



HAL
open science

Biodiversité endémique insulaire face aux changements globaux : état des lieux dans un contexte de conservation

Camille Leclerc

► To cite this version:

Camille Leclerc. Biodiversité endémique insulaire face aux changements globaux : état des lieux dans un contexte de conservation. Biodiversité et Ecologie. Université Paris Saclay (COMUE), 2019. Français. NNT : 2019SACLS507 . tel-03917105

HAL Id: tel-03917105

<https://theses.hal.science/tel-03917105v1>

Submitted on 1 Jan 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Biodiversité endémique insulaire face aux changements globaux : *état des lieux dans un contexte de conservation*

Thèse de doctorat de l'Université Paris-Saclay
préparée à l'Université Paris-Sud

École doctorale n°567 Sciences du végétal : du gène à l'écosystème (SDV)
Spécialité de doctorat : Biologie

Thèse présentée et soutenue à Orsay, le 10 décembre 2019, par

Camille LECLERC

Composition du Jury :

Paul LEADLEY Professeur, Université Paris-Sud (ESE – UMR 8079, Orsay)	Président du jury
Vincent DEVICTOR Directeur de Recherche, CNRS (ISEM – UMR 5554, Montpellier)	Rapporteur
Ana RODRIGUES Directrice de Recherche, CNRS (CEFE – UMR 5175, Montpellier)	Rapporteuse
François RIGAL Maître de Conférence, Université de Pau et des Pays de l'Adour (IPREM – UMR 5254, Pau)	Examineur
Dirk SCHMELLER Professeur, Université Toulouse III – Paul Sabatier (ECOLAB – UMR 5245, Toulouse)	Examineur
Céline BELLARD Chargée de Recherche, CNRS (ESE – UMR 8079, Orsay)	Directrice de thèse
Franck COURCHAMP Directeur de Recherche, CNRS (ESE – UMR 8079, Orsay)	Co-Directeur de thèse (Invité)

“ Islands are an enormously important source of information and an unparalleled testing ground for various scientific theories. But this very importance imposes an obligation on us. Their biota is vulnerable and precious. We must protect it. We have an obligation to hand over these unique faunas and floras with a minimum of loss from generation to generation. ”

Ernst Mayr (1967)

REMERCIEMENTS

Écrire les remerciements met en quelque sorte le point d'orgue à ces trois années de thèse. Tout d'abord, je voudrais dire un immense (ou tout autre superlatif) merci à mes deux encadrants Céline Bellard et Franck Courchamp pour la confiance qu'ils m'ont accordé tout au long de ces ~~trois~~ presque sept années en cumulé. Je n'aurais pas pu rêver meilleur encadrement. Céline, merci d'avoir été si présente professionnellement qu'humainement, pour ton attention permanente, ainsi que pour ton optimisme inconditionnel particulièrement pour fêter aussi bien les petites que les grandes victoires ! Je te suis extrêmement reconnaissante pour tout, tant pour m'avoir épaulé, guidé tout au long du chemin sinueux de la thèse que pour m'avoir ~~souvent~~ remotivé lorsque c'était nécessaire autour d'un thé, et ce, quel que soit le temps (en tout cas pour toi !). Je souhaite à quiconque d'avoir ce privilège de mener une thèse avec une telle relation de confiance et de partage qui m'a permis de m'épanouir tout au long de ces années où tu m'as accompagné. Aucun mot ne pourra exprimer ma gratitude à ton égard et envers celui de Franck. Franck, merci également pour toutes ses années de confiance, de conseils et de liberté scientifique. Merci également pour ta disponibilité que j'ai trop peu usée (... un jour j'utiliserai tous mes points temps restants), ta bienveillance, ton dynamisme, tes idées à foison, ta bonne humeur et ton humour dont je ne suis pas sûr qu'il me manquera ;-). Merci à vous deux ! J'ai pu grandir autant humainement que scientifiquement auprès de vous durant ces années, et un jour promis je ferai confiance en ce que je suis et en ce quoi je suis capable comme vous essayez de me l'inculquer.

Cette thèse ne pourrait également pas avoir lieu sans les membres de mon jury. Merci à Ana Rodrigues et Vincent Devictor pour m'avoir fait l'honneur d'être mes rapporteurs, ainsi qu'à Paul Leadley, François Rigal et Dirk Schmeller qui ont accepté d'être examinateur de ce travail, tous sans la moindre hésitation malgré des emplois du temps chargés. C'est un honneur pour moi que vous ayez accepté de prendre le temps de juger mon travail. Je souhaite également adresser toute ma reconnaissance aux membres de mon comité de thèse, Jean-Baptiste Mihoub, Pierre-Yves Henry et François Rigal (qui fait coup double) pour leurs disponibilités, leurs implications, et tous leurs avis et conseils éclairés. Je tiens aussi à remercier Sébastien Villéger d'avoir pris le temps de partager son savoir quant à l'écologie fonctionnelle ainsi que d'avoir accepté de s'impliquer dans un de mes projets de recherche. Merci de t'être rendu disponible lorsque j'avais des questions et pour la pertinence de tes commentaires qui m'ont aidé à avancer et à améliorer mon travail en plus des révisions sans fin. Merci également à Camille Magneville pour l'aide que tu m'as apporté au cours de tes six mois de stage, toujours avec le sourire et enthousiasme. Ce fut un immense plaisir pour moi de travailler avec toi et cette thèse n'aurait pas été aussi aboutie sans ton travail fourni, et ce, de manière organisée et efficace.

Merci au laboratoire Écologie, Systématique, Évolution pour m'avoir accueilli et notamment à l'équipe Écologie des Populations et Communautés. Parce-que trois ans de thèse peuvent être longs sans un excellent entourage, je souhaite remercier de tout cœur Elsa pour ton enthousiasme en tout temps, Christophe², l'un pour m'avoir supporté quelques années dans le même bureau (d'ailleurs c'était peut-être l'inverse... je ne ferais pas part de tes blagues de haut niveau ;-)), et l'autre pour les discussions sur le chemin de la cantine et son écoute et sa gentillesse, François pour ta présence sans faille (en tout cas par la pensée et par ton aura errant dans le bureau) et également pour cette

sortie terrain dans le colza (un de mes meilleurs jours de terrain lors de ma thèse... ah c'était le seul ;-)), Estelle pour tes petits tacles bien placé quand tu es en grande forme (jamais je ne reviendrais à la cantine ;-)), Élise pour ton dynamisme et tes pauses thés dont je plaide l'absence en cette fin de thèse, Nicolas pour ta gentillesse et ta bonne humeur même si tu ne souhaitais pas partager le même bureau que moi (tu as raté quelque chose, sache-le !), Irene pour ta joie, ta bonne humeur et nos discussions dans le jardin du muséum... Merci infiniment à toutes ces personnes et celles que je n'ai pas listé car mes remerciements n'en finiraient jamais ! : Marion, Marine, Emmanuelle, Carmen, Clara, Mathilde, Camille, Juliette, Claire, Lise, Hugo, Baptiste, Fantin, Sarah, Miguel, Ying-chu, et tant d'autres qui au travers de simple pause-café ou -thé selon les préférences ou moments de discussions ont rendu ces années si agréables et conviviales. Merci également à Nathalie Lecat et Nadia Livet pour toute l'aide administrative que vous m'avez apporté, et ce, toujours avec le sourire et sympathie.

Je termine ces remerciements en témoignant toute ma gratitude et ma reconnaissance envers ma famille et mes amis. Merci à tous d'avoir été là de loin ou de près. Votre soutien indéfectible a constitué une source inépuisable de force et de courage pour moi et avez participé à la réussite de ce travail. Merci à mes parents pour m'avoir soutenu dans mes diverses aventures tant professionnelles que personnelles. J'avoue que je vous en ai fait un peu baver parfois, mais je suis heureuse de votre présence à chaque étape (quelle soit grande ou petite, intense ou non...) de ma vie. Merci également à mon frère et à ma sœur pour ce que vous êtes et pour ce que vous m'avez apportés au quotidien, malgré la distance (plus ou moins grande) qui nous sépare. Vous êtes mes petits piliers, mes remparts. Il n'y a pas meilleur endroit (ou pas) pour vous exprimer tout l'amour que je vous porte.

Je finirais par un dernier merci, et pas des moindres, à toi Nico de m'avoir porté voire supporté depuis ces années. Aujourd'hui, je n'en serais pas là à rédiger les remerciements de ma thèse. Merci d'avoir croisé mon chemin et d'avoir été depuis présent en tout temps aussi bien dans les moments de joie et de franche rigolade que dans les moments de doute. Tu m'as rendu bien meilleure en me poussant à me dépasser. Je n'aurais jamais assez de mots pour te dire la chance de t'avoir à mes côtés, et finirais simplement par *vers l'infini et au-delà*.

À mes grands-pères

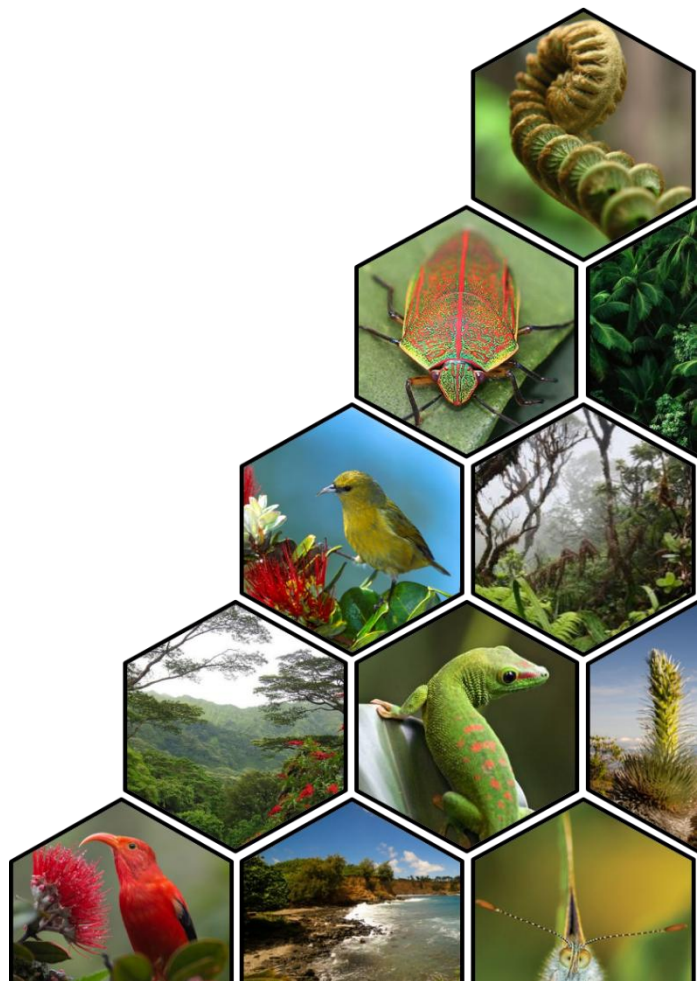
TABLES DES MATIÈRES

CHAPITRE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE	7
<i>I.1 Biodiversité et changements globaux</i>	8
I.1.1 Vers une sixième crise d'extinction de la biodiversité ?	8
I.1.2 Quelles sont les principales menaces pour la biodiversité ?	9
I.1.3 Effets simultanés des menaces sur la biodiversité	13
<i>I.2 Indicateurs pour évaluer la biodiversité.....</i>	14
I.2.1 Diversité taxonomique	14
I.2.2 Diversité fonctionnelle	16
I.2.3 Diversité phylogénétique	18
I.2.4 Considérer la biodiversité sous toutes ces facettes pour mieux la comprendre et la protéger	20
<i>I.3 Biodiversité insulaire, une richesse à préserver.....</i>	22
I.3.1 Les îles, hauts lieux de la diversité biologique	22
I.3.2 Diversité biologique insulaire, une particularité mondiale fragilisée	25
<i>I.4 Problématique et objectifs</i>	27
I.4.1 Description des chapitres	27
I.4.2 Bases de données utilisées	28
CHAPITRE II - MENACES PESANT SUR LA BIODIVERSITÉ ENDÉMIQUE INSULAIRE	33
<i>II.1 Résumé introductif : contexte et objectifs.....</i>	34
<i>II.2 État des lieux des menaces mettant en péril la diversité insulaire.....</i>	35
<i>II.3 Menaces mettant en péril la diversité insulaire : apport de l'approche fonctionnelle</i>	49
<i>II.4 Synthèse : résultats clés et portée</i>	71
CHAPITRE III - PERSPECTIVES DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ ENDÉMIQUE INSULAIRE FACE AUX CHANGEMENTS GLOBAUX.....	73
<i>III.1 Résumé introductif : contexte et objectifs.....</i>	74
<i>III.2 Multiples dimensions de la diversité insulaire, niveau de protection et menaces.....</i>	75
<i>III.3 Vulnérabilité de la biodiversité insulaire face au changement climatique à venir</i>	93
<i>III.4 Synthèse : résultats clés et portée</i>	111
CHAPITRE IV - DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES	113
<i>IV.1 Synthèse et implications.....</i>	114
IV.1.1 Menaces majeures pesant sur la diversité endémique insulaire.....	114

IV.1.2 Conséquences des menaces majeures pesant sur la diversité endémique insulaire....	117
IV.1.3 Zones insulaires d'intérêt en terme de diversité et de vulnérabilité face aux changements globaux	119
<i>IV.2 Limites et avancées méthodologiques.....</i>	<i>123</i>
IV.2.1 Liste rouge mondiale des espèces menacées	123
IV.2.2 Indicateurs pour évaluer la biodiversité	127
IV.2.3 Effets cumulatifs des menaces sur la biodiversité.....	131
<i>IV.3 Perspectives</i>	<i>134</i>
IV.3.1 Biodiversité insulaire : espèces endémiques, natives et introduites.....	134
IV.3.2 Multiples menaces de la biodiversité : caractérisation des effets cumulatifs et exploration temporelle	136
<i>IV.4 Conclusion générale</i>	<i>137</i>
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	138
ANNEXES.....	147
<i>V.1 Annexe I - Matériel supplémentaire de la partie II.2 du Chapitre II.....</i>	<i>148</i>
<i>V.2 Annexe II - Matériel supplémentaire de la partie II.3 du Chapitre II</i>	<i>155</i>
<i>V.3 Annexe III - Matériel supplémentaire de la partie III.2 du Chapitre III</i>	<i>169</i>
<i>V.4 Annexe IV - Matériel supplémentaire de la partie III.3 du Chapitre III</i>	<i>175</i>

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE



I.1 Biodiversité et changements globaux

I.1.1 Vers une sixième crise d'extinction de la biodiversité ?

