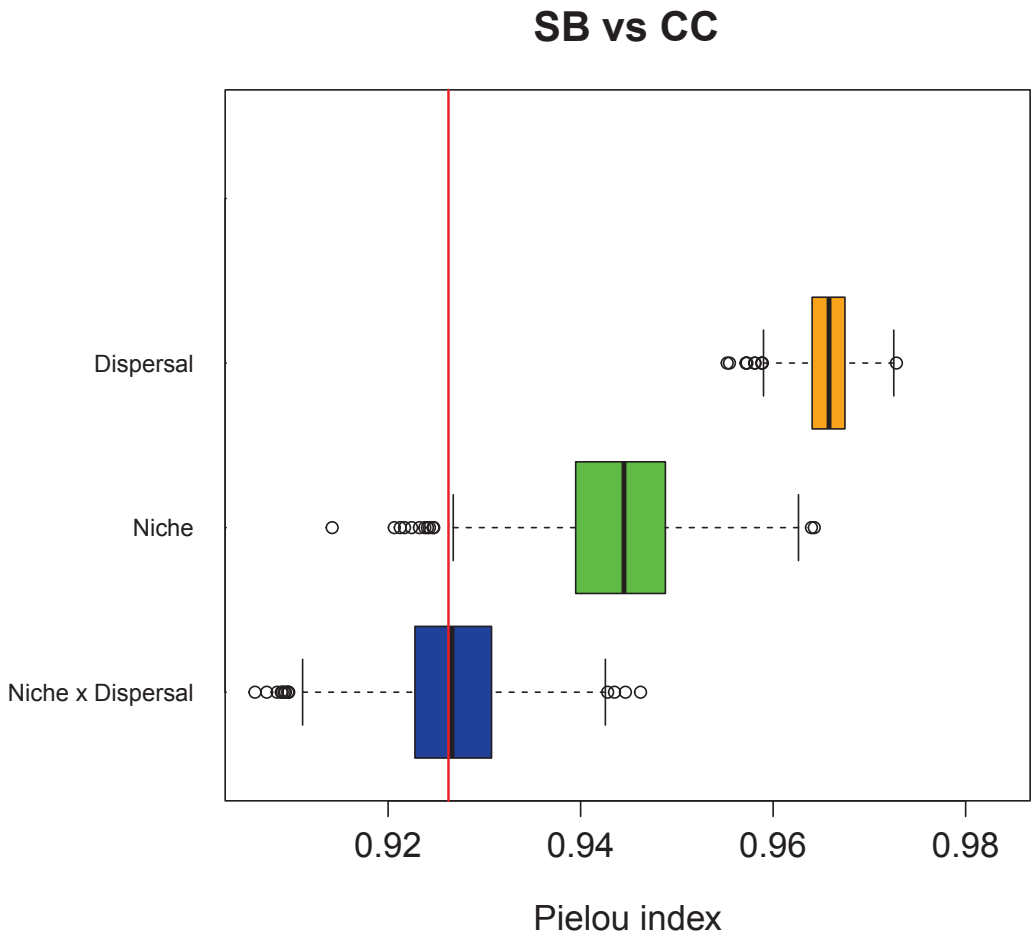

CP vs GC
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.88
0.90
0.92
0.94
0.96
0.98
Pielou index

CC vs PN

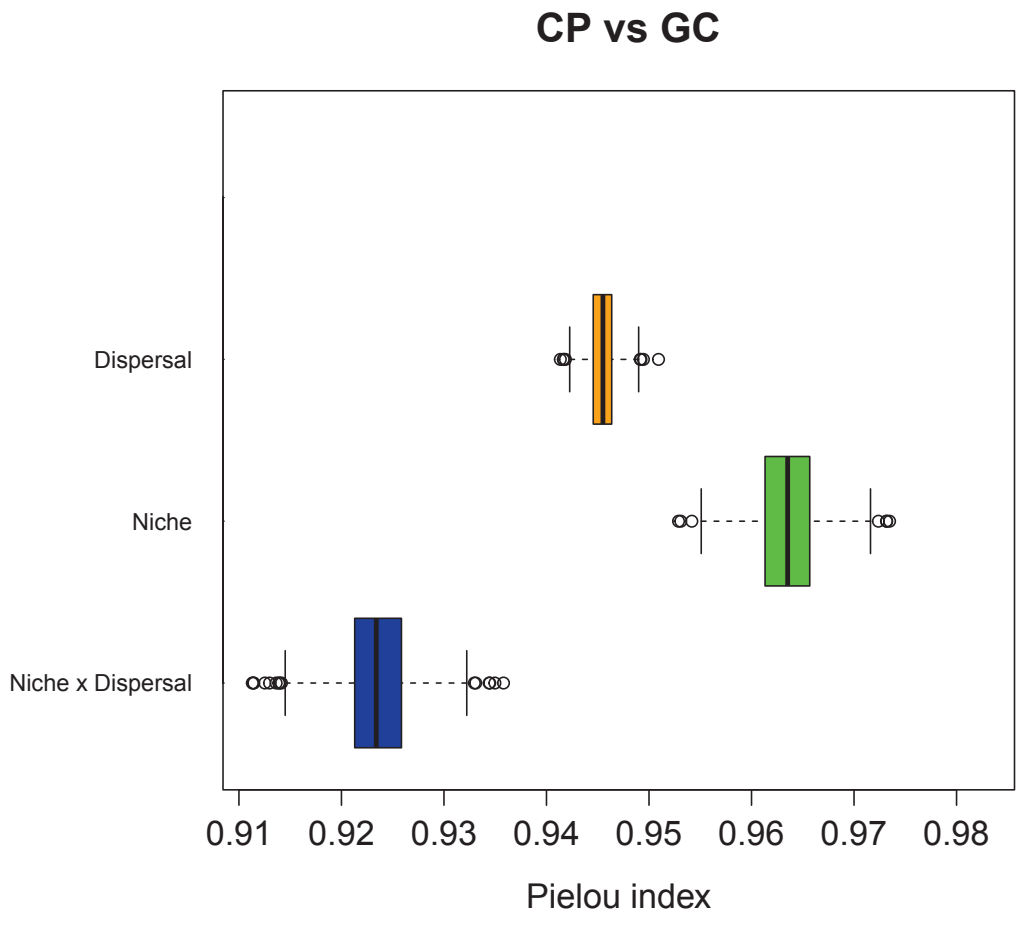


NB vs CC

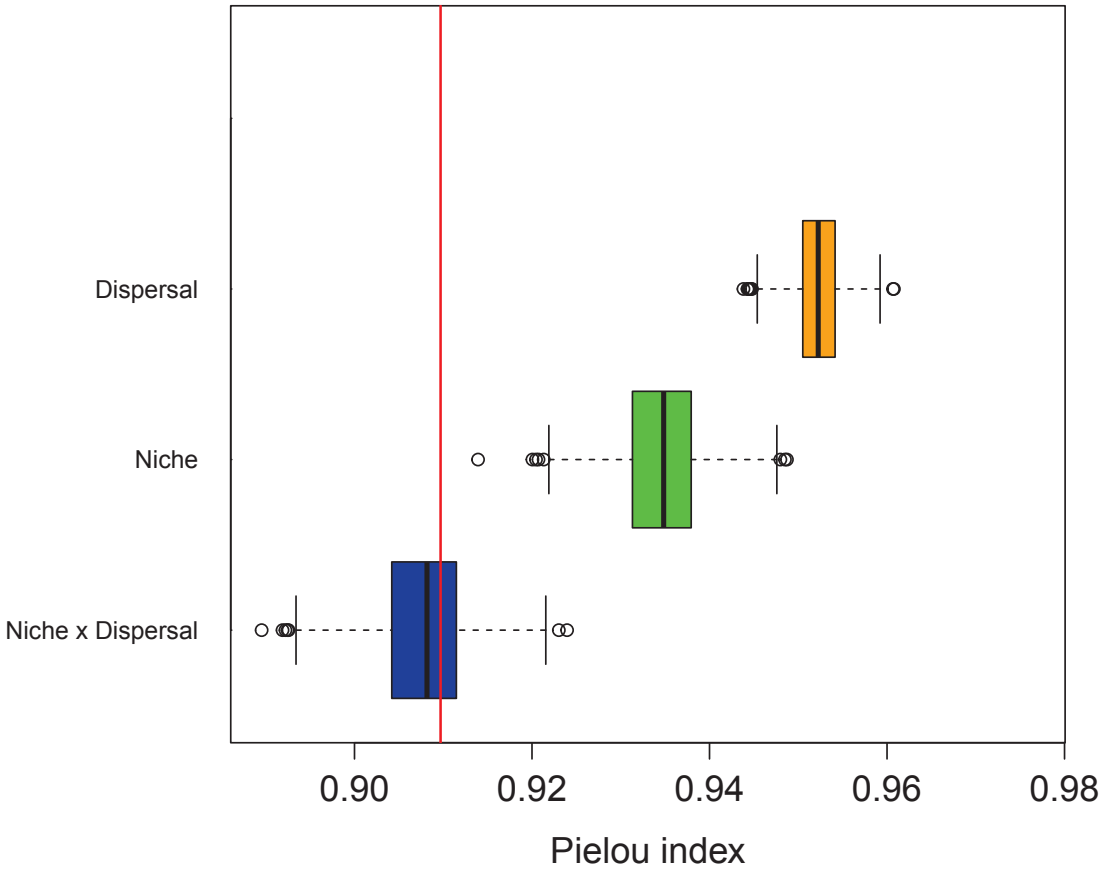




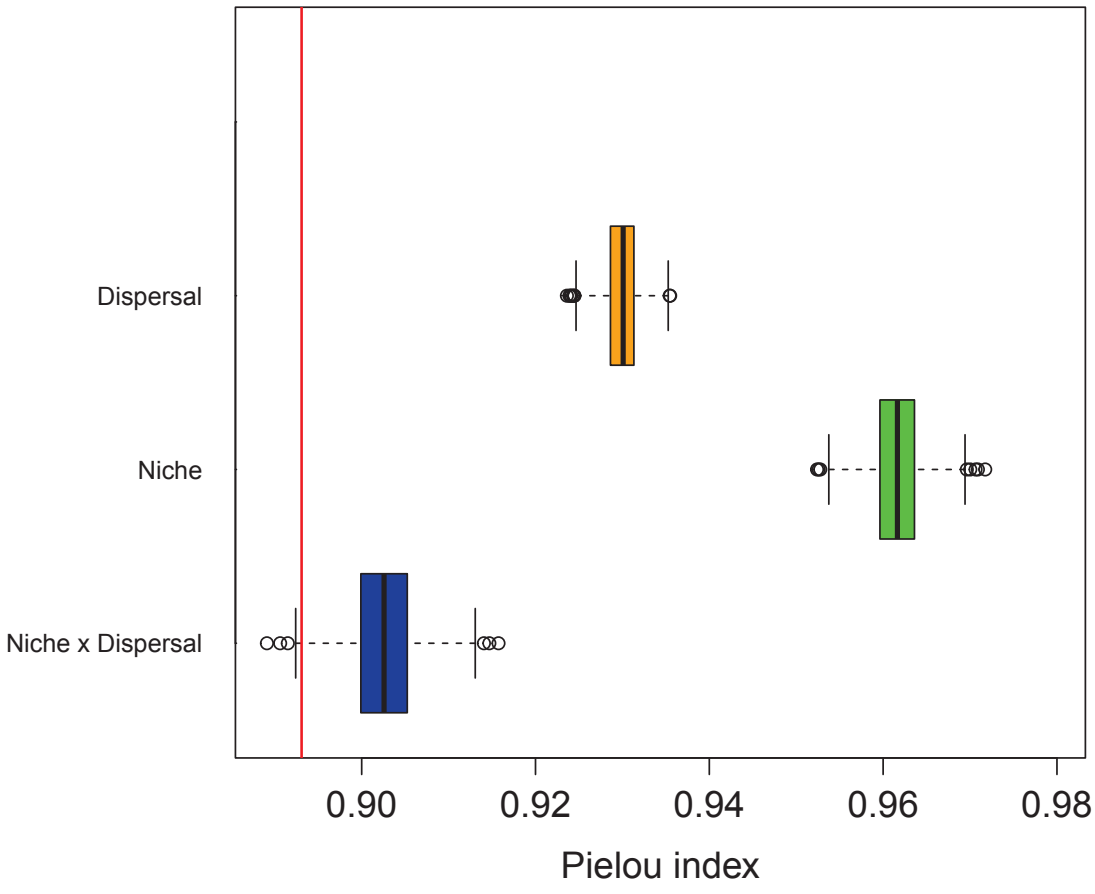
Supplementary Table 2b : Pielou's indexes of SIMPER and PER-SIMPER profils during the Blancan