Au cours des 3,5 milliards d'années écoulées, 90 à 99 % des espèces ayant existé sur Terre se sont éteintes (Novacek, 2001). L'extinction est un processus normal de l'histoire du vivant, et en moyenne, la durée d'existence d'une espèce ne dépasse pas quelques millions d'années (May, 2002). Cependant, les communautés vivantes ont connu des remaniements majeurs, à cinq reprises au moins au cours de l'histoire de la Terre, durant lesquels de nombreuses formes semblent avoir disparu simultanément. Ces évènements d'extinctions de masse sont à la fois rapides, non sélectifs et de grande portée. Au sens paléontologique du terme, l'extinction de masse survient lorsque plus de 75% des espèces disparaissent dans un intervalle géologiquement court, généralement inférieur à 2 millions d'années (Raup & Sepkoski Jr., 1982 ; Jablonski, 1994). Les cinq évènements massifs d'extinction (appelés extinctions de masse des « Big Five ») actuellement identifiés ont eu lieu vers la fin des périodes Ordovicienne, Dévonienne, Permienne, Triasique et Crétacée (Barnosky *et al.*, 2011 ; Figure 1). Par exemple, la première extinction de masse lors de la fin de la période Ordovicienne, est survenue il y a environ 500 millions d'années et a entraîné la disparition de plus de 85% des espèces (Sheehan, 2001). Plusieurs causes à l'origine des différents épisodes d'extinctions de masse ont été proposées telles que les modifications périodiques des paramètres orbitaux de la Terre (cycles de Milankovitch ; Wu *et al.*, 2013), l'activité volcanique dans la Province Magmatique de l'Atlantique Central provoquant une augmentation des niveaux de CO₂ dans l'atmosphère, puis une augmentation des températures mondiales et une crise de calcification dans les océans (Hesselbo *et al.*, 2007), ou encore des causes externes comme des impacts météoritiques dans le Yucatán conduisant à un cataclysme mondial et à un refroidissement soudain (Archibald *et al.*, 2010).

Actuellement, les scientifiques reconnaissent de plus en plus une perte de biodiversité exceptionnellement rapide et massive. Au cours des derniers siècles, de multiples extinctions d'espèces et de populations, ou encore de multiple déclin de l'abondance d'espèces locales ont eu lieu (Pimm *et al.*, 1995 ; Ceballos *et al.*, 2017). Une illustration de cette rapidité de perte de biodiversité est que depuis 1500, plus de 330 extinctions de vertébrés ont été répertoriées (Ceballos *et al.*, 2015). La majorité de ces extinctions ont toutefois été observées au cours du siècle dernier. En plus de ces extinctions, 279 espèces ont été décrites comme « éteintes à l'état sauvage » ou soit comme « possiblement éteintes ». En se basant sur ces données, cela donne un taux d'extinctions par million d'espèces par an (E/MSY) environ 8 à 100 fois supérieur au taux d'extinction moyen des enregistrements fossiles cénozoïques qui est de 1 à 2 E/MSY (Ceballos *et al.*, 2015 ; Figure 1).

Cela signifie, qu'avec le taux de base de 2 E/MSY, 9 extinctions de vertébrés seulement auraient été attendues depuis 1900. Ces chiffres appuient le fait que la perte actuelle de biodiversité présente des risques d'aboutir à son tour à un sixième événement d'extinction de masse, mais se différencie des épisodes passés par les causes qui l'engendrent. En effet, l'empreinte humaine dans cet épisode de déclin de biodiversité est indéniable, conduisant à l'appellation de cette période d'« Anthropocène » par certains scientifiques (Vitousek *et al.*, 1997 ; Dirzo *et al.*, 2014).

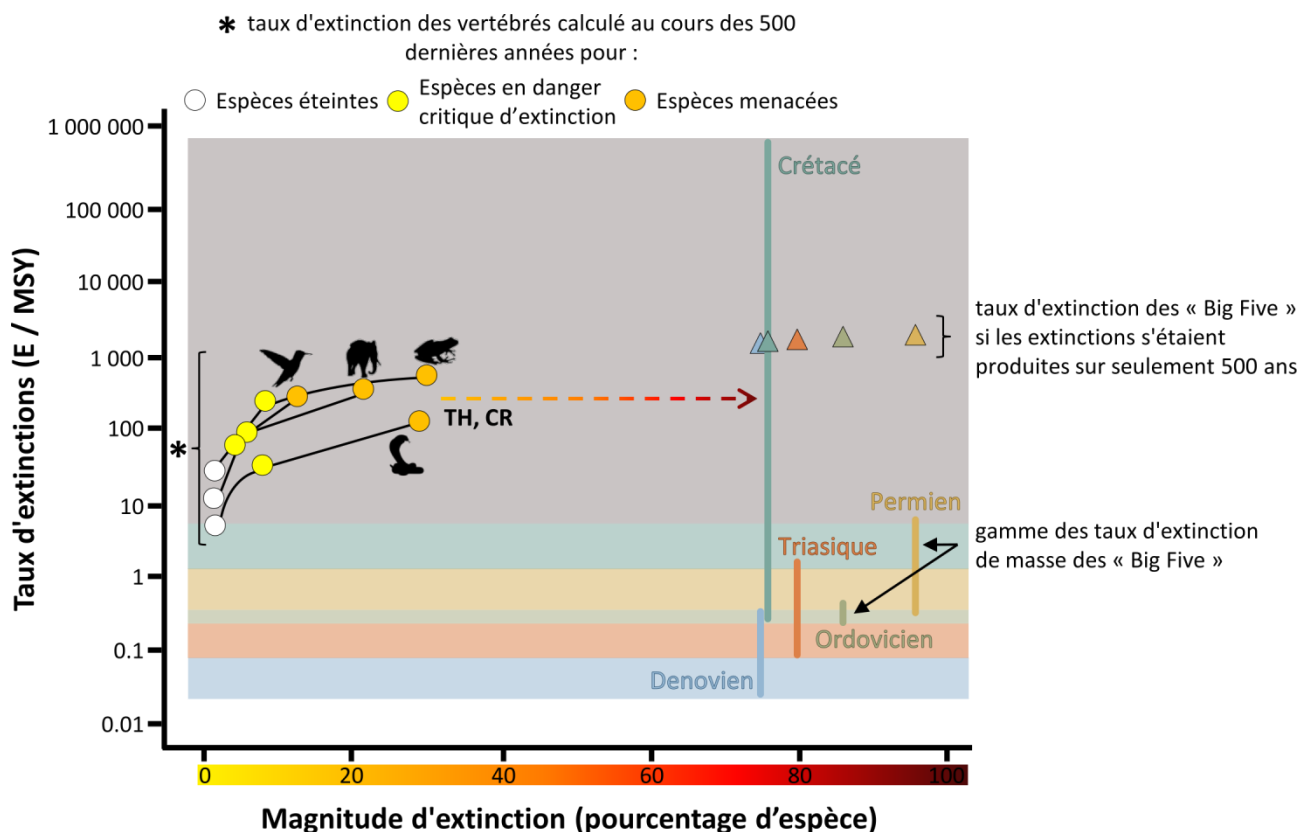


Figure 1 : Relation entre taux et magnitude d'extinction (Barnosky *et al.*, 2011). La magnitude d'extinction représente uniquement le pourcentage d'espèces éteintes pour une période donnée alors que le taux d'extinction représente le nombre d'extinctions divisé par le temps pendant lequel les extinctions se sont produites. TH : Si toutes les espèces menacées disparaissaient en 100 ans et que le taux d'extinction restait constant, le temps nécessaire pour atteindre 75% de perte d'espèces - c'est-à-dire la sixième extinction de masse - serait d'environ 240 à 540 ans pour les vertébrés (ne tenant pas en compte des reptiles). CR : Si uniquement toutes les espèces en danger critique d'extinction disparaissaient en 100 ans, le temps nécessaire à une perte d'espèce de 75% serait d'environ 890 à 2 270 ans pour les vertébrés.

I.1.2 Quelles sont les principales menaces pour la biodiversité ?

L'intensité, l'amplitude, et la rapidité de la croissance des populations humaines et des activités qui s'en suivent vont continuer de changer la face de notre planète. Ainsi, cinq menaces principales pesant sur la diversité biologique, en raison des nombreuses transformations imposées par l'Homme, peuvent être identifiées : perte et dégradation d'habitat, surexploitation, invasions biologiques,

pollution, et changement climatique (Figure 2). Ces différentes menaces impactent la biodiversité mais leur importance au sein des régions géographiques et des groupes taxonomiques est variable (WWF, 2018). Néanmoins, l'analyse à l'échelle globale des principales menaces auxquelles sont confrontées les espèces a montré que les principaux moteurs du déclin de la biodiversité sont la surexploitation et la perte et dégradation d'habitat en raison de l'agriculture. De plus, parmi toutes les espèces de plantes, d'amphibiens, de reptiles, d'oiseaux et de mammifères ayant disparu depuis 1500, 75% d'entre elles ont été victimes de surexploitation et/ou d'activités agricoles (Maxwell *et al.*, 2016).

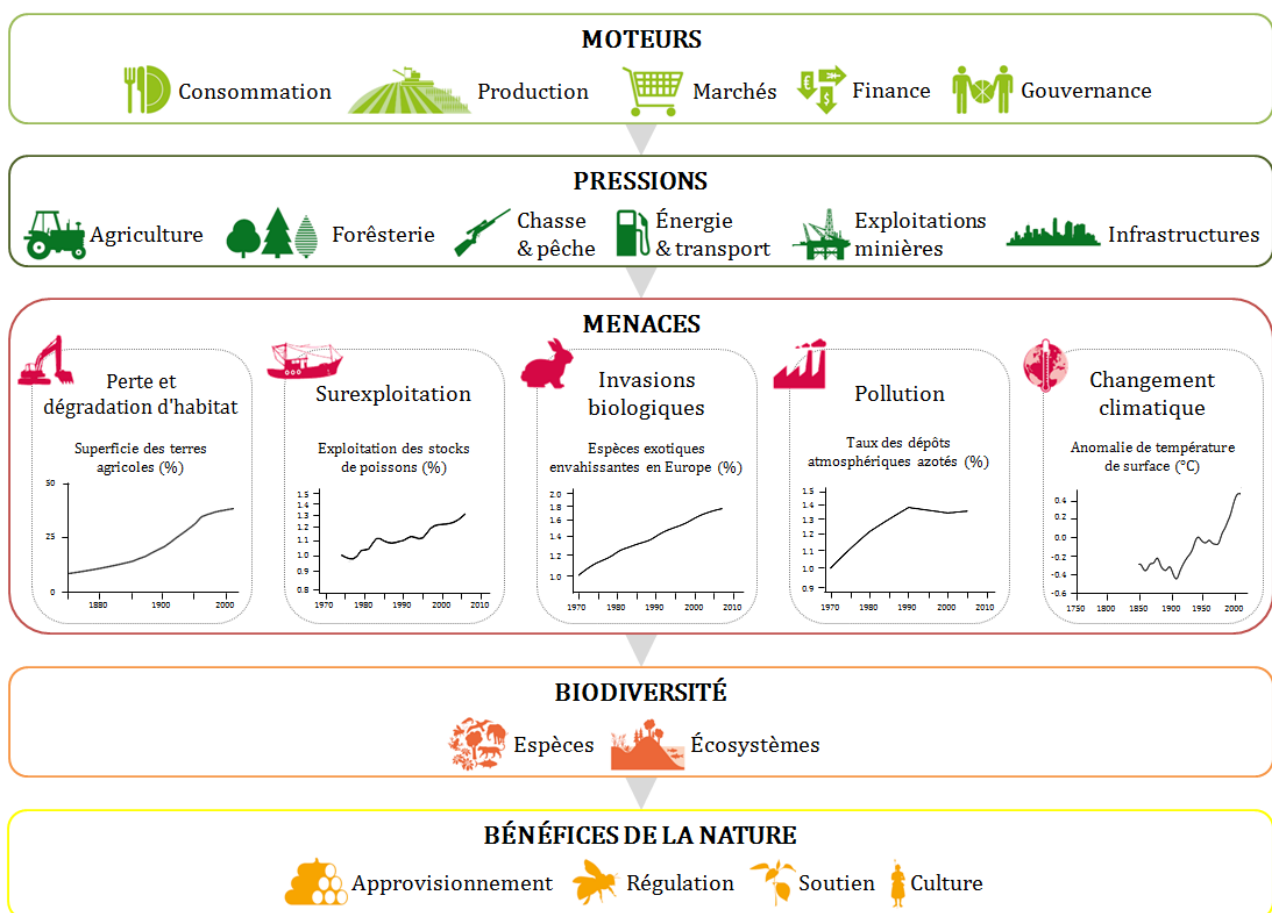


Figure 2 : Principales menaces pour la biodiversité et liste non-exhaustive de moteurs et pressions associés (d'après Groom *et al.*, 2006 et WWF, 2018). Les courbes de tendances des différentes menaces sont issues de Butchart *et al.* (2010) et de Steffen *et al.* (2015).

Concernant la perte et dégradation d'habitat, cette menace fait référence à la modification de l'environnement où vit une espèce, par élimination complète, fragmentation ou réduction de la qualité de l'habitat. Les causes courantes sont l'agriculture non-durable, l'exploitation forestière, les transports, le développement résidentiel ou commercial, la production d'énergie et l'exploitation minière. Par exemple, entre 35 et 47% des habitats terrestres ont été convertis en terres cultivées, en

pâturages et en plantations d'arbres et 7% en infrastructures humaines (Hooke & Martín-Duque, 2012 ; Pereira *et al.*, 2012 ; Figure 2). Plus globalement, plus de 75% des terres mondiales ont été transformées par l'Homme et peuvent être considérées comme un « anthrome », c'est-à-dire un biome anthropique (Ellis *et al.*, 2010). Cette perte et/ou dégradation d'habitat a pour conséquence d'impacter les individus, les populations, ou les communautés d'espèces qui s'y trouve mais également les ressources, les refuges, ou encore les interactions entre espèces que cet habitat permet (Wilson *et al.*, 2016). À l'opposé des pressions anthropiques menant à la perte et dégradation d'habitat, la surexploitation impacte quant à elle directement la survie des espèces. En effet, l'exploitation des espèces par l'Homme à des fins alimentaires, médicinales, ou encore récréatives, est une cause de mortalité additionnelle à la mortalité naturelle des espèces. De plus, si le prélèvement des individus par l'Homme est trop important, la dynamique positive de la population sur le long terme ne peut plus être assurée. En effet, si le prélèvement des individus d'une espèce est supérieur à leur capacité de renouvellement par reproduction, l'exploitation de la population conduit à diminuer le nombre d'individus au sein de la population, voire à son extinction (Benítez-López *et al.*, 2017). Par exemple, en 2015, 33% des stocks de poissons marins ont été exploités à des niveaux non-durables (IPBES, 2019 ; Figure 2).