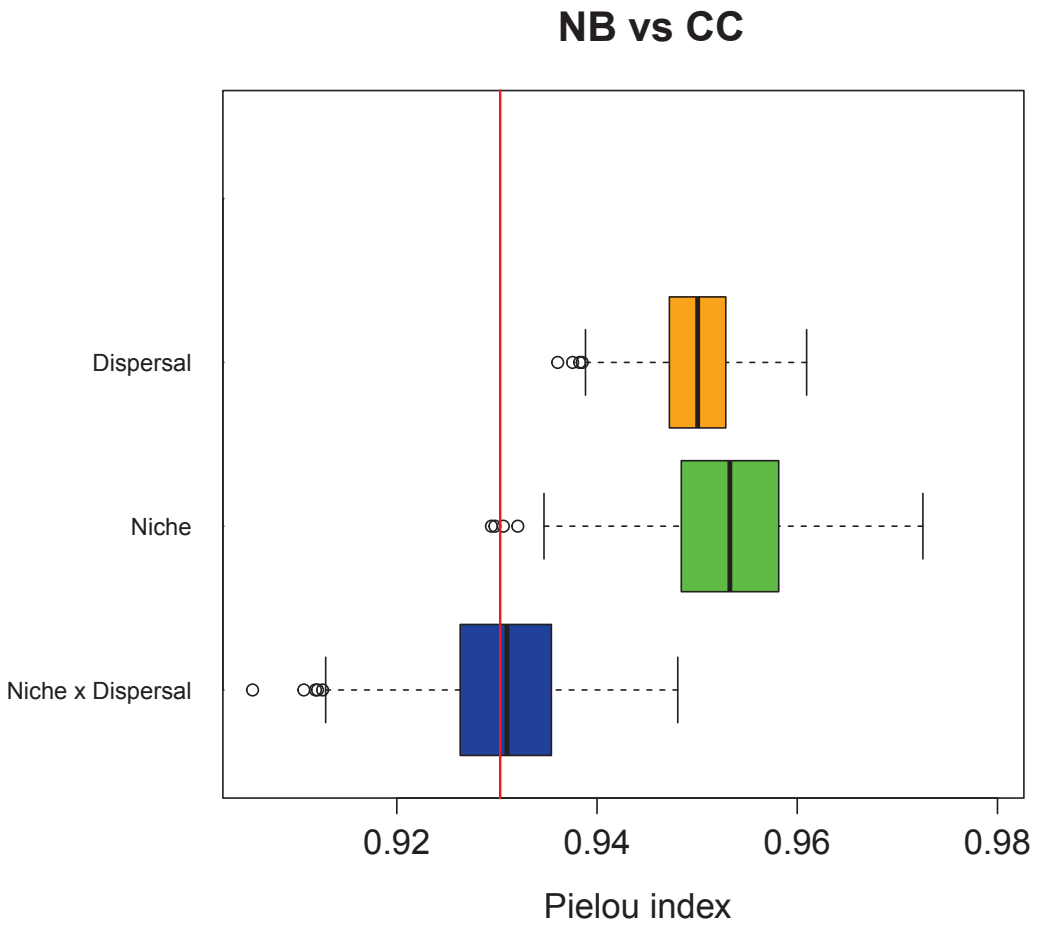


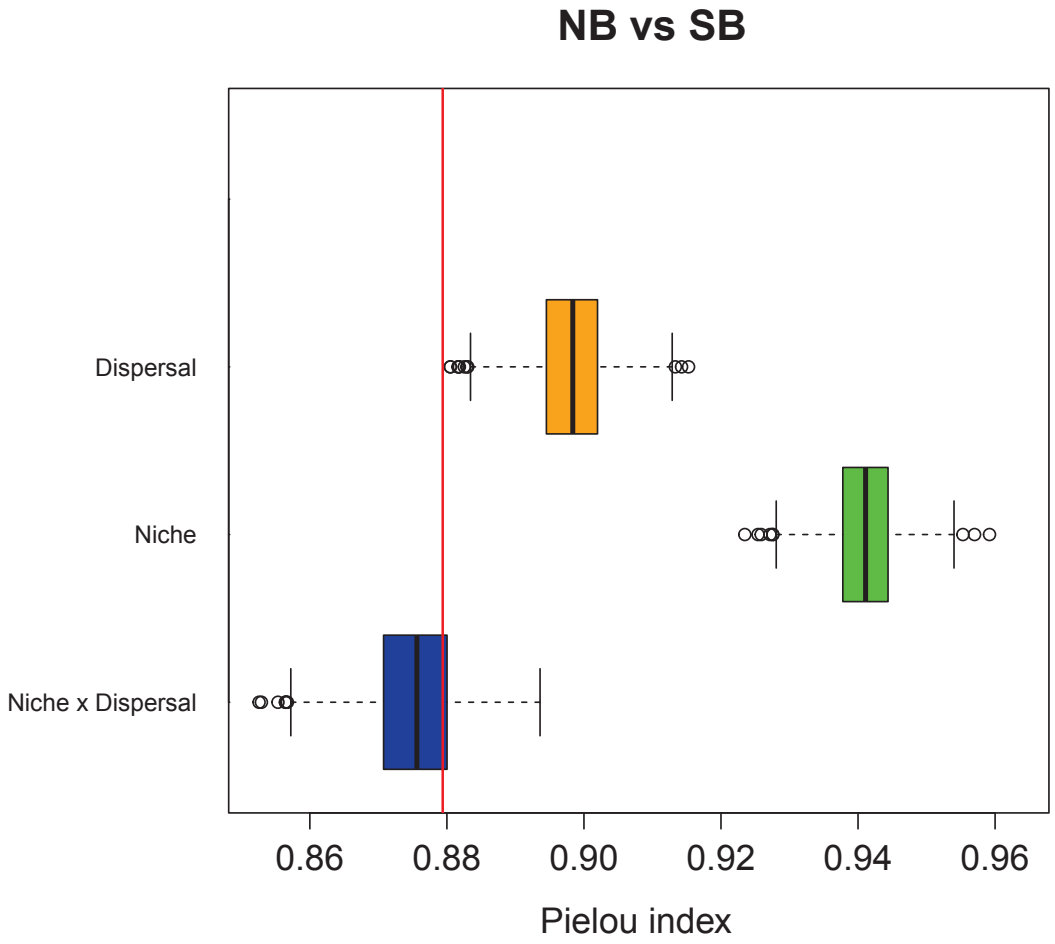
CP vs NB

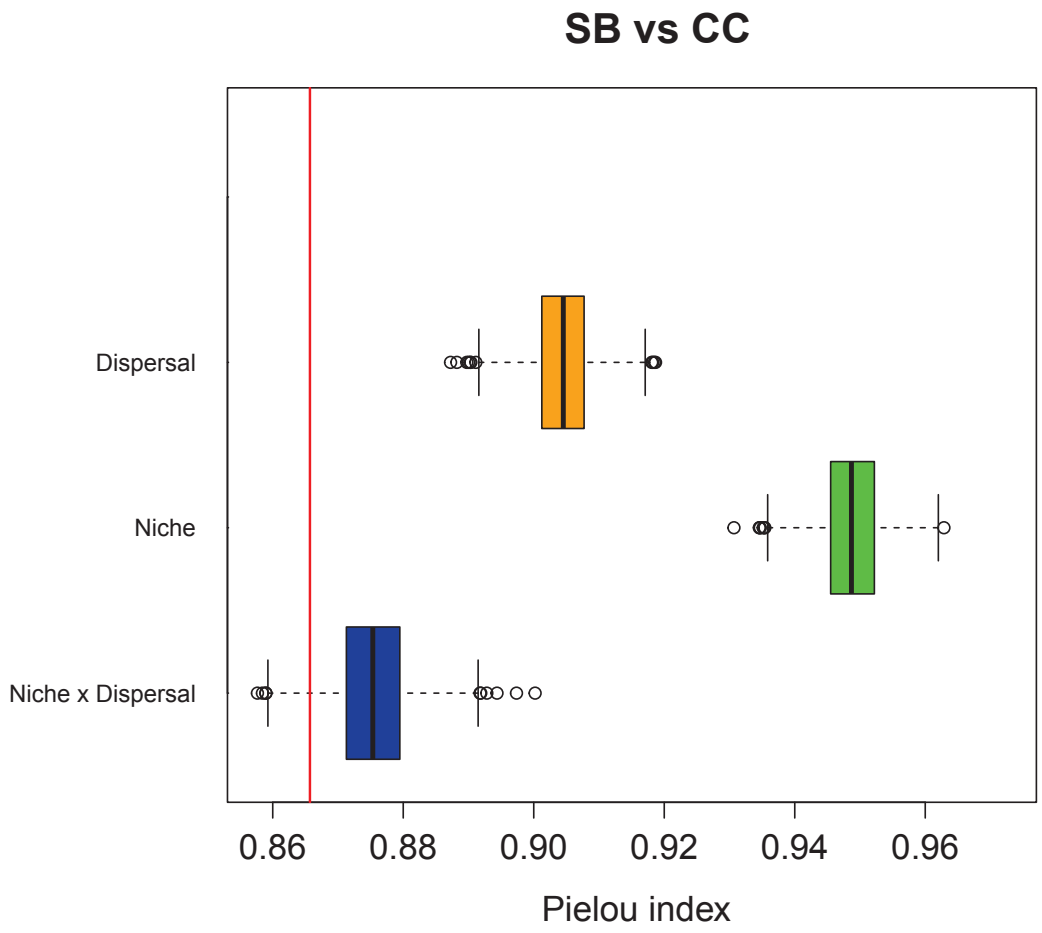


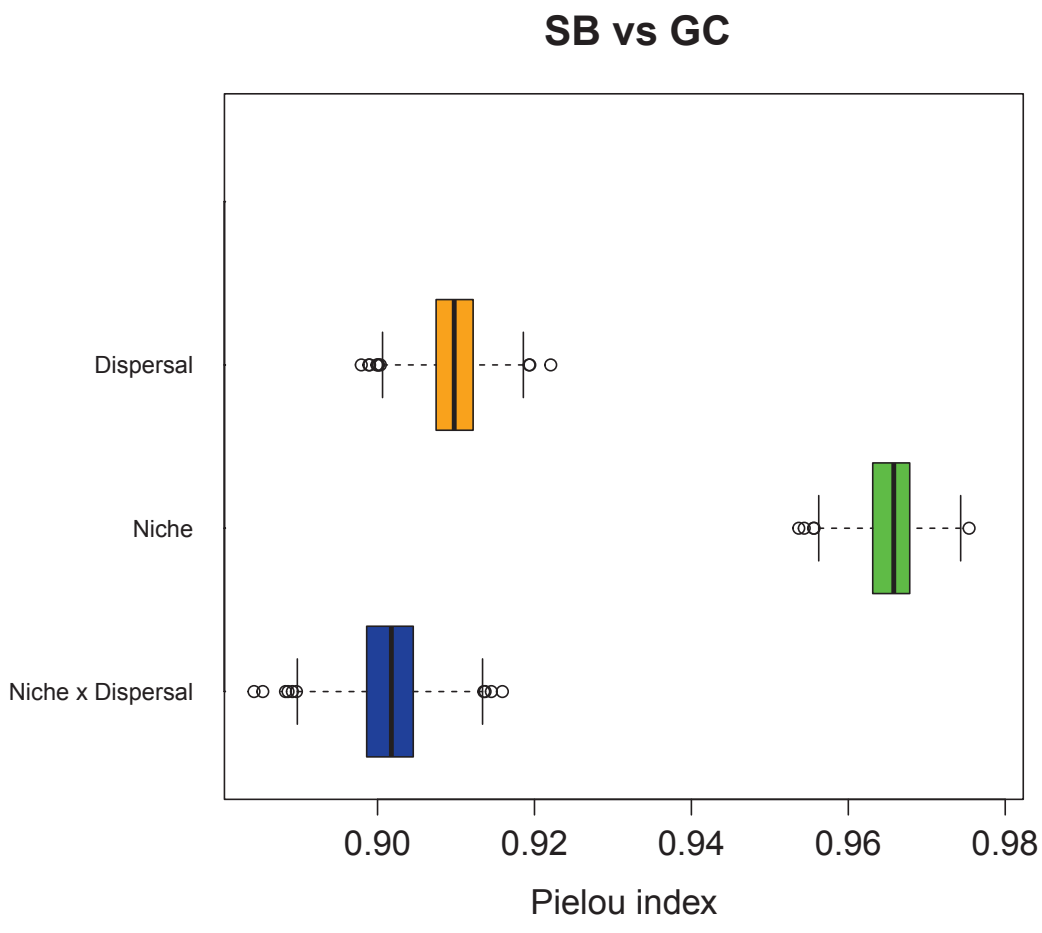
CP vs SB



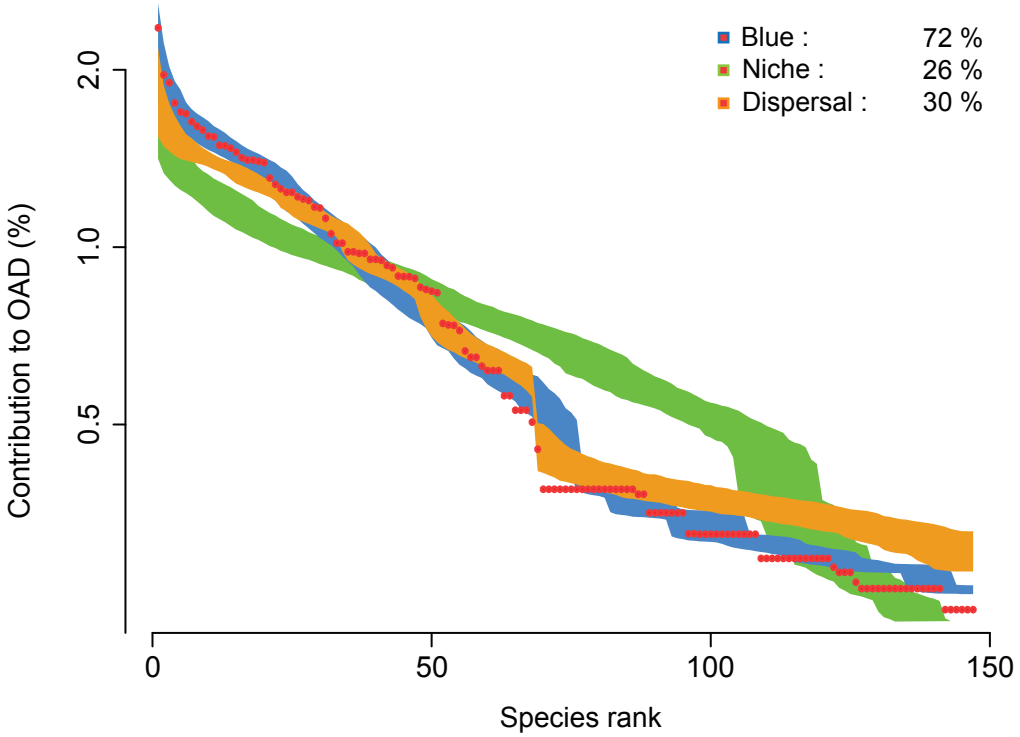

NB vs CC
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.92
0.94
0.96
0.98
Pielou index