En plus de la surexploitation et de la perte et dégradation d'habitat, les espèces exotiques envahissantes constituent une autre menace fréquente, affectant plus de 26% des espèces en déclin (Maxwell *et al.*, 2016). Le développement des transports et des échanges internationaux a permis d'accroître l'introduction d'espèces exotiques envahissantes à travers le monde (Anderson *et al.*, 2015 ; Capinha *et al.*, 2015 ; Chapman *et al.*, 2017 ; Figure 2). Par exemple, entre 1984 et 2000, 725 000 interceptions d'organismes nuisibles aux points d'entrée américains ont été établis, dont 73% au niveau des aéroports (McCullough *et al.*, 2006). Une espèce exotique envahissante peut être définie comme toute espèce animale, végétale, ou autre organisme qui est introduite volontairement ou involontairement par l'Homme en des lieux distincts et distants de sa distribution initiale, qui s'installe, se disperse et ayant un impact négatif sur l'écosystème et les espèces qui le composent (IUCN ISSG, 2008). Ainsi, les espèces envahissantes peuvent s'avérer être des prédateurs des espèces indigènes, tels que le chat et le rat au sein des écosystèmes insulaires (Sax & Gaines, 2008), ou peuvent encore propager des maladies qui n'étaient pas présentes auparavant dans l'environnement (Weinhold, 2010). Elles peuvent également impacter les espèces indigènes en entrant en compétition pour l'habitat, la nourriture et pour d'autres ressources. Un autre phénomène important d'érosion de la biodiversité est la pollution. Qu'elle soit physique ou chimique, elle impacte plus de 20% des espèces en déclin dans le monde et se manifeste par la pollution des eaux, des sols et de l'atmosphère en relation avec les activités humaines. Par exemple, la charge fluviale

en azote provenant de sources ponctuelles, telles que les eaux usées domestiques et industrielles, et de sources non-ponctuelles, telles que l'agriculture et les dépôts atmosphériques, a augmenté dans la plupart des régions du monde de 1970 à 1995 (Bouwman *et al.*, 2005 ; Figure 2). La pollution peut entraîner le déclin de la faune et de la flore via plusieurs mécanismes : mort par intoxication, modification du fonctionnement des chaînes alimentaires, altération de la reproduction, etc. et ainsi modifier le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, il a été montré que la pollution lumineuse peut influencer sur l'abondance et la répartition des espèces et la structure des communautés, avec des effets en cascade sur des écosystèmes entiers (Gaston *et al.*, 2013 ; Gaston & Bennie, 2014). Un autre exemple est la pollution plastique dans les océans qui affectent les espèces marines de deux manières, par enchevêtrement et ingestion (Derraik, 2002). Sur plus de 600 espèces, allant des micro-organismes aux baleines, touchées par les déchets plastiques marins, elles l'étaient en grande partie par ingestion (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2012). L'ingestion a de nombreux effets, allant du blocage physique des intestins aux lésions des organes causées par le lessivage de toxines.

Enfin, la dernière menace d'origine anthropique est le changement climatique qui joue un rôle croissant dans le déclin de la biodiversité et impacte actuellement moins de 20% des espèces en déclin (Maxwell *et al.*, 2016). La température moyenne à la surface de la planète a augmenté de 0,74°C entre 1906 et 2005 (Figure 2). Ce réchauffement, lié aux activités humaines, devrait augmenter entre 1,8°C et 4°C au cours du 21^{ème} siècle, en fonction des différents scénarios socio-économiques (IPCC, 2013). Outre les modifications de température, le changement climatique est caractérisé par d'autres processus tels que le changement du niveau de la mer ou les modifications des régimes pluviométriques (Bellard *et al.*, 2012). Il a par ailleurs été montré que le changement climatique commence à avoir un effet sur différents niveaux de biodiversité : écosystèmes, espèces, et même au niveau génétique (Bellard *et al.*, 2012 ; Scheffers *et al.*, 2016). Ainsi parmi un ensemble de processus écologiques fondamentaux, tels que la survie, la migration, le bourgeonnement et floraison des plantes, l'abondance et répartition des espèces, la quantité et qualité d'habitat disponible pour les espèces, les relations interspécifiques, ou encore la productivité primaire des écosystèmes, 82% d'entre eux montrent des preuves d'impact du changement climatique (Scheffers *et al.*, 2016) ; et les conséquences imputables au changement climatique futur ne devraient cesser d'augmenter aux cours des années à venir (Urban, 2015).

I.1.3 Effets simultanés des menaces sur la biodiversité

Le changement et la dégradation d'habitat, la surexploitation, les invasions biologiques, la pollution, et le changement climatique impactent différemment la biodiversité par divers mécanismes comme il a été montré précédemment, mais ces menaces d'origine anthropique ne sont pas exclusives. En effet, les espèces sont rarement sujettes à l'effet d'une seule menace. Sur plus de 8 600 espèces considérées comme quasi menacées ou menacées, plus de 80% d'entre elles sont affectées par de multiples menaces (Maxwell *et al.*, 2006 ; Figure 3A). Plus particulièrement, les combinaisons de menaces peuvent être sujettes à différents types d'effet (Brook *et al.*, 2008 ; Côté *et al.*, 2016). Un premier effet dit additif consiste en la somme des effets de pressions naturelles et/ou anthropiques, c'est-à-dire en la somme de changement quantifiable, qu'il soit positif ou négatif, sur une réponse écologique (p. ex. sur la diversité, la productivité, ou encore la survie ; Folt *et al.*, 1999 ; Côté *et al.*, 2016). Un second effet possible peut être dit synergique. Cet effet est classiquement défini comme un effet combiné de plusieurs pressions naturelles et/ou anthropiques sur une réponse écologique qui cette fois dépasse la somme des effets de pression individuel (c-à-d. effet additive ; Folt *et al.*, 1999 ; Piggott *et al.*, 2015 ; Côté *et al.*, 2016). Ainsi, les synergies entre menaces peuvent provoquer des « surprises écologiques » imprévisibles et accélérer la perte de biodiversité et nuire au bon fonctionnement des écosystèmes (Brook *et al.*, 2008). En revanche, lorsque l'effet combiné de plusieurs pressions génère une réponse inférieure à l'effet additif, l'interaction est considérée comme antagoniste. Cependant, même si les menaces ont tendance à interagir entre elles via différents types d'effet, leurs effets et impacts respectifs sur la biodiversité et les écosystèmes sont généralement étudiés de manière individuelle. Une étude a montré que sur un ensemble d'articles traitant des cinq principales menaces pesant sur la biodiversité, seulement 12% d'entre eux en examinent plus d'une (Mazor *et al.*, 2018 ; Figure 3B). Au vu des multiples menaces pesant sur la biodiversité et de leurs interactions possibles, j'ai fait le choix, au sein de cette thèse, de ne pas en privilégier une par rapport à une autre (à l'exception de l'étude qui se focalise sur la vulnérabilité de la biodiversité insulaire face au changement climatique à venir) dans le but de décrire la biodiversité endémique insulaire face aux changements globaux et de proposer des perspectives de conservation. Cependant, même si les travaux de cette thèse s'intéressent à de multiples menaces, les études menées ne tiennent pas compte des différents types d'effets des menaces combinées (c-à-d. additive, synergique, et antagoniste). Ce point sera de nouveau abordé et discuté au niveau du chapitre *discussion générale & perspectives*.

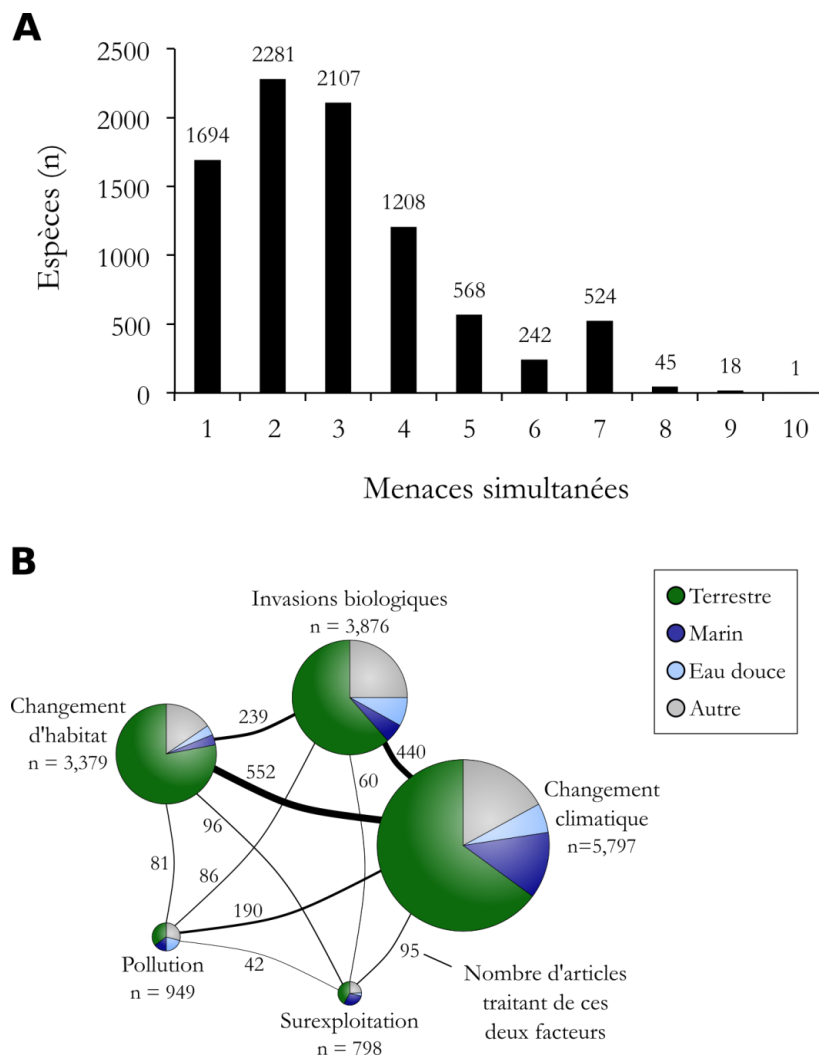


Figure 3 : (A) Nombre d'espèces menacées et quasi menacées au niveau mondial ($n = 8\,688$) affectées par des menaces isolées et simultanées (Maxwell *et al.*, 2016). (B) Articles traitant des principales menaces sur la biodiversité et de leurs combinaisons (Mazor *et al.*, 2018). La taille de chaque camembert correspond au nombre total d'articles classés dans chaque menace. Les segments de différentes couleurs représentent la proportion des systèmes étudiés. Les liens entre les camemberts indiquent le nombre d'articles traitant des deux menaces connectées respectives. Les articles se focalisant sur de multiples systèmes (p. ex., ceux qui comprenaient des habitats terrestres et marins), les habitats de transition (p. ex., les zones humides, les marais salants et les estuaires) ont été classés dans « autre ».

I.2 Indicateurs pour évaluer la biodiversité

I.2.1 Diversité taxonomique

Comme énoncé dans la partie I.1, il est évident que nous faisons face à un déclin massif de biodiversité, mais qu'entend-on finalement par biodiversité ? Le terme et le concept de « biodiversité » sont assez récents. En 1984, Edward O. Wilson publie « Biological diversity » qui met en avant pour la première fois l'idée de diversité biologique. Néanmoins, ce concept nouveau sera véritablement propulsé par la signature de la Convention sur la diversité biologique lors du

Sommet de la Terre de Rio en 1992 (Wilson, 1996). On peut ainsi définir la biodiversité comme la diversité de la vie à tous ses niveaux d'organisation, que ce soit du gène aux espèces ou encore aux écosystèmes. Cette biodiversité, en interaction avec l'environnement physique et chimique, fournit conditions et processus qui permettent le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes et qui contribuent également au maintien de la vie humaine. Les contributions de la nature et donc de la biodiversité à notre existence peuvent être vu comme bénéfiques (p. ex., approvisionnement alimentaire, purification de l'eau) mais également comme néfastes (p. ex., transmission de maladies et prédation qui endommagent les Hommes et/ou leurs biens). La perception des contributions de la nature dépend du contexte culturel, socioéconomique, temporel ou spatial. En somme, les êtres humains dépendent fortement de cette biodiversité et de la nature en générale qui régisse en grande partie leur existence (Pascual *et al.*, 2017 ; Díaz *et al.*, 2018).