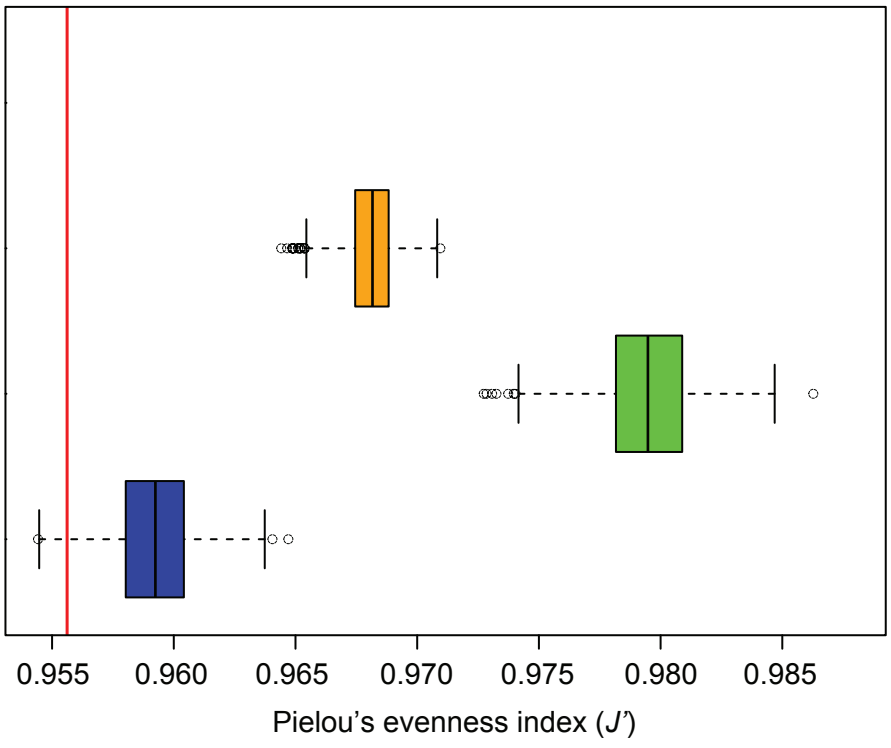

NB vs SB
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.86
0.88
0.90
0.92
0.94
0.96
Pielou index


SB vs CC
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.86
0.88
0.90
0.92
0.94
0.96
Pielou index


SB vs GC
Dispersal
Niche
Niche x Dispersal
0.90
0.92
0.94
0.96
0.98
Pielou index

Supplementary Figure 2 : PER-SIMPER Analysis of Torrejonian NALMA, PER-SIMPER profiles and Pielou's index boxplot of SIMPER and PER-SIMPER profils calculated between CP and SB.



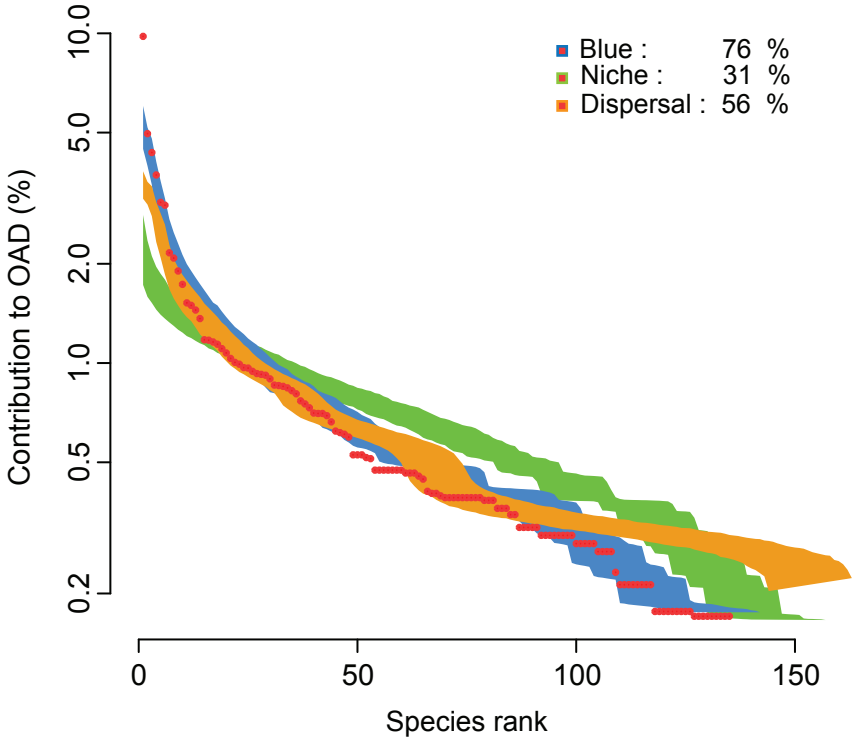


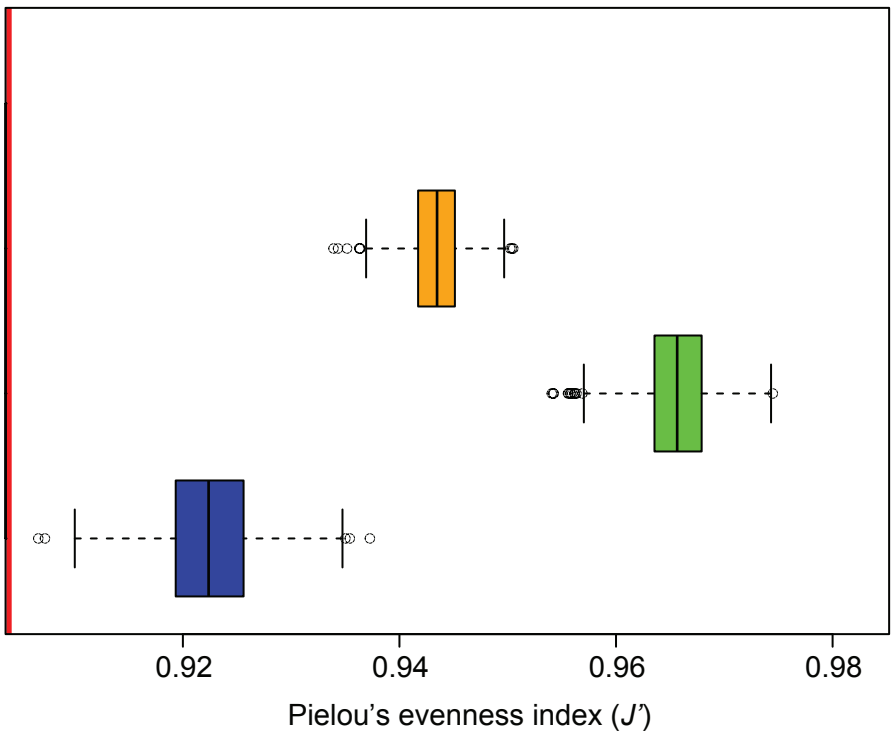
Supplementary Table 3 : ANOSIM Analysis of 4 clusters of assemblages inside SB region during Torrejonian NALMA. Table of p and R values

p-value	cluster 1	cluster 2	cluster 3	cluster 4
cluster 1	0			
cluster 2	0.0015	0		
cluster 3	0.1445	0.1385	0	
cluster 4	0.2303	0.0209	0.1812	0

R-value	cluster 1	cluster 2	cluster 3	cluster 4
cluster 1	0			
cluster 2	0.164	0		
cluster 3	0.1309	0.1349	0	
cluster 4	0.06081	0.1905	0.08678	0

Supplementary Figure 3 : PER-SIMPER Analysis of Pliocene NALMA, PER-SIMPER profiles and Pielou's index boxplot of SIMPER and PER-SIMPER profils calculated **INSIDE SOUTH BASIN**.