Parmi les niveaux d'organisation de la biodiversité, la diversité spécifique est généralement le plus utilisé et étudié en écologie. Cette diversité s'appuie sur le concept d'espèce. Il existe plusieurs définitions de ce concept, mais la plus classique rassemble des individus potentiellement capables de se reproduire entre eux et de donner une descendance viable et elle-même féconde (Mallet, 1995 ; Mayr, 1996). Actuellement, moins de 2 millions d'espèces ont été décrites alors qu'il a été estimé qu'entre 7,4 à 10 millions d'espèces seraient présentes sur Terre (Mace *et al.*, 2005 ; Mora *et al.*, 2011). Afin de mesurer la diversité spécifique, la richesse en espèces (c.-à-d. le nombre d'espèces présentes dans un milieu donné) est une mesure extrêmement courante, en partie à cause de sa relative facilité d'application. La richesse en espèces peut être complétée par d'autres informations telles que la régularité de la distribution des individus par espèces permettant d'avoir un aperçu plus informatif sur la dynamique d'un assemblage (Hamilton, 2005 ; Chiarucci *et al.*, 2011). En effet, une espèce représentée abondamment ou par un seul individu n'apporte pas la même contribution à l'écosystème. Jusqu'à maintenant les patrons de distribution de la biodiversité et de menaces à large échelle ont surtout été décrits et étudiés à travers le prisme de la richesse en espèces, nommée généralement diversité taxonomique. Par exemple, Jenkins *et al.* (2013) ont identifié les zones prioritaires pour la biodiversité à l'aide de données de distribution de plus de 21 000 espèces de mammifères, d'amphibiens et d'oiseaux. Pour chaque taxon, les auteurs ont identifié des centres de richesse en espèces basés sur l'ensemble des espèces, sur les espèces à faible aire de distribution ou encore sur les espèces menacées répertoriées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Cependant, l'utilisation de la diversité taxonomique ne fournit qu'une vision partielle de la biodiversité. En effet, une telle diversité écarte toute considération des caractéristiques biologiques des espèces alors qu'il est évident que les espèces ne sont pas des entités équivalentes et qu'elles diffèrent évolutivement et fonctionnellement. Les sections suivantes

s'attacheront ainsi à décrire ces deux autres facettes de la biodiversité, respectivement fonctionnelle et phylogénétique.

I.2.2 Diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle, telle qu'elle est couramment décrite, est un sous-ensemble de la diversité des traits et reflète « la valeur et la gamme des caractéristiques des espèces et des organismes qui influencent le fonctionnement des écosystèmes » (Tilman, 2001 ; Figure 4). Cette diversité se base sur le concept de trait fonctionnel, c'est-à-dire tout trait morphologique, physiologique ou phénologique ayant un effet indirect sur la « fitness » des organismes, à travers la croissance, la reproduction ou encore la survie (Violle *et al.*, 2007). De tels traits permettent de faire le lien entre les caractéristiques des espèces et leurs niches écologiques, c'est-à-dire que nous pouvons voir les espèces comme un groupe d'individus dont les traits déterminent quand et où elles peuvent coexister et comment elles interagissent avec d'autres espèces (McGill *et al.*, 2006). Parmi les traits dits fonctionnels, une distinction peut être réalisée entre les traits dits « de réponse » (traits associés à une réponse aux facteurs environnementaux (stress, perturbations)) et les traits dits « d'effet » (traits associés à un effet au sein de l'écosystème (réseaux trophiques, cycles biogéochimiques)) (Lavorel & Garnier, 2002). Il est pourtant complexe d'identifier quelles sont les caractéristiques des espèces pertinentes pour estimer correctement la diversité fonctionnelle (Lefcheck *et al.*, 2015). De plus, pour la plupart des organismes, un trait dit fonctionnel peut être impliqué dans plusieurs fonctions écologiques. Par exemple, chez les vertébrés, la taille, le régime alimentaire, la stratégie de recherche de nourriture, et la dépendance à l'habitat sont des traits agissant à la fois comme des traits de réponse au changement d'affectation des sols et comme des traits d'effets affectant certains services de régulation, tels que le cycle des éléments nutritifs et la fertilité du sol (Hevia *et al.*, 2017). Par ailleurs, à l'heure actuelle, la description et la disponibilité de traits fonctionnels sont encore rendu difficile pour de nombreux groupes taxonomiques. Par exemple, il existe peu de groupes taxonomiques pour lesquels une variété de traits sont décrits et disponibles pour une large gamme d'espèces.

Groupes fonctionnels
(c.-à-d. groupes d'espèces remplissant le même rôle au sein de l'écosystème)



Pools d'espèces ayant une diversité taxonomique identique (n=8)

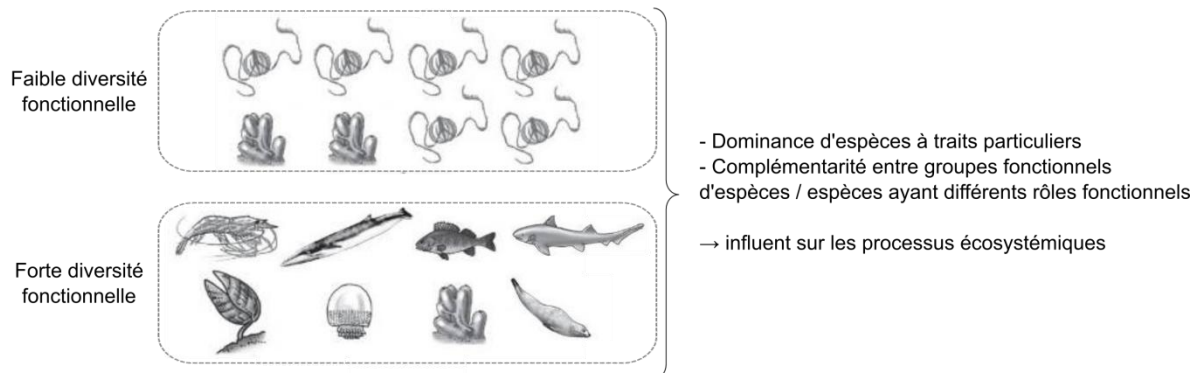


Figure 4 : Schéma illustrant la diversité fonctionnelle de communautés à richesse en espèce identique. Un groupe fonctionnel est un groupe d'espèces qui remplissent le même rôle, par exemple, en se nourrissant de la même manière au sein de l'écosystème. Un écosystème comprenant des organismes de divers groupes fonctionnels a une diversité fonctionnelle supérieure comparé à autre ne possédant par exemple que des organismes d'un seul groupe fonctionnel. De plus, les espèces qui remplissent le même rôle fonctionnel sont considérées comme fonctionnellement redondantes. Si une espèce au sein d'un groupe fonctionnel est affectée par une perturbation naturelle ou anthropique, une autre espèce assumera tout de même ce rôle dans l'écosystème, et cela aura un impact moindre sur la fonctionnalité de l'écosystème. Adapté d'après Groom *et al.* (2006).

La diversité fonctionnelle d'un assemblage peut donc être décrite comme l'ensemble de la diversité des traits des espèces présentes dans cet assemblage (Petchey & Gaston, 2006). À ce jour, il existe une large gamme de mesures mathématiques permettant de caractériser cette diversité car il n'est pas possible de représenter complètement la diversité d'un assemblage par un seul indice. Il est nécessaire de capturer les multiples facettes de la diversité fonctionnelle en utilisant plusieurs métriques indépendantes (Mason *et al.*, 2005). Les métriques de diversité fonctionnelle peuvent être unidimensionnelles, c'est-à-dire incorporant un seul trait fonctionnel (p. ex., la moyenne pondérée sur la communauté (MPC) ; Garnier *et al.*, 2004), ou multidimensionnelles, métriques le plus souvent appliquées (p. ex., l'enveloppe convexe ; Cornwell *et al.*, 2006). Même si certains auteurs soutiennent que les métriques multi-variées sont préférables car les études sont plus informatives lorsque la distribution des espèces est représentée dans un espace de traits multidimensionnel (Petchey *et al.*, 2004 ; Schleuter *et al.*, 2010), le fait d'utiliser un seul trait ou de combiner plusieurs traits pour quantifier la diversité fonctionnelle dépend du contexte écologique (Butterfield & Suding, 2013). La diversité des métriques permet de quantifier différents aspects de la diversité fonctionnelle, tels que la quantité d'espace de niche fonctionnelle rempli par toutes les espèces d'un

assemblage suivant leurs positions dans l'espace des traits fonctionnels (richesse fonctionnelle), ou encore la régularité de la distribution de l'abondance dans une niche fonctionnelle remplie (régularité fonctionnelle) (Mason *et al.*, 2005). Quelles que soient les métriques de diversité fonctionnelle appliquées, celles-ci permettent de décrire de façon plus réaliste certains aspects du fonctionnement des écosystèmes (Díaz & Cabido, 2001) comme leur productivité (Cadotte *et al.*, 2011). Ainsi, la préservation d'une telle diversité qu'est la diversité fonctionnelle pourrait permettre de mieux protéger le fonctionnement des écosystèmes (Mouillot *et al.*, 2013).

1.2.3 Diversité phylogénétique

Outre les différences fonctionnelles entre les espèces, celles-ci ne sont également pas équivalentes du point de vue évolutif (Vane-Wright *et al.*, 1991 ; Faith, 1992 ; Figure 5). Il est ainsi important de considérer la diversité des caractéristiques résultant de l'évolution de la vie sur Terre, pour tenir compte du potentiel de diversification de la biodiversité et mieux la caractériser (Pellens & Grandcolas, 2016). La diversité des caractéristiques désigne le nombre relatif de caractéristiques différentes représentées parmi les espèces, et peut être mesurable au moyen de la diversité phylogénétique. Le terme « diversité phylogénétique » est apparu dans les années 1990 (Vane-Wright *et al.*, 1991 ; Faith, 1992) et est défini comme une simple mesure du degré de représentation de l'histoire évolutive (par un ensemble donné de taxons), et qui suppose un modèle évolutif dans lequel les caractéristiques partagées sont expliquées par une ascendance partagée (Erwin, 1991 ; Faith, 2006). Afin de représenter l'histoire évolutive des espèces, des techniques d'inférence phylogénétique ont été développées dans le but de recréer la structure de ramification des relations évolutives entre espèces via l'analyse cladistique de données moléculaires et/ou morphologiques sous la forme d'états de caractères discrets ou de matrices de distance de dissimilarités par paire. Il existe une multitude de méthodes d'inférence phylogénétique (p. ex. maximum de parcimonie, maximum de vraisemblance et approche bayésienne) qui permettent toutes d'aboutir à la génération d'arbres phylogénétiques représentant les relations évolutives entre les espèces. Ces arbres constituent la base pour organiser et récupérer toutes les connaissances actuelles sur la biodiversité, qu'elles soient structurelles ou fonctionnelles dans un contexte évolutif, et constituent également l'élément de base pour le calcul d'indices phylogénétiques.

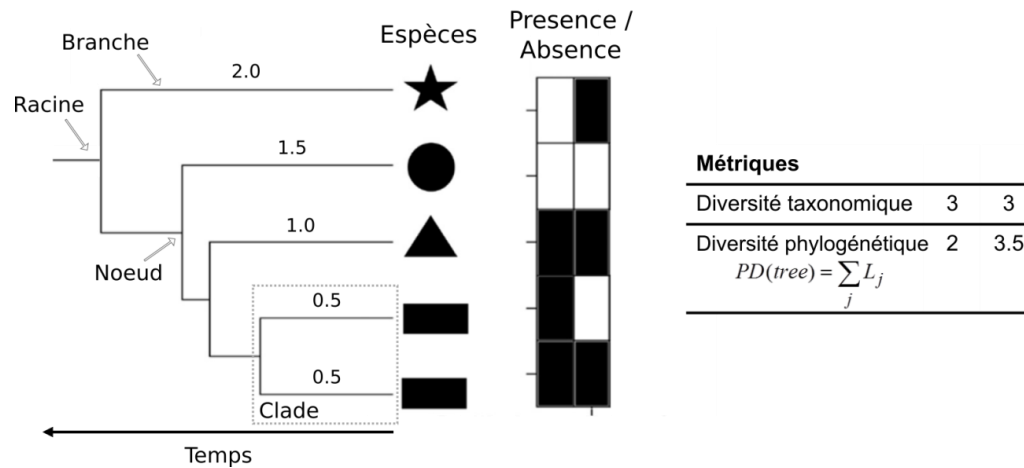


Figure 5 : Schéma illustrant la diversité phylogénétique de deux communautés à richesse en espèce identique. De gauche à droite, le schéma illustre une phylogénie d'espèces, la présence (en noir) et l'absence (en blanc) de chaque espèce (rangées) dans deux communautés (colonnes), et les mesures de la diversité pour chaque communauté, illustrant comment des communautés possédant la même richesse en espèces peuvent présenter des diversités phylogénétiques différentes. Un arbre phylogénétique est une hypothèse sur les relations évolutives entre espèces ou autres entités. Les relations évolutives sont représentées graphiquement par des branches reliées par des nœuds. Un nœud interne représente un ancêtre commun hypothétique de tous les nœuds provenant de ce nœud. Les nœuds terminaux représentent les espèces ou entités observées. La racine représente l'ancêtre commun de tous nœuds de l'arbre. Un clade est défini comme un groupe d'espèces ayant un seul ancêtre commun (c'est-à-dire un groupe monophylétique). La longueur d'une branche reliant deux nœuds peut être proportionnelle à la divergence évolutive entre les nœuds. Les longueurs de branches sont principalement basées sur la divergence temporelle (p. ex., des estimations datées des temps de divergence en années géologiques, basées sur des calibrages avec des enregistrements de fossiles). La diversité phylogénétique « PD » (Faith, 1992) mesure la somme des longueurs des branches du chemin le plus court qui relie un groupe d'espèce dans l'arbre. D'après Herrera, 2017.

Le premier indice apparu, et également le plus commun, est l'indice de diversité phylogénétique « PD » proposé par Faith (Faith, 1992). Cet indice estime la diversité relative des caractéristiques de tout ensemble d'espèces proposé par la somme des longueurs de toutes les branches phylogénétiques couvertes par l'ensemble des espèces considérées (Faith, 1992). Depuis l'apparition de la métrique « PD », une pléiade de métrique (plus de 70) a été élaborée pour quantifier différents aspects de la diversité phylogénétique, tels que le caractère distinctif d'espèces uniques et de communautés entières ou la richesse phylogénétique (Helmus *et al.*, 2007 ; Schweiger *et al.*, 2008 ; Tucker *et al.*, 2017). Plus spécifiquement, certains indices peuvent être utilisés plus directement pour la définition de priorités en matière de conservation (p. ex. l'originalité évolutive (« Evolutionary distinctiveness ») ; Isaac *et al.*, 2007), tandis que d'autres sont plus informatifs sur les causes des schémas généraux de diversité phylogénétique (p. ex. l'Entropie Quadratique de Rao ; Rao, 1982). Quelle que soit la métrique de diversité phylogénétique utilisée et le contexte dans lequel elle est appliquée, l'utilisation de telles métriques permet d'apporter des informations supplémentaires et plus particulièrement évolutives afin de mieux caractériser les espèces et la biodiversité en général. Ainsi, la préservation de la diversité phylogénétique pourrait permettre de protéger le patrimoine évolutif et également d'augmenter la probabilité que des caractéristiques

procurant des avantages inattendus à l'humanité soient maintenues (Faith, 1992).

I.2.4 Considérer la biodiversité sous toutes ces facettes pour mieux la comprendre et la protéger

Prévenir de nouvelles pertes de biodiversité est le défi le plus important pour la biologie de la conservation à l'heure actuelle. Les efforts de conservation tentent d'éviter ou d'atténuer certains des impacts négatifs engendrés par l'Homme en protégeant les espèces en péril (p. ex. celles ayant de faibles tailles de populations) ou ayant une valeur particulière (p. ex. pour les activités humaines ou les services écosystémiques) (Mace *et al.*, 2006), ou bien en identifiant des lieux précieux pour la protection en fonction de la richesse, de l'endémisme des espèces et de la vulnérabilité (Brooks *et al.*, 2006 ; Jenkins *et al.*, 2013). Bien que la richesse en espèces ou encore l'endémisme soient des caractéristiques importantes pour identifier des priorités de conservation pour la biodiversité, ces mesures ne s'appuient que sur une seule dimension de la biodiversité : la diversité taxonomique. S'appuyer uniquement sur des mesures de diversité taxonomique, malgré le fait de la facilité d'application, n'est peut-être pas la meilleure stratégie de conservation, car mesurer uniquement le nombre d'espèces risque de sous-représenter par inadvertance d'autres caractéristiques uniques, à la fois écologiques et évolutives, de la biodiversité (Cadotte & Tucker, 2018 ; Tableau 1). Ainsi, des zones riches en espèces et ayant une composition d'assemblage similaire pourraient être identifiées comme prioritaires, au prix de la protection de zones à moindre richesse mais contenant des assemblages uniques (Kukkala & Moilanen, 2013 ; Brown *et al.*, 2015). Malgré le fait que la considération des différentes dimensions de diversité était rendue difficile en raison de la disponibilité récente de données phylogénétiques et fonctionnelles pour de nombreux taxons, il est désormais important d'adopter une vision globale en évaluant l'ensemble des dimensions de la diversité qui semble être à ce jour une bonne stratégie pour les programmes de conservation. En effet, considérer la diversité fonctionnelle et phylogénétique en plus de la diversité taxonomique dans les approches de biologie de la conservation permet de préserver les espèces pour ce qu'elles font (= approche fonctionnelle) et pour ce qu'elles sont (= approche phylogénétique) (Lecointre, 2011). D'ailleurs, bien que les relations entre les trois dimensions restent assez complexes, certaines analyses commencent à montrer que les différentes facettes de la biodiversité ne sont pas interchangeables ni congruentes, c'est-à-dire qu'en préservant une, on ne garantit pas forcément la protection des autres. Par exemple, il a été montré que les zones importantes pour la conservation des mammifères ont des structures spatiales extrêmement différentes pour les trois dimensions de la biodiversité, conduisant à un chevauchement faible des zones prioritaires identifiées pour chacune

des dimensions, de l'ordre de 4,6% de la superficie terrestre totale (Brum *et al.*, 2017). En conséquence, il apparaît important de considérer, en biologie de la conservation, les trois facettes de la biodiversité, et c'est assez récemment que cette démarche a été intégrée (p. ex. Devictor *et al.*, 2010a ; Albouy *et al.*, 2017 ; Brum *et al.*, 2017 ; Pollock *et al.*, 2017).

Tableau 1 : Récapitulatif des différentes dimensions de la biodiversité (taxonomique (= diversité spécifique), fonctionnelle, et phylogénétique) et implication pour la conservation.

	Diversité taxonomique	Diversité fonctionnelle	Diversité phylogénétique
Description	Représente les organismes vivants présents dans une unité spatio-temporelle de n'importe quelle grandeur	Englobe les caractéristiques des espèces et, décrit de façon plus réaliste certains aspects du fonctionnement des écosystèmes	Reflète l'histoire évolutive accumulée par une communauté d'espèces et la diversité des caractéristiques relative des organismes
Unité	Espèce	Trait	Branche d'arbre phylogénétique
Diversité faible	Moins d'espèces (la plupart étant rares)	Toutes les espèces ont des valeurs modales similaires pour tous les traits	Espèces étroitement liées avec une courte histoire évolutive parmi elles
Diversité forte	Plus d'espèces (avec des distributions relativement égales)	Plus grande dispersion et faible chevauchement entre les modalités de trait des espèces	Espèces éloignées les unes des autres avec une histoire évolutive considérable parmi elles
Exemples d'implication dans un contexte de perte de biodiversité et de conservation	<p><u>Avantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Facilité de mesure <p><u>Désavantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Dépendant de l'échantillonnage ; Aveugle à l'identité de chaque espèce 	<p><u>Avantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Reflète la productivité de l'écosystème et sa capacité de résilience <p><u>Désavantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Variétés de métriques de diversité fonctionnelle ; Choix des traits et le nombre de traits à inclure ; Faible disponibilité de traits pour certains taxons 	<p><u>Avantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Représente un réservoir de potentiel adaptatif dans un futur instable <p><u>Désavantage :</u></p> <ul style="list-style-type: none"> - Variétés de métriques de diversité phylogénétique ; Faible disponibilité de données phylogénétiques pour certains taxons ; Influence des méthodes de construction d'arbres sur la diversité phylogénétique

En raison de l'apport d'information de chaque dimension sur la biodiversité, je me suis attachée à considérer plusieurs d'entre elles à la fois pour faire un état des lieux de la diversité menacée par les changements globaux, et également pour établir si la diversité taxonomique permet par exemple de représenter suffisamment les autres dimensions de diversité dans le cadre d'établissement de priorités de conservation. Les différentes dimensions de diversité ont été considérées à la fois individuellement, comme dans la section II.2 du chapitre II qui se focalise sur la diversité taxonomique menacée par les changements globaux de différents groupes taxonomiques (vertébrés, invertébrés, et plantes) en raison de manque de données phylogénétiques et fonctionnelles de certains groupes, et conjointement comme dans le cadre de la section II.3 du chapitre II qui se

focalisent sur les diversités taxonomique et fonctionnelle menacées par les changements globaux ou de la section III.2 du chapitre III qui considèrent les trois dimensions de diversité dans une perspective de priorités de conservation. Lorsque les diversités ont été considérées conjointement, les analyses conduites ont été restreintes aux groupes des oiseaux et/ou des mammifères en raison de la disponibilité de nombreuses données sur les traits pour une large gamme d'espèces, également en raison de la disponibilité de données phylogénétiques et de menaces. D'autre part, la biodiversité insulaire, qui est particulièrement unique et menacée, a été considérée comme modèle d'étude au sein de cette thèse. La partie suivante s'attache ainsi à présenter la biodiversité insulaire et ses caractéristiques.

I.3 Biodiversité insulaire, une richesse à préserver

I.3.1 Les îles, hauts lieux de la diversité biologique

Les îles constituent environ 3% de la superficie terrestre mondiale, et se distinguent des continents par de multiples singularités. D'une manière générale, ces biotes présentent moins d'espèces par unité de surface que les continents, et cette distinction est d'autant plus marquée lorsque l'isolement géographique est élevé et que la superficie de l'île est petite (Rosenzweig, 1995). Les îles ont également tendance à être dépourvues de nombreux taxons et groupes fonctionnels par rapport au continent le plus proche, on parle ainsi de disharmonie (Carlquist, 1974). La disharmonie est due notamment à un filtre climatique impliqué dans l'assemblage des espèces sur les îles par rapport au continent proche, aux différentes aptitudes à la dispersion des espèces continentales proches (filtre d'isolement ou de dispersion), ainsi qu'à la présence (ou non) d'interactions biotiques favorables à leur établissement (filtre biotique). Malgré le fait que les îles soient pauvres en espèces et disharmoniques, elles sont riches en formes que l'on ne trouve nulle part ailleurs, c'est-à-dire riche en espèces endémiques. Il a été montré que la richesse en plantes et vertébrés endémiques était respectivement 9,5 et 8,1 fois plus élevée sur les îles que dans les régions continentales (Kier *et al.*, 2009). À Madagascar, 96% des plantes vasculaires, 90% des reptiles, 100% des amphibiens, 37% des oiseaux, ou encore 66% des poissons natifs sont endémiques à cet archipel (Convention on Biological Diversity, 2019). En raison de la nature irremplaçable des espèces endémiques, l'endémisme est un critère qui permet d'établir des priorités de conservation. Un exemple notable est celui des points chauds de biodiversité (Myers *et al.*, 2000 ; Brooks *et al.*, 2006). Cette approche combine une mesure de la concentration de la biodiversité avec un simple indice de menace pour identifier des zones prioritaires. Les points chauds de

biodiversité représentent ainsi un endémisme végétal supérieur à 0.5% et ont perdu au moins 70% de leur végétation primaire. En 1998, la première application de l'approche a permis d'identifier 24 points chauds de biodiversité (Mittermeier *et al.*, 1998), leur nombre étant désormais passé à 36 (CEPF, 2019). Ces points chauds de diversité ne représentent que 2,4% de la surface de la Terre, mais abritent plus de la moitié des espèces végétales endémiques du monde et près de 43% des espèces endémiques de vertébrés terrestres. Parmi les 36 points chauds de biodiversité, neuf sont composés exclusivement d'îles, et trois autres ont une proportion substantielle de leur diversité à l'intérieur d'îles (Figure 6A). Presque toutes les îles tropicales et subtropicales riches en biodiversité ont été incluses, bien qu'il soit évident que si de nombreux archipels étaient considérés comme des entités biogéographiques distinctes, ils n'auraient pas atteint les critères d'irremplaçabilité et de menace pour les désigner en tant que point chaud de biodiversité. Outre les points chauds de diversité qui se base sur l'endémisme végétal, *BirdLife International* (partenariat mondial d'organisations de conservation qui s'efforce de conserver les oiseaux, leurs habitats et la biodiversité mondiale) a défini des zones d'oiseaux endémiques (« Endemic Bird Areas », EBA), c'est-à-dire des zones hébergeant au moins deux espèces d'oiseaux avec des aires de reproduction restreintes (<50 000 km²). Suite à cette définition simple, 218 EBA ont été identifiés dans le monde, dont plus de la moitié sont des EBA insulaires (n=113). Parmi les EBA insulaires, 70% se trouvent sur des îles océaniques et 30% sur des îles du plateau continental (Birdlife International, 2004). De plus, il y a été montré une bonne concordance entre les patrons globaux d'endémisme d'oiseaux, tels que les EBA, et ceux illustrés par d'autres groupes taxonomiques (plantes, invertébrés, et autres vertébrés) pour lesquels des données sont disponibles. En définitive, les îles contribuent à la biodiversité de manière disproportionnée par rapport à leur superficie terrestre. Leur grande valeur en termes de biodiversité est largement reconnue, de même que les menaces qui pèsent sur la diversité biologique insulaire, et occupe donc une place prépondérante dans les systèmes de priorité de conservation aux niveaux mondial et régional (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

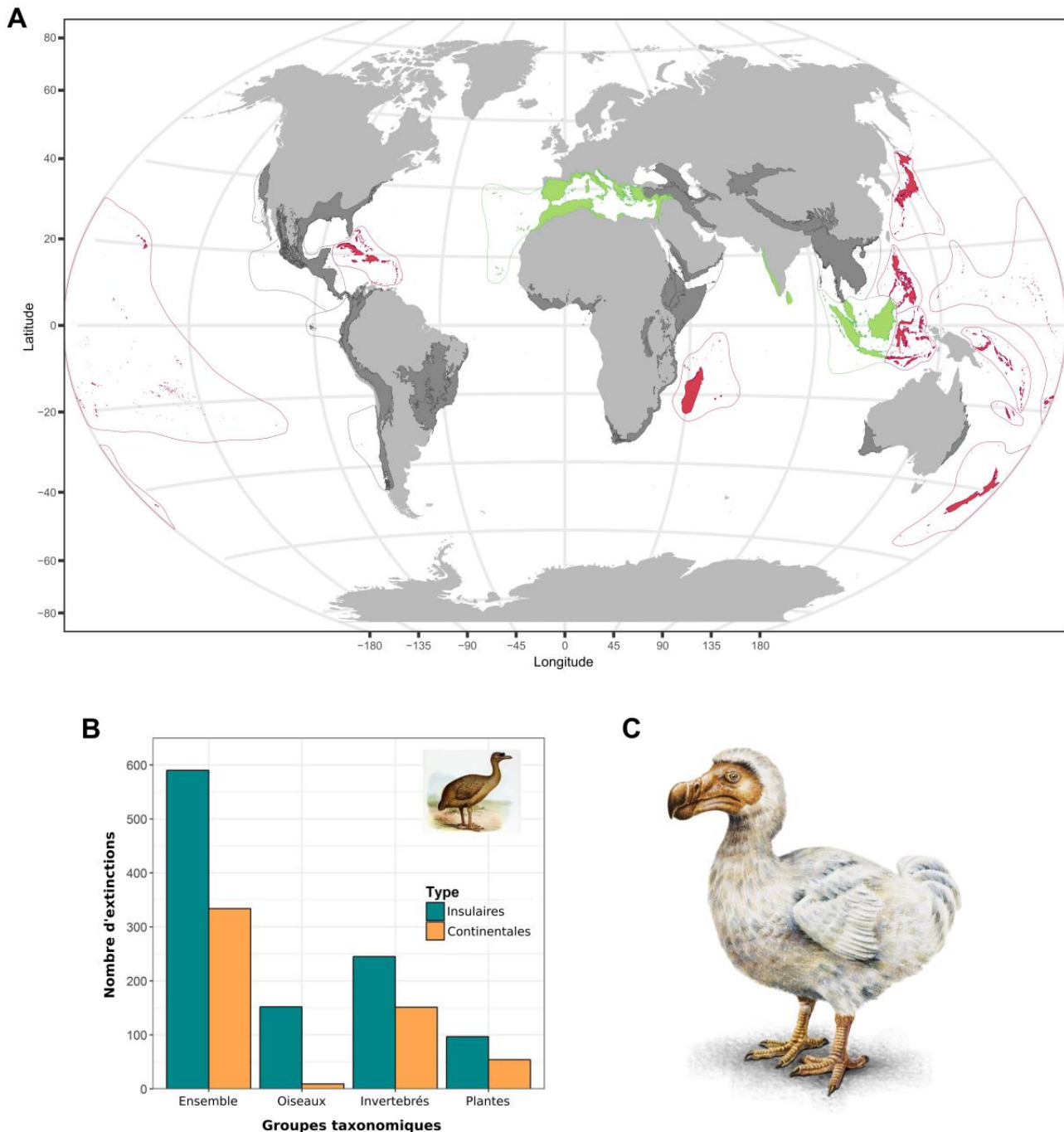


Figure 6 : (A) Les 36 points chauds de biodiversité (<https://www.cepf.net/>) dont les points chauds strictement insulaires en rouge (Caraïbes, Madagascar et les îles adjacentes (Comores, Mascareignes et Seychelles), Mélanésie occidentale, Japon, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande, Philippines, Polynésie-Micronésie et Wallacea) et les points chauds partiellement insulaires en vert (Bassin méditerranéen (y compris les îles atlantiques de Macaronésie), Ghâts occidentaux et Sri Lanka, et Sundaland). (B) Comparaison des extinctions insulaires et continentales pour les oiseaux, les plantes et les invertébrés (Whittaker *et al.*, 2017). (C) Dodo (*Raphus cucullatus*), espèce éteinte aux alentours des années 1660 en raison de la chasse directe et de la prédation d'espèces exotiques envahissantes telles que le rat (*Rattus sp.*). Source image : <https://www.kisspng.com>.