Annexe 3 - Fonction R PER SIMPER

IN PREP

Pour fonctionner, la fonction «PermutSIMPER» demande 2 arguments: (1) : une matrice localite/taxon, où les taxons sont en colonnes et les localités en lignes ; (2) un vecteur nommé «group» permettant de séparer la matrice en plusieurs Clusters d'assemblages.

```
#FONCTION PERMUTATION MATRICE SIMPER ET PLOT, ARGUMENT = MATRICE + GROUPE

PermutSIMPER <- function(matrixSIMP, Groups, log = FALSE, leg = TRUE, count = FALSE, extractZero = TRUE){

  library(vegan)

  AnaSimp <- simper(matrixSIMP, Groups) #Analyse SIMPER, arg 1: matrice pre/abs, arg 2: cluster 1 & 2
  summary(AnaSimp)
  Contribution <- sort(AnaSimp[[1]]$average, decreasing = TRUE) #Classement des especes par leur contribution à la dissimilarité

  Pourcent_Contribution <- ((Contribution)/sum(Contribution))*100
  if(log==TRUE)plot(Pourcent_Contribution, col = "brown2", log="y", type="p",lwd = 1.5, ylab ="% contribution to dissimilarity", xlab="Species")
  if(log==FALSE)plot(Pourcent_Contribution, col = "brown2", type="p",lwd = 1, ylab ="% contribution to dissimilarity", xlab="Species")
  #PLOT le résultat de l'analyse SIMPER

  dp2 <- permatfull(matrixSIMP, fixedmar = "both", mtype = "prab",  times = 1000)
  dp3 <- permatfull(matrixSIMP, fixedmar ="rows" , mtype = "prab", times = 1000)

  df2 <- matrix(nrow = 1000, ncol = length(matrixSIMP[2,]))
  df3 <- matrix(nrow = 1000, ncol = length(matrixSIMP[2,]))
  df4 <- matrix(nrow = 1000, ncol = length(matrixSIMP[2,]))
  df5 <- matrix(nrow = 1000, ncol = length(matrixSIMP[2,]))

  dSimp2 <- c()
  dSimp3 <- c()
  dSimp4 <- c()
  dSimp5 <- c()

  dShan2 <- c()
  dShan3 <- c()
  dShan4 <- c()
  dShan5 <- c()

  for(i in 1:1000)
  {
    if(count == TRUE && i < 50 || count == TRUE && i > 950 ){print(i)}
    repeat{
      v <- T
      dp4 <- permatfull(matrixSIMP, fixedmar = "columns", mtype = "prab", times = 1)
      for(j in 1:length(dp4$perm[[1]][,2]))
      {
        if(sum(dp4$perm[[1]][j,]) == 0){v <- FALSE}
      }

      if(v == TRUE)break}

    repeat{
      v <- T
      dp5 <- permatfull(matrixSIMP, fixedmar = "none", mtype = "prab", times = 1)
```

```
    for(j in 1:length(dp5$perm[[1]][,2]))
    {
      if(sum(dp5$perm[[1]][j,]) == 0){v <- FALSE}
    }

    if(v == TRUE)break}

  simp2 <- simper(dp2$perm[[i]], Groups)
  simp3 <- simper(dp3$perm[[i]], Groups)
  simp4 <- simper(dp4$perm[[1]], Groups)
  simp5 <- simper(dp5$perm[[1]], Groups)

  df2[i,] <- sort(simp2[[1]]$average, decreasing = TRUE)
  df3[i,] <- sort(simp3[[1]]$average, decreasing = TRUE)
  df4[i,] <- sort(simp4[[1]]$average, decreasing = TRUE)
  df5[i,] <- sort(simp5[[1]]$average, decreasing = TRUE)

  df2[i,] <- (df2[i,]/sum(df2[i,]))*100
  df3[i,] <- (df3[i,]/sum(df3[i,]))*100
  df4[i,] <- (df4[i,]/sum(df4[i,]))*100
  df5[i,] <- (df5[i,]/sum(df5[i,]))*100

  f2 <- df2[i,]
  if(extractZero == TRUE){
  f2 <- ExtractZero(df2[i,])}
  f2 <- (f2/(sum(f2)))*100
  dShan2 <- c(dShan2, ((diversity(f2, index = "shannon"))/log(length(f2))))

  f3 <- df3[i,]
  if(extractZero == TRUE){
  f3 <- ExtractZero(df3[i,])}
  f3 <- (f3/(sum(f3)))*100
  dShan3 <- c(dShan3, ((diversity(f3, index = "shannon"))/log(length(f3))))

  f4 <- df4[i,]
  if(extractZero == TRUE){
  f4 <- ExtractZero(df4[i,])}
  f4 <- (f4/(sum(f4)))*100
  dShan4 <- c(dShan4, ((diversity(f4, index = "shannon"))/log(length(f4))))

  f5 <- df5[i,]
  if(extractZero == TRUE){
  f5 <- ExtractZero(df5[i,])}
  f5 <- (f5/(sum(f5)))*100
  dShan5 <- c(dShan5, ((diversity(f5, index = "shannon"))/log(length(f5))))

  g2 <- (df2[i,]/sum(df2[i,]))*100
  dSimp2 <- c(dSimp2, diversity(g2, index = "simpson"))
  g3 <- (df3[i,]/sum(df3[i,]))*100
  dSimp3 <- c(dSimp3, diversity(g3, index = "simpson"))
  g4 <- (df4[i,]/sum(df4[i,]))*100
  dSimp4 <- c(dSimp4, diversity(g4, index = "simpson"))
  g5 <- (df5[i,]/sum(df5[i,]))*100
  dSimp5 <- c(dSimp5, diversity(g5, index = "simpson"))

}

dn2 <- apply(df2, 2, sort)
dn3 <- apply(df3, 2, sort)
dn4 <- apply(df4, 2, sort)
dn5 <- apply(df5, 2, sort)
```

```
dPielou2 <- sort(dShan2, decreasing = FALSE)
dPielou3 <- sort(dShan3, decreasing = FALSE)
dPielou4 <- sort(dShan4, decreasing = FALSE)
dPielou5 <- sort(dShan5, decreasing = FALSE)

dSimp2 <- sort(dSimp2, decreasing = FALSE)
dSimp3 <- sort(dSimp3, decreasing = FALSE)
dSimp4 <- sort(dSimp4, decreasing = FALSE)
dSimp5 <- sort(dSimp5, decreasing = FALSE)


Pielou.ContriB <- Pourcent_Contribution
Pielou.Contri <- (diversity(Pielou.ContriB, index = "shannon"))/(log(length(Pielou.ContriB)))

Simpson.Contri <- diversity(Pourcent_Contribution, index = "simpson")

Pielou.low <- c(dPielou2[25], dPielou3[25], dPielou4[25], dPielou5[25])
Pielou.up <- c(dPielou2[975], dPielou3[975], dPielou4[975], dPielou5[975])
Pielou.1 <- c(dPielou2[1], dPielou3[1], dPielou4[1], dPielou5[1])
Pielou.1000 <- c(dPielou2[1000], dPielou3[1000], dPielou4[1000], dPielou5[1000])

Simpson.low <- c(dSimp2[25], dSimp3[25], dSimp4[25], dSimp5[25])
Simpson.up <- c(dSimp2[975], dSimp3[975], dSimp4[975], dSimp5[975])
Simpson.1 <- c(dSimp2[1], dSimp3[1], dSimp4[1], dSimp5[1])
Simpson.1000 <- c(dSimp2[1000], dSimp3[1000], dSimp4[1000], dSimp5[1000])

lines(dn2[975,], lty="dotted", lwd=2, col="dodgerblue")
lines(dn2[25,], lty="dotted", lwd=2, col="dodgerblue")
lines(dn3[975,], lty="dotted", lwd=2, col="chartreuse3")
lines(dn3[25,], lty="dotted", lwd=2, col="chartreuse3")
lines(dn4[975,], lty="dotted", lwd=2, col="orange2")
lines(dn4[25,], lty="dotted", lwd=2, col="orange2")
lines(dn5[975,], lty="dotted", lwd=2, col="black")
lines(dn5[25,], lty="dotted", lwd=2, col="black")

#lines(((dn2[975,]/sum(dn2[975,]))*100), lty="dotted", lwd=2, col="dodgerblue" )
#lines(((dn2[25,]/sum(dn2[25,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col ="dodgerblue")

#lines(((dn3[975,]/sum(dn3[975,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="chartreuse3")
#lines(((dn3[25,]/sum(dn3[25,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="chartreuse3")

#lines(((dn4[975,]/sum(dn4[975,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="orange2")
#lines(((dn4[25,]/sum(dn4[25,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="orange2")

#lines(((dn5[975,]/sum(dn5[975,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="black")
#lines(((dn5[25,]/sum(dn5[25,]))*100), lty="dotted", lwd = 2, col="black")

legend(x="topright", bty="n",legend=c("Donnees mesurees", "Col+Row fixed", "Rows fixed",
"Col fixed", "none fixex"), col=c("brown2", "dodgerblue","chartreuse3","orange2","black"),
pch=c(15,15,15,15,15))

vecBlack <- c()
vecO <- c()
vecGreen <- c()
vecRed <- c(0,0,0,0)

###### Contribution & PIELOU + Correlation #####

cor.Green.Pea <- cor.test(Pourcent_Contribution, dn3[500,], method="pearson")
cor.Orange.Pea <- cor.test(Pourcent_Contribution, dn4[500,], method="pearson")
cor.Green.Spea <- cor.test(Pourcent_Contribution, dn3[500,], method="spearman")
cor.Orange.Spea <- cor.test(Pourcent_Contribution, dn4[500,], method="spearman")
```

```
 Cor.vec <- c(cor.Green.Pea$estimate, cor.Green.Spea$estimate, cor.Orange.Pea$estimate, cor.Orange.
Spea$estimate)
 Cor.col <- c("GreenPear", "GreenSpear", "OrangePear", "OrangeSpear")

 for(i in 1:length(Pourcent_Contribution))
 {
  #Enveloppe verte (local)
  if(dn3[975,i] >= dn2[975,i] && dn3[25,i] <= dn2[25,i]){vecGreen <- c(vecGreen, 100)}
  if(dn3[975,i] > dn2[975,i] && dn3[25,i] >= dn2[25,i] && dn3[25,i] < dn2[975,i]){vecGreen <-
c(vecGreen, (((dn2[975,i] - dn3[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn3[975,i] <= dn2[975,i] && dn3[25,i] < dn2[25,i] && dn3[975,i] > dn2[25,i]){vecGreen <-
c(vecGreen, (((dn3[975,i] - dn2[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn2[975,i] > dn3[975,i] && dn2[25,i] < dn3[25,i]){vecGreen <- c(vecGreen, (((dn3[975,i] -
dn3[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn3[975,i] <= dn2[25,i]){vecGreen <- c(vecGreen, 0)}
  if(dn3[25,i] >= dn2[975,i]){vecGreen <- c(vecGreen, 0)}
  #if(Contribution[i] >= dn3[25,i] && Contribution[i] <= dn3[975,i]){vecRed[1] <- (vecRed[1] + 1)/
(length(Contribution))}
  if(Pourcent_Contribution[i] >= dn3[25,i] && Pourcent_Contribution[i] <= dn3[975,i]){vecRed[1] <-
vecRed[1] + 1}

  #Enveloppe Orange (Global)
  if(dn4[975,i] >= dn2[975,i] && dn4[25,i] <= dn2[25,i]){vecO <- c(vecO, 100)}
  if(dn4[975,i] > dn2[975,i] && dn4[25,i] >= dn2[25,i] && dn4[25,i] < dn2[975,i]){vecO <- c(vecO,
(((dn2[975,i] - dn4[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn4[975,i] <= dn2[975,i] && dn4[25,i] < dn2[25,i] && dn4[975,i] > dn2[25,i]){vecO <- c(vecO,
(((dn4[975,i] - dn2[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn2[975,i] > dn4[975,i] && dn2[25,i] < dn4[25,i]){vecO <- c(vecO, (((dn4[975,i] - dn4[25,i])/
(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn4[975,i] <= dn2[25,i]){vecO <- c(vecO, 0)}
  if(dn4[25,i] >= dn2[975,i]){vecO <- c(vecO, 0)}
  #if(Contribution[i] >= dn4[25,i] && Contribution[i] <= dn4[975,i]){vecRed[2] <- (vecRed[2] + 1)/
(length(Contribution))}
  if(Pourcent_Contribution[i] >= dn4[25,i] && Pourcent_Contribution[i] <= dn4[975,i]){vecRed[2] <-
vecRed[2] + 1}

  #Enveloppe Noire (All random)
  if(dn5[975,i] >= dn2[975,i] && dn5[25,i] <= dn2[25,i]){vecBlack <- c(vecBlack, 100)}
  if(dn5[975,i] > dn2[975,i] && dn5[25,i] >= dn2[25,i] && dn5[25,i] < dn2[975,i]){vecBlack <-
c(vecBlack, (((dn2[975,i] - dn5[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn5[975,i] <= dn2[975,i] && dn5[25,i] <= dn2[25,i] && dn5[975,i] > dn2[25,i]){vecBlack <-
c(vecBlack, (((dn5[975,i] - dn2[25,i])/(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn2[975,i] > dn5[975,i] && dn2[25,i] < dn5[25,i]){vecBlack <- c(vecBlack, (((dn5[975,i] - dn5[25,i])/
(dn2[975,i] - dn2[25,i])) * 100))}
  if(dn5[975,i] <= dn2[25,i]){vecBlack <- c(vecBlack, 0)}
  if(dn5[25,i] >= dn2[975,i]){vecBlack <- c(vecBlack, 0)}
  #if(Contribution[i] >= dn5[25,i] && Contribution[i] <= dn5[975,i]){vecRed[3] <- (vecRed[3] + 1)/
(length(Contribution))}
  if(Pourcent_Contribution[i] >= dn5[25,i] && Pourcent_Contribution[i] <= dn5[975,i]){vecRed[3] <-
vecRed[3] + 1}

  #Signal reel inclu dans l'enveloppe bleue (significativite)
  if(Pourcent_Contribution[i] <= dn2[975,i] && Pourcent_Contribution[i] >= dn2[25,i]){vecRed[4] <-
vecRed[4] + 1}
 }

 vecRed <- (vecRed/length(Pourcent_Contribution))*100
 a <- min(Pourcent_Contribution)
 a
 Shan.col <- c("blue","green", "orange", "noir")
 List_RETURN <- list(Red=(vecRed), Green=mean(vecGreen), Orange=mean(vecO),
```

```
Black=mean(vecBlack), mat = matrixSIMP, color = Shan.col, Simp.Contri = Simpson.Contri, Simp.1 =
Simpson.1, Simp.1000 = Simpson.1000, Pie.Contri = Pielou.Contri, Pie.1 = Pielou.1, Pie.1000 = Pie-
lou.1000, Correlation = Cor.vec, Corr.col = Cor.col, BluePie = dPielou2, GreenPie = dPielou3, OrangePie
= dPielou4, BlackPie = dPielou5, ContriPercentage = Pourcent_Contribution, UpOrange = dn4[975,],
DownOrange = dn4[25,], UpBlue = dn2[975,], DownBlue = dn2[25,])

 if(leg == TRUE)
 {
  min(Pourcent_Contribution)
  text(x=0.8*(length(Pourcent_Contribution)), y=(mean(Pourcent_Contribution)), labels=paste("Red
incl. in blue : ", ceiling(mean(vecRed[4])), " %", "\n",
                                                    "Green : ", ceiling(mean(vecGreen)), "   % data: ",
ceiling(vecRed[1]), " %","\n",
                                                    "Orange : ", ceiling(mean(vecO)), " %  data: ",
ceiling(vecRed[2]), " %","\n",
                                                    "Black : ", ceiling(mean(vecBlack)), "  % data: ",
ceiling(vecRed[3]), " %"))
 }


 return(List_RETURN)
}
```