I.3.2 Diversité biologique insulaire, une particularité mondiale fragilisée

Ces terres immergées à l'exceptionnelle biodiversité sont également le lieu d'environ 60% des extinctions récentes (c.-à-d. depuis 1600, début de la période historique d'exploration insulaire et des archives scientifiques ; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007 ; Figure 6B). Cette proportion d'extinctions varie de 60% pour les mammifères (qui font généralement défaut dans les îles éloignées) à 79% pour les mollusques, 81% pour les oiseaux et jusqu'à 95% pour les reptiles. La perte d'espèces insulaires par l'action humaine s'explique par quatre facteurs principaux : la surexploitation, l'introduction d'espèces non-indigènes, la propagation des maladies et la dégradation ou perte d'habitat (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). De plus, par rapport au nombre d'espèces insulaires, il est clair que de tels systèmes ont subi des pertes disproportionnées de biodiversité ces dernières années par rapport aux systèmes continentaux. Par exemple, les oiseaux insulaires ont une probabilité d'extinction 40 fois plus grande que les espèces continentales depuis 1600 (Johnson & Stattersfield, 1990). Également, les taux d'extinction naturelle chez les oiseaux insulaires avant l'arrivée de l'Homme pourraient être inférieurs d'au moins deux ordres de grandeur aux taux post-humains. Ainsi, l'avifaune du monde aurait été environ 20% plus riche en espèces si les îles du Pacifique étaient restées inoccupées par l'Homme (Steadman, 1997). Par ailleurs, les espèces insulaires continuent d'être menacées de manière disproportionnée. D'après une estimation, entre 3 500 et 6 800 plantes endémiques insulaires à travers le monde seraient fortement menacées, et entre 2 000 et 2 800 seraient en danger critique d'extinction (Caujapé-Castells *et al.*, 2010). Bien que les données de l'UICN montrent que la menace d'extinction se déplace de manière significative vers les continents (Groombridge, 1992), de tels chiffres soulignent l'importance de continuer à concentrer les efforts de conservation sur les îles.

Une interrogation peut cependant être soulevée face à cette vulnérabilité accrue des systèmes insulaires par rapport aux systèmes continentaux. Ainsi est-ce que les systèmes insulaires sont particulièrement fragiles comparés aux systèmes continentaux ou bien est-ce l'exposition aux pressions anthropiques qui est particulièrement forte au sein de tels systèmes ? Pour illustrer ces deux points, les îles océaniques, écosystèmes fragiles en raison de leur évolution indépendamment des biotes continentaux, et leurs sensibilités à l'introduction d'espèces exotiques peuvent être pris comme exemple. Certains auteurs soutiennent que des données appuient ces deux propositions, c'est-à-dire que les écosystèmes insulaires ont généralement une plus grande représentation des espèces exotiques envahissantes dans leur biote que les systèmes continentaux, et que la gravité des impacts des invasions semble en général augmenter avec l'isolement géographique (D'Antonio & Dudley, 1995). Différentes raisons ont ainsi été identifiées afin d'expliquer pourquoi les îles sont plus vulnérables aux invasions biologiques et également aux autres menaces (Cronk & Fuller, 1995).

Par exemple, l'évolution de la flore et de la faune isolées, souvent sans adaptation à la prédation par les mammifères terrestres, a entraîné la perte de traits de défense chez de nombreuses espèces endémiques des îles océaniques (Simberloff, 1995 ; Blackwell, 2005). Cette perte de traits de défense peut s'exprimer chez les plantes par l'absence d'épines (Bowen & Van Vuren, 1997), ou chez les oiseaux par l'incapacité de voler, construisant ainsi leurs nids au niveau du sol (Blumstein & Daniel, 2005 ; Figure 6C), ou généralement chez les animaux par la naïveté face aux prédateurs introduits (Gérard, 2015). L'ensemble de ces différences, à la fois morphologiques et comportementales, entre populations insulaires et continentales, sont communément regroupées sous le terme de syndrome d'insularité (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Ces caractéristiques écologiques peuvent ne présenter aucun désavantage concurrentiel face à une espèce du même niveau trophique, mais se sont révélées désastreuses face aux prédateurs de vertébrés terrestres. Par ailleurs, comparées aux écosystèmes continentaux, les îles ont un nombre d'espèces relativement faible associée à davantage d'espace de niche vacante, ont de simples structures de communautés biotiques et peuvent être qualifiées de « communautés fermées » avec des échanges biotiques limités qui les rendent vulnérables aux différentes pressions anthropiques (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Ainsi, des changements d'abondance d'espèces appartenant à un groupe fonctionnel, tel que les pollinisateurs, peuvent affecter la structure et l'intégrité fonctionnelle d'écosystème insulaire plus fortement que dans des systèmes continentaux plus riches en espèces en raison du manque de redondance fonctionnelle (Aslan *et al.*, 2013). Également, au sein des écosystèmes insulaires, la taille maximale de population des espèces est restreinte, entre autres par la disponibilité de l'habitat, qui est elle-même fonction de la superficie de l'île. Par conséquent, les tailles de population des espèces insulaires sont généralement inférieures à celles des espèces continentales (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007) ; et les petites populations d'espèces sont plus exposées aux risques de déclin ou d'extinction que les grandes populations face aux menaces, principalement en raison de la stochasticité démographique et environnementale (Işık, 2011). Un dernier exemple de caractéristique qui rend les communautés d'espèces insulaires vulnérables aux changements globaux est que les îles sont par définition isolées et entourées d'eau, ce qui empêche les espèces d'échapper à toute menace soudaine (Harter *et al.*, 2015). En définitive, les biotes insulaires sont fortement vulnérables aux récents et rapides changements environnementaux en raison de diverses caractéristiques, et sont assimilables à de réelles sentinelles et indicateurs de la biodiversité mondiale face aux changements globaux. En dépit de cette vulnérabilité accrue face aux changements globaux, peu d'études se sont focalisées sur les îles. Je vise ainsi à combler cette lacune en prenant comme modèle d'étude les systèmes insulaires pour étudier les conséquences des changements globaux.

I.4 Problématique et objectifs

Cette thèse a pour principal objectif de décrire les patrons de diversité endémique insulaire face aux changements globaux en explorant différentes facettes de diversité, à la fois taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique. Cette thèse vise également à proposer des priorités éventuelles de conservation à l'échelle des menaces et des archipels/régions insulaires dans un contexte actuel de changements globaux et dans un contexte futur de changements climatiques. Comme il a été montré précédemment, les écosystèmes insulaires, épice de la crise d'extinction, sont fortement vulnérables aux changements globaux. Cependant l'étude des perturbations anthropiques au sein de ces systèmes est majoritairement faite de manière indépendante, c'est-à-dire qu'une unique menace est généralement considérée, alors qu'une considération plus inclusive permettrait d'avoir une vision plus complète et plus juste des changements globaux au sein des îles. Également, les patrons de menaces étudiés à l'échelle des îles se focalisent majoritairement sur la diversité taxonomique, omettant les diversités phylogénétique et fonctionnelle alors que comme montré dans la partie introductive de cette thèse, ces dernières reflètent des caractéristiques complémentaires de la biodiversité.

I.4.1 Description des chapitres

Dans le cadre de cette thèse, j'ai étudié, dans un premier temps, l'importance relative des menaces sur la biodiversité endémique insulaire (vertébrés, invertébrés et plantes) à différents niveaux (taxonomique et spatiale) grâce à la méthode des réseaux (section II.2 du chapitre II). L'objectif de cette partie était de déterminer les principales menaces pesant sur les écosystèmes insulaires ainsi que leurs variations spatiales et taxonomiques. Ensuite, j'ai analysé l'incidence des menaces sur la composante fonctionnelle de la biodiversité endémique insulaire (section II.3 du chapitre II). Pour cela, j'ai examiné les relations entre les diversités taxonomique et fonctionnelle selon l'ensemble des menaces pesant sur la biodiversité endémique insulaire (oiseaux et mammifères uniquement). J'ai par la même occasion déterminé les traits d'espèces qui sont plus susceptibles d'être associés à certaines menaces. Par la suite, je me suis focalisée sur les trois facettes de diversité (taxonomique, fonctionnelle, phylogénétique) des mammifères endémiques insulaires dans un contexte de conservation des régions insulaires (section III.2 du chapitre III). Cette partie repose en partie sur le travail de Camille Magneville, étudiante de Master 2 que j'ai co-encadré, et a eu pour objectif principal d'identifier les régions prioritaires pour les mammifères insulaires endémiques menacés d'extinction au travers des trois facettes de la diversité et de mettre en relation avec le niveau de protection via les aires protégées et les menaces les affectant. Pour

finir, je me suis intéressée à la vulnérabilité future des îles et de la biodiversité des mammifères endémiques face au changement climatique à venir en caractérisant leur sensibilité, leur capacité adaptative, et leur exposition à cette menace (section III.3 du chapitre III). L'objectif principal était d'identifier les îles et les archipels les plus vulnérables au changement climatique à venir. Les différentes sections des chapitres s'articulent autour de quatre articles scientifiques rédigés en anglais (dont un publié dans un journal scientifique (section II.2 du chapitre II), un soumis après révision majeure (section II.3 du chapitre II) et deux en préparation (sections III.2 et III.3 du chapitre III). Par ailleurs, l'ensemble de ces travaux s'appuient sur différentes bases de données, dont deux majeures présentées dans la section suivante.

I.4.2 Bases de données utilisées

La compréhension de la biodiversité face aux multiples menaces, et plus particulièrement comment ces dernières affectent les patrons de biodiversité, peut être appréhendée à de multiples échelles spatiales. Dans le cadre de cette thèse, l'échelle globale a été privilégiée. Les analyses à large échelle, ou autrement dit les études macro-écologiques constituent d'excellentes base de travail pour analyser les activités humaines et leurs conséquences dans un contexte de changements globaux. En effet, les études macro-écologiques ont un intérêt scientifique en termes de recherche fondamentale mais également dans un objectif de conservation de la biodiversité. De telles études permettent de proposer des mesures de gestion et de protection de l'environnement à l'échelle globale, telles que les points chauds de biodiversité par exemple (Gaston & Blackburn, 2000 ; Ruggiero & Hawkins, 2006 ; Beck *et al.*, 2012 ; Keith *et al.*, 2012). De plus, de nombreuses bases de données compilant des données globales de biodiversité et d'écosystème sont désormais disponibles rendant les études à large échelle possible. Dans le cadre de cette thèse, les différents articles scientifiques se basent sur deux grandes bases données recensant les îles et les espèces qui y sont endémiques.

Données physiques et environnementales des îles.

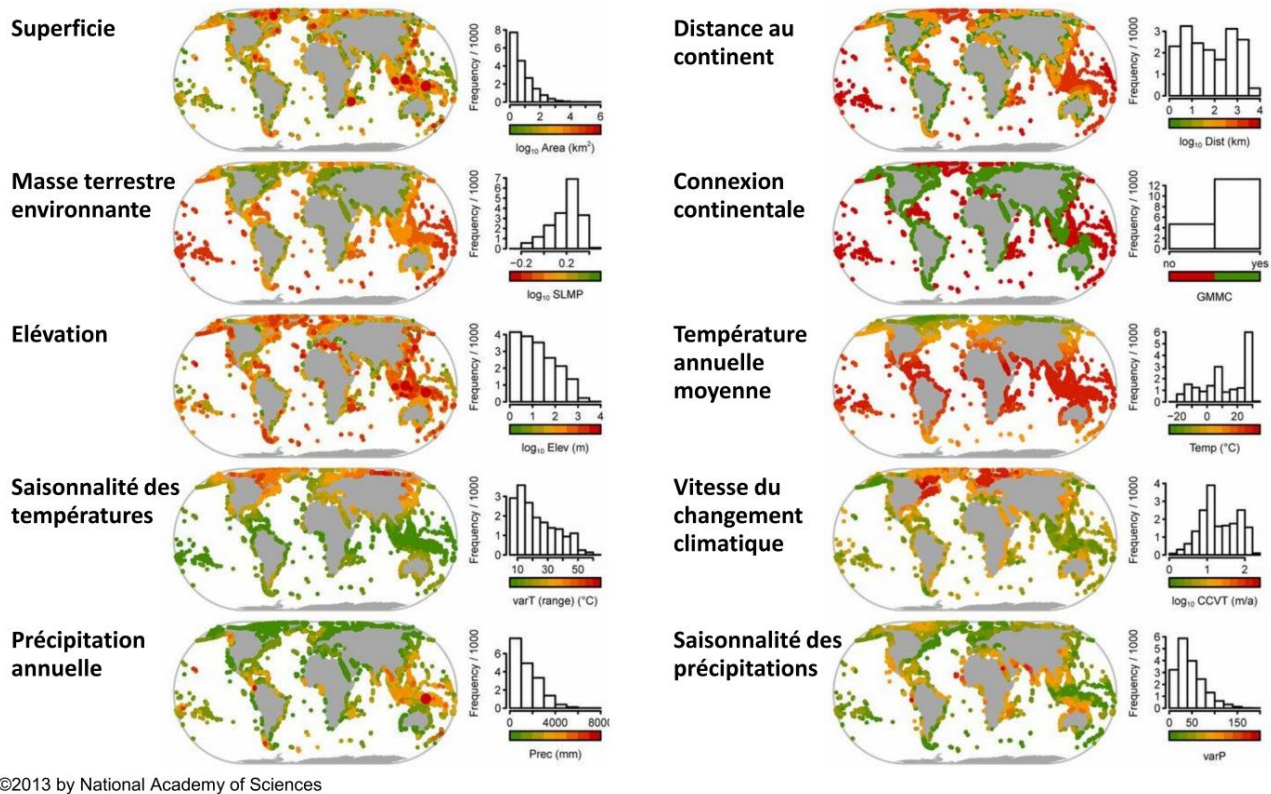


Figure 7 : Profils globaux des principales variables physiques et bioclimatiques de 17 883 îles (Weigelt *et al.*, 2013).

La première base de données utilisée est celle de Weigelt *et al.* (2013) qui recense plus de 17 800 îles à travers le globe d'une superficie supérieure à 1km² représentant ainsi ~98% de la superficie totale des îles. Cette base de données caractérise de manière bioclimatique (p. ex. la température, les précipitations, la saisonnalité de la température et des précipitations) et physique (p. ex. la superficie, l'altitude, l'isolement géographique) les différentes îles (Figure 7). En effet, il existe de nombreux types d'îles qui se différencient dans leurs formes et leurs tailles, leurs environnements ou encore en fonction de leurs géologies. Par exemple, concernant la géologie, deux grands types peuvent être distingués : les îles océaniques et les îles continentales. Les îles océaniques sont celles qui se forment en milieu océanique, soit dans des zones de convergence de deux plaques, soit dans des zones de divergences, soit dans des régions intra-plaques, où est présent un point chaud au sens géologique du terme (p. ex., Hawaii, l'archipel des Canaries). Au sein des îles océaniques, les îles volcaniques et coralliennes peuvent être différenciées. Certaines îles quant à elles, même si elles donnent parfois l'impression d'être situées en pleine immensité marine, ne sont que des « fragments » visibles de continents. Deux grandes familles d'îles de type continental peuvent être identifiées : les micros continents du type Madagascar, et des îles du plateau continental dont bon nombre ont été reliées au continent aux périodes glaciaires du Quaternaire tel que les Îles

Britanniques ou Terre-Neuve et montrent que les îles sont des entités dynamiques. Sur les 17 883 îles recensées par Weigelt *et al.* (2013), 4 676 sont de type continental et 13 207 de type océanique. Ainsi, outre les données de distribution spatiale des îles utilisées pour identifier les espèces endémiques, certaines caractéristiques bioclimatiques et physiques ont également été utilisées dans des chapitres de cette thèse pour différents objectifs. Par exemple dans le cadre de la section II.3 du chapitre II, l'influence du type d'îles (océaniques vs. continentales) sur les relations de diversité fonctionnelle et taxonomique des espèces endémiques a été testée. De plus, même si les analyses de la présente thèse se basent sur cette base de données, le nombre d'îles considéré varie suivant deux critères : la présence d'espèces endémique et l'objectif de l'étude. Par exemple, la section III.3 du chapitre III ayant pour objectif de déterminer la vulnérabilité de la biodiversité insulaire face au changement climatique, 340 îles y ont été considérées en raison des données de présence des mammifères endémiques mais également en raison de la disponibilité de données climatiques futurs pour les îles.

Données biodiversité insulaire.

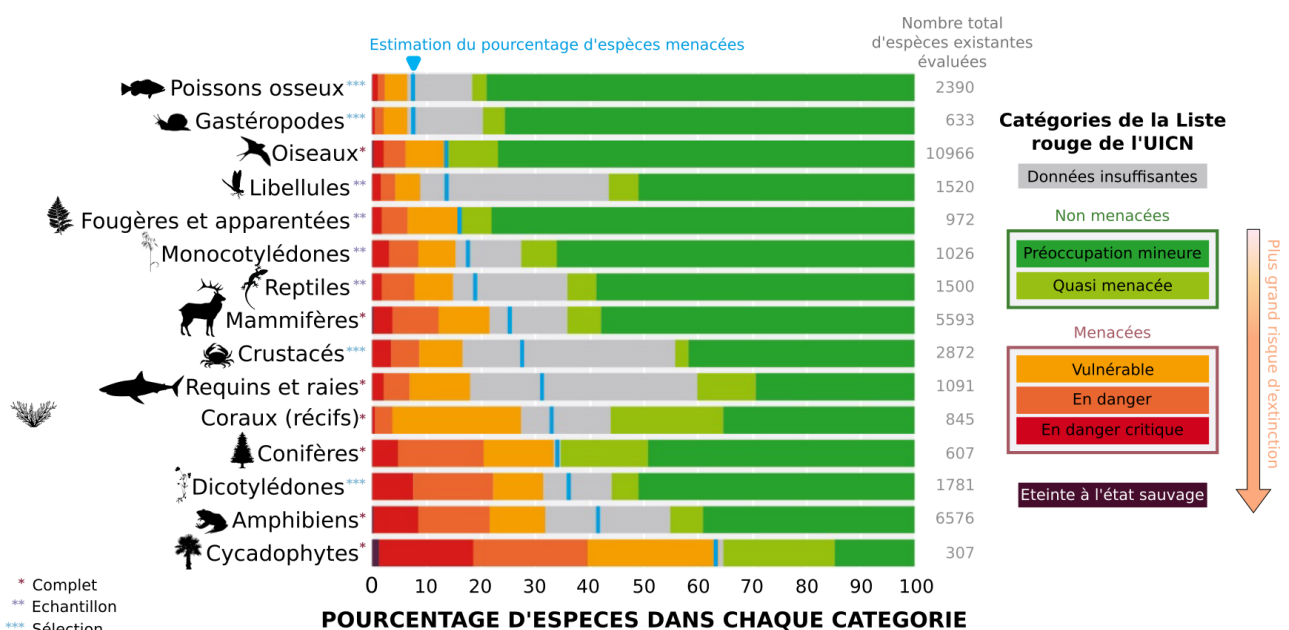


Figure 8 : Pourcentage d'espèces menacées d'extinction parmi les groupes taxonomiques qui ont été évalués de manière exhaustive ou selon une approche par échantillonnage, ou pour lesquels des sous-groupes particuliers ont été évalués (approche « restreinte »), par la Liste rouge des espèces menacées de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (IPBES, 2019). Les groupes sont classés en fonction de la meilleure estimation possible du pourcentage d'espèces existantes considérées menacées (indiqué par les lignes bleues verticales), en supposant que les espèces pour lesquelles les données sont insuffisantes sont aussi menacées.

Afin d'identifier les espèces endémiques présentes sur les îles, les données de distribution de la Liste rouge de l'UICN ont été utilisées. L'UICN est un réseau mondial consacré à la protection de

l'environnement ayant établi une Liste rouge offrant à ce jour l'inventaire le plus complet de l'état de conservation global des espèces végétales et animales. Recevant l'acceptation internationale, cette Liste rouge est devenue l'un des outils de décision les plus importants en biologie de la conservation (Rodrigues *et al.*, 2006). Elle permet ainsi de répondre à plusieurs questions essentielles, telles que : « dans quelle mesure et par quoi telle espèce est-elle menacée ? », « combien y a-t-il d'espèces menacées dans telle région du monde ? », ou encore « combien a-t-on dénombré d'extinctions d'espèces ? ». La Liste rouge de l'UICN guide les mesures de conservation en identifiant par une série de critères les espèces présentant un risque élevé d'extinction (Collar, 1996 ; Hoffmann *et al.*, 2008). Grâce à ce système, chaque espèce ou sous-espèce peut être classée dans l'une des neuf catégories suivantes : Éteinte (EX), Éteinte à l'état sauvage (EW), En danger critique (CR), En danger (EN), Vulnérable (VU), Quasi menacée (NT), Préoccupation mineure (LC), Données insuffisantes (DD), Non évaluée (NE). Dans la dernière édition de la Liste rouge mondiale (version 2019.1), sur les 98 512 espèces évaluées, 27 159 ont été classées comme menacées. La classification d'une espèce ou d'une sous-espèce dans l'une des trois catégories d'espèces menacées d'extinction (CR, EN ou VU) s'effectue par le biais d'une série de cinq critères quantitatifs basés sur différents facteurs biologiques associés au risque d'extinction : taille de population, taux de déclin, aire de répartition géographique, degré de peuplement et de fragmentation de la répartition. Pour s'assurer que les catégories et les critères de la Liste rouge sont objectifs et explicites de nombreux travaux théoriques ont été effectués afin de les affiner et de les évaluer (Mace & Lande, 1991 ; Mace *et al.*, 1992 ; Akçakaya *et al.*, 2000). Mise à part les données de risque d'extinction des espèces et de leurs distributions, la Liste rouge fournit d'autres informations sur les tendances de population, l'écologie et l'habitat des espèces, les actions de conservation en place et nécessaires, ou encore les menaces pesant sur les espèces. L'UICN définit par menaces, les menaces directes, c'est-à-dire les activités humaines ou les processus humains qui ont eu un impact, ont un impact ou peuvent avoir un impact sur le statut du taxon évalué, comme par exemple la pêche non-durable ou l'exploitation forestière. C'est à partir de ces données de menaces, que j'ai décrit les patrons de changements globaux de la diversité insulaire endémique. De plus, même si la Liste rouge offre l'inventaire le plus complet de l'état de conservation global des espèces végétales et animales, moins de 5% des espèces décrites à l'échelle du globe ont été évaluées par ce système (IUCN, 2019). Ainsi, la proportion d'espèces évaluées dans chaque groupe taxonomique varie fortement par rapport à sa représentation dans la biodiversité mondiale et est fortement biaisée vers la mégafaune et la mégaflore terrestre (Figure 8). Par exemple, bien que les statuts de risque d'extinction des espèces aient fait l'objet d'études approfondies chez les oiseaux (p. ex. Lee & Jetz, 2011), la situation est très différente parmi d'autres groupes tels que les plantes. En

effet, sur les quelques 320 000 espèces végétales estimées, environ 85% ont été décrites, mais seulement 4% d'entre elles ont vu leur état de conservation évalué (Baillie *et al.*, 2004). Dans le cadre de cette thèse, les groupes taxonomiques considérés varient dans les différents articles mais se focalisent majoritairement sur deux groupes de vertébrés: les oiseaux et les mammifères (section II.2 - chapitre II : vertébrés, invertébrés, et plantes, section II.3 - chapitre II : oiseaux et mammifères, sections III.2 et III.3 - chapitre III : mammifères), en raison de la disponibilité de données à large échelle (voir section I.2.4).

CHAPITRE II

MENACES PESANT SUR LA BIODIVERSITÉ ENDÉMIQUE INSULAIRE



II.1 Résumé introductif : contexte et objectifs

Comme il a été montré en chapitre I, une perte de biodiversité décrite comme rapide et massive est en cours, et est menée par de multiples pressions anthropiques. Parmi les écosystèmes existant sur Terre, les îles, et leur incroyable biodiversité, sont identifiées comme particulièrement vulnérable aux changements globaux en raison de différentes caractéristiques. Cependant à l'heure actuelle, bien que des études pionnières aient étudié l'importance relative des différentes menaces, la majorité de ces études se limitent à des régions géographiques et/ou à des groupes taxonomiques spécifiques et ne prennent généralement en compte qu'un sous-ensemble de menaces voire une menace unique malgré leurs effets combinés possibles. Dans le cadre de la première partie de ce chapitre (section II.2), les objectifs étaient (i) de caractériser les menaces pesant sur les écosystèmes insulaires à l'échelle globale, et (ii) de prospecter également leurs distributions au sein de différents groupes taxonomiques et régions insulaires. Pour cela, une méthode d'analyse de réseau a été appliquée pour étudier les associations de onze menaces pesant sur les vertébrés ($n = 1\,818$), les invertébrés ($n = 670$) et les plantes ($n = 1\,639$) endémiques au sein de quinze régions insulaires. Ce travail a permis de mettre en évidence des associations spécifiques de menaces à différentes échelles. Toutefois, les associations espèces – menaces ont été évalué en considérant uniquement la richesse taxonomique, bien qu'il s'agisse de la mesure de diversité la plus utilisée en macro-écologie permettant de comparer nos résultats à d'autres études, cette métrique ne prend pas en compte les différences évolutives et fonctionnelles entre les espèces comme souligné en chapitre I. La seconde partie de ce chapitre (section II.3) propose une analyse de l'incidence des menaces sur la biodiversité endémique insulaire sur la composante fonctionnelle. Les objectifs étaient de (i) déterminer la part de diversité fonctionnelle des espèces endémiques insulaires menacées d'extinction en raison de chaque menace, (ii) d'identifier les associations entre les menaces et les caractéristiques écologiques des espèces menacées d'extinction, et (iii) d'examiner les conséquences potentielles de l'extinction des espèces affectées par chaque menace sur la diversité fonctionnelle. Pour cela, onze menaces majeures et 2 750 espèces de mammifères et d'oiseaux endémiques ont été considérées. Les espèces ont été décrites fonctionnellement à l'aide de cinq caractéristiques écologiques liées au régime alimentaire, à l'habitat et à la masse corporelle. De plus, plusieurs indices complémentaires de diversité taxonomique et fonctionnelle (richesse, spécialisation, originalité et vulnérabilité) ont été calculés afin d'étudier les relations entre les dimensions de la diversité compte tenu des menaces et également déterminer si des traits spécifiques d'espèces sont associés à des menaces spécifiques.

II.2 État des lieux des menaces mettant en péril la diversité insulaire

Leclerc, C., Courchamp, F. & Bellard, C. (2018), Insular threat associations within taxa worldwide. *Scientific Reports*, 8: 6393.