La fonction retourne les contributions de chaque taxon, sous les différentes hypothèses, d'abord suivant l'analyse SIMPER, puis selon les 3 modes de permutations. Elle joint aussi les scores de Pielou (et de corrélation) de chacun des profiles.

Remerciements

Et bien voilà la fin de ce manuscrit, et la fin de cette thèse. Parait-il qu'il est de bon ton de remercier ses collègues, ses chefs, ses amis, ses amours. Ceux qui me connaissent peuvent en être témoins, je ne suis pas du genre à refuser traditions, rites et autres coutumes, alors allons-y ! Ces trois ans et demi de recherche et d'enseignements ne furent pas de tout repos, tellement que j'écris ces lignes alors que le soleil point au bout de la rue Bossuet, à l'angle de la maison. Ce n'est cependant pas une raison pour manquer à mes devoirs.

Avant tout je dois remercier **Gilles**, qui m'accueille depuis ma seconde année de Licence, tantôt pour observer des dents à la loupe tantôt pour résister aux vents soufflant dans les grottes du Quercy. Pourtant j'ai rapidement manqué d'enthousiasme pour les monts et collines à la surface de ces dents de rongeurs microscopiques, et je fus grandement soulagé quand tu acceptas de présenter un sujet plus « théorique » à l'école doctorale E2M2. Toutes ces années ont été un véritable plaisir, autant pour nos échanges en science que pour tes blagues de mauvais goût. Il n'est pas toujours facile d'avoir Gilles Escarguel comme directeur, faut comprendre ça peut faire complexer ! Mais tu as toujours su souligner mes défauts sans jamais être cassant et souligner le travail bien fait ou les bonnes idées avec chaleur. Ca tombe bien c'est l'idée que je me faisais d'un bon professeur, et c'est ce que je m'efforce d'appliquer quand c'est à mon tour d'enseigner. Pour toutes ces années et ton aide Gilles, milles merci.

Je tiens à remercier les membres du Jury qui m'ont fait l'honneur de prendre sur leur temps bien occupé de chercheur afin d'évaluer mon mémoire : **Emanuela Mattioli**, **Claude Monnet**, **Sandrine Pavoine**, **Emmanuel Fara** & **Sylvain Dolédec,** merci.

Il me faut aussi remercier mon comité de suivi de thèse, qui au fil de ma thèse a su m'aider à compenser certaines de mes faiblesses les plus visibles et m'a fourni assez d'idées pour enchainer un second contrat ministériel de 3 ans! Merci à **Stephane Dray**, **Serge Legendre**, **Frédéric Quillévéré** et **Emmanuel Fara**.

A tout ceux qui ont fait de ces milliers d'heures au labo un véritable plaisir, ceux qui ne sont plus dans les murs : **Marie Mathis** (tu manques par ici :3), **Julien Clavel** (tu m'avais pas dis qu'il était comme ça Gilles ?!), **Baptiste Sucheras Marx** (Hadoken !), **Anne-Sabine Grojean**, **Charles Edouard Boukare**, comme ceux qui y sont encore ! **Arnauld** (mon dieu), **Manu** (c'est la l… finale !), **David** (prend l'air stp), **Ivan** (hmmm les Mikados), **Claire** (il arrive ce remboursement ?), **Claire** (tu vas finir par y venir ^_^), **Alex Lena** (merci pour le sourire et le soutient permanent ☺), **Jeremy Martin** (j'arrive ouvrir ta porte).

Evidemment je remercie aussi le couple (la rousse et le lutin) de MCF du 1er étage. Vous avez été le meilleur antidépresseur dont un thésard peut rêver ! Merci pour vos encouragements sans cesse renouvellés, vous êtes tous les deux de vrais modèles …

même si j'aimerais bien garder mes cheveux et ne jamais lire les emballages de Pizza.

Romain et **Manu**, des bisous évidemments, et comment vous remercier pour l'ambiance fantastique de ce bureau pendant trois ans… la jalousie de tous les autres membres du labo (ou bien était-ce du mépris devant le bruit de boite de nuit sortant H24 du bureau ?) parle pour vous ! Manu tu manques déjà, Romain ça va venir… snif… venir au bureau chaque matin c'était retrouver sa bande de potes, que demander de plus !

Un mot particulier pour **Thomas Croissant** (remet du raggae mec) et **Jean Michel Brazier** (all those youilles and DK), aux côtés desquels j'ai appris la géologie à Lyon 1 et que je ne pourrais jamais assez remercier pour tout ces moments ensembles et ceux (nombreux !) à venir. Sans oublier (^^) le grand **Chrachrastophe** au caractère doux comme sa barbe.

Enfin un énorme merci à tous mes amis et à tous ceux qui me supportent au quotidien ! **Peggy** (cherche pas j'ai raison), Rémi (ma planche mec…), **Marine**, **Morgan**, **Val**, **Thibault**, **Charles**, **Amandine**, **Pierrot**, **Romain** & **Romain**, **Mathou**, **Alexis**, **Ben** (tu manques aussi :x), merci à toi **Antoine** (aussi pour toutes ces soirées à rêver de l'immensité de l'univers), merci à toi **Max**' pour l'aide initial en C++ … pas facile de tout apprendre sur le tas !, merci à vous **JB** et **Dédé** (bravo² !).

Merci à ma sœur **Marguerite Lardanchet** et à mon frère **Romain Lardanchet** pour les magnifiques illustrations du Chapitre 1. Mais merci à toi aussi **Clémence**, vous avez toujours tout fait pour que ma vie soit douce, je vous embrasse si fort ! Je suis si chanceux d'être votre frère ☺. Merci à mon père et à ma mère pour leur soutient durant toutes ces années !

Enfin pour celle qui me supporte depuis tant d'années, et ces dernières semaines c'est du boulot ! De tout mon cœur, merci pour tout **Axelle**. Enfin Dr. Zacaï je voulais dire ! Vite envoyez la suite ! J'ai hâte !