The global loss of biodiversity can be attributed to numerous threats. While pioneer studies have investigated their relative importance, the majority of those studies are restricted to specific geographic regions and/or taxonomic groups and only consider a small subset of threats, generally in isolation despite their frequent interaction. Here, we investigated 11 major threats responsible for species decline on islands worldwide. We applied an innovative method of network analyses to disentangle the associations of multiple threats on vertebrates, invertebrates, and plants in 15 insular regions. Biological invasions, wildlife exploitation, and cultivation, either alone or in association, were found to be the three most important drivers of species extinction and decline on islands. Specifically, wildlife exploitation and cultivation are largely associated with the decline of threatened plants and terrestrial vertebrates, whereas biological invasions mostly threaten invertebrates and freshwater fish. Furthermore, biodiversity in the Indian Ocean and near the Asian coasts is mostly affected by wildlife exploitation and cultivation compared to biological invasions in the Pacific and Atlantic insular regions. We highlighted specific associations of threats at different scales, showing that the analysis of each threat in isolation might be inadequate for developing effective conservation policies and managements.

Introduction

Global change has become a real concern over the last few decades, leading to a strong decrease in biodiversity and associated ecosystem services^{1,2}. Among vertebrates, species populations have shown an average decline of 25% in abundance³. These trends are associated with exceptionally high rates of extinction, being around 1,000 times greater than historical rates^{4,5}. In comparison to natural extinctions⁶, anthropogenic activities have played a significant role in recent extinctions on islands^{7,8}. Although the specific mechanisms of extinctions linked to human disturbances are still debated, they involve several major threats such as habitat destruction, overexploitation, and introduction of alien species⁹. According to the International Union for the Conservation of Nature's (IUCN) Red List of Threatened Species, over 80% of species are affected by more than one threat¹⁰. It is thus essential to consider all threats occurring at a global scale in order to gain a

clearer picture of the causes of species decline worldwide and thus guide conservation actions, especially since they are likely to act in association¹¹. However, investigating several threats covering both geographic and taxonomic scales from a worldwide perspective is a notoriously challenging task. Mostly due to data and computing limitations, studies exploring threats occurring at a global scale tend to investigate them individually^{11,12}. In parallel, some studies have analyzed the effects of multiple threats, but they are restricted to specific geographic regions and delimited taxonomically, with a frequent bias for vertebrates^{13,14,15}. Insular ecosystems, however, provide an excellent model system to tackle such an ambitious endeavor. First, islands are exceptionally rich reservoirs of biodiversity, as around one-quarter of all known extant vascular plant species are endemic to islands, for example, despite covering only 5% of the global land surface^{16,17}. Second, such ecosystems due to their inherent characteristics (*e.g.*, small population sizes, low habitat availability, low functional redundancy) are particularly vulnerable to the rapid anthropogenic changes of recent years, thus leading to an increased species extinction rate^{18,19,20}.

Even with a good model system, the complex interplay between threats and species across space and time is challenging to investigate, because of limited techniques that simultaneously deal with three dimensions. Here, we tackle the complex species–threats–space system using network analyses^{21,22}, considered to be a powerful approach for describing and exploring the complex interaction architecture between entities. This approach, recently applied to ecology, has generated numerous novel insights into the understanding of the structure, function, and dynamics of systems^{21,22}.

Here, we applied network analyses to describe and analyze association patterns between biodiversity threats and extinct or threatened insular species. Species and threats are considered to be nodes, and connections between these two types of entities are established if a threat is responsible for the population decline of a given species. Using a comprehensive dataset of insular biodiversity and threats from the IUCN Red List²³, we considered 11 categories of threat identified for more than 4,350 species of eight higher taxa distributed across 15 insular regions of the entire world. Identifying patterns of association between threats and species at macro-ecological scales provides unique insights into the layout of global threats across distinct taxa and specific regions, an important undertaking if we are to design appropriate actions to limit the current biodiversity crisis.

Materials and Methods

IUCN Red List Database. The IUCN Red List of Threatened Species is widely regarded as the world's most comprehensive information source on the global extinction risk of species^{24,25}. It is

used in a varied way: setting priorities in the compilation of species action plans, reserve selection, and management, or defining indicators for the state of the environment^{26,27,28}. The IUCN Red List²³ and BirdLife International²⁹ have assessed the conservation status of more than 12,680 insular terrestrial and freshwater species. In this study, we focused our analyses on the 15 most documented insular regions worldwide (*i.e.*, containing >50 assessed species) (Supplementary Figure S2; *Africa Atlantic, Asian Coast, East Indies, Indo-Burma, Japan, Madagascar, Mediterranean Basin, New Caledonia, New Zealand, North America Pacific, Papua New Guinea, Philippines, Polynesia and Micronesia, South America Pacific, and West Indies*), which together encompass 12,533 insular species. We restricted our analyses to species that have been classified as extinct (*i.e.*, extinct and extinct in the wild; n=450) and at risk of extinction (*i.e.*, vulnerable, endangered, and critically endangered; n=6,026). In addition, the IUCN Red List has assessed and classified threats impacting these species through the IUCN threat classification scheme (version 3.2)³⁰. In our study, we considered 11 classes of major threats (Supplementary Table S4). Based on the threat categories, the causes of species decline were identified for 249 extinct and 4,127 threatened species. These insular species belong to eight higher taxa (hereafter, taxa): 402 amphibians, 451 arthropods, 655 birds (resident breeding), 93 freshwater fish, 293 gastropods, 449 mammals, 1,665 plants, and 368 reptiles (Supplementary Table S3). Furthermore, additional threat information was recorded such as the timing of the threat (past, ongoing, future, or unknown), its scope (*i.e.*, proportion of the total population affected), and its severity (*i.e.*, overall declines caused by the threat). Using this supplementary information, we identified 777 threatened insular species as being significantly and harshly impacted by threats (*i.e.*, scope: whole (>90%) and majority (50-90%) of the population impacted; severity: very rapid, rapid, and slow significant population declines).

Bipartite networks. At the most basic level, a network is a set of entities called nodes connected by edges. Specifically, bipartite networks are a type of network where nodes are partitioned into two distinct types (here, insular species and threats) and interactions occur exclusively between types. Because the relationships between insular species and threats are complex (*i.e.*, species are associated with multiple threats, while each of the 11 threats impacts several species), we used three separate networks to analyze species–threats associations at the species, taxa, and then geographic levels. We also investigated each of the three network scales separately for extinct and threatened species.

Networks between insular species and threats. First, we built unweighted bipartite networks to analyze the threats associated with species' extinctions and risks of extinction. Networks were created with R software (version 3.3.1)³¹ using *igraph* and *rgexf* packages^{32,33}. Then, network

structures were explored and visualized with the interactive platform Gephi³⁴ using a *ForceAtlas 2* layout. A layout is an algorithm that positions nodes in a 2-D or 3-D space. *ForceAtlas 2* layout³⁵ allows the network to be visualized based on the forces of attraction and repulsion, where the nodes repulse each other based on their degree (*i.e.*, the number of incoming and outgoing edges), while the edges attract the connected nodes. As a result, high-degree nodes tend to separate from other high-degree nodes and attract low-degree nodes to which they are connected. In our case, species that tend to be associated with the same threat or group of threats will be clustered and repulsed from other threats and/or species that are associated with different threats.

Networks between taxa and threats. Second, we built weighted bipartite networks to analyze the associations to threats at the taxa level. Each taxa was connected to threats with an associated weight depending on the number of their species threatened by each threat. Networks were created and visualized using the *plotweb* function implemented in the R package *bipartite*³⁶.

Networks between insular regions and threats. Third, we built weighted bipartite networks to analyze insular regions–threats associations. Each of the 15 insular regions was connected to threats with an associated weight depending on the number of insular species threatened by each threat in that region. As above, networks were created using the R packages *igraph* and *rgexf*, and network structures were explored and visualized with Gephi software using a *Geo Layout*, which uses latitude and longitude coordinates to set the node position in the graphic space.

For each of the three network types, we estimated the number of species associated with each threat as well as *the* number of threats per species. Analyses were performed using Gephi software as well as with some packages of R software (version 3.3.1): *bipartite*, *igraph*, *rgexf*, *ggplot2*³⁷, *dplyr*³⁸ and *plyr*³⁹.

Results

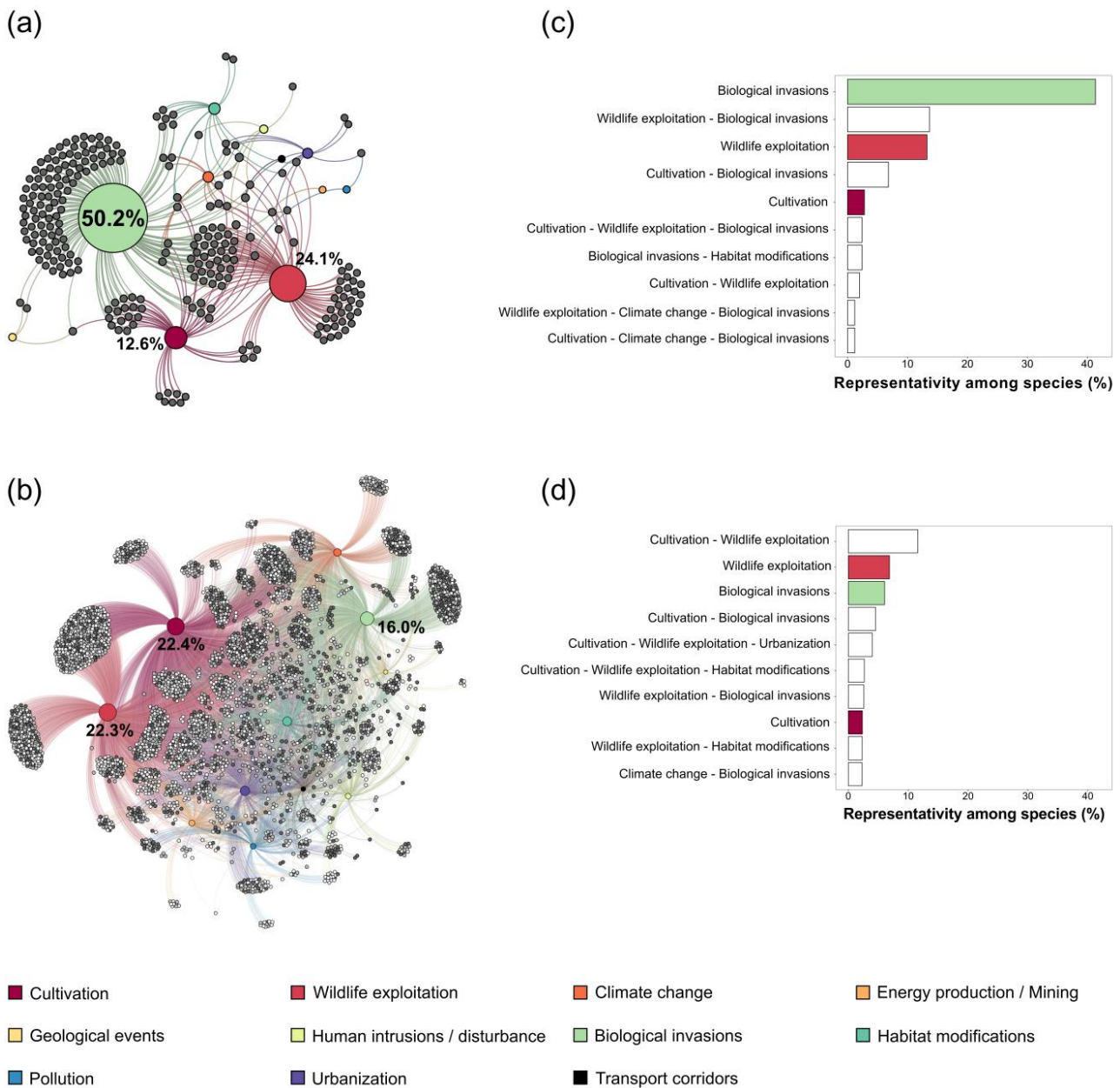


Figure 1. Graphical representation of species–threats interactions for (a) extinct species ($n=249$) and (b) currently threatened species ($n=4,127$) linked to the 11 threats. Colorful nodes reflect threats and gray nodes represent (a) extinct species or (b) species that are currently vulnerable (light gray), endangered (gray), and critically endangered (dark gray). Threat descriptions are given in Supplementary Table S4. The node size is proportional to their degree (i.e., number of interactions), and the percentage of the strongest interactions is indicated in the figure (see Supplementary Table S1 for further information). Top ten threats either acting alone or in association among (c) extinct (with 11 single threats and 23 threat associations) and (d) threatened species (with 11 single threats and 437 threat associations). Colorful bars reflect single threats, and white bars represent threat associations. Figures were created using Gephi 0.9.1 (<https://gephi.org>), R 3.3.1 (<https://r-project.org>), and Inkscape 0.91 (<https://inkscape.org>).

Global scale. For extinct species, the species–threats network is formed by 260 nodes (i.e., 249 species and 11 threats) linked by 382 connections. Regarding the currently threatened species, the species–threats network links the 11 threats to 4,127 species through 10,530 connections (Figure 1a-b). *Biological invasions* accounted for 50.2% of the total links in the extinct species network

followed by *wildlife exploitation* (24.1%) and *cultivation* (12.6%) (Figure 1a). These threats were also important for currently threatened species, but in a slightly different order: 22.4% for *wildlife exploitation*, 22.3% for *cultivation*, and 16.0% for *biological invasions* (Figure 1b and Supplementary Table S1). Regarding the pattern of extinctions, these threats mostly acted alone (alone: 57.4% of total threats; in association: 40.1%), while they acted much more in association for threatened species (alone: 15.2%; in association: 75.4%) (Figure 1c-d). Moreover, threats that are minor drivers of extinction and endangerment such as *habitat modifications*, *urbanization*, and *climate change* are often associated with one of the three major threats or with a set of these threats. For example, *urbanization* or *habitat modifications* associated with *cultivation* and *wildlife exploitation* accounted for 4.0% and 2.7% of the total current threats, respectively, while when acting alone, each accounted for around 1% (Figure 1d). Compared to extinct species, threatened species faced more numerous threats, and the relative importance of these threats was more homogeneous. We observed a lower number of threats per extinct species (mean \pm s.d.: 1.5 ± 0.6) than per threatened species (2.6 ± 1.0) (Supplementary Table S2). Also, threats such as *pollution* and *urbanization*, which are minor drivers of extinction, have gained in importance for threatened species. While *pollution* was a driver of extinction of two species (0.5% of total species), it was associated with 372 threatened species (3.5%) (Supplementary Table S1). Species at a higher risk of extinction (critically endangered > endangered > vulnerable) were not more associated with a given threat or with a higher number of threats (Figure 1b and Supplementary Figure S1).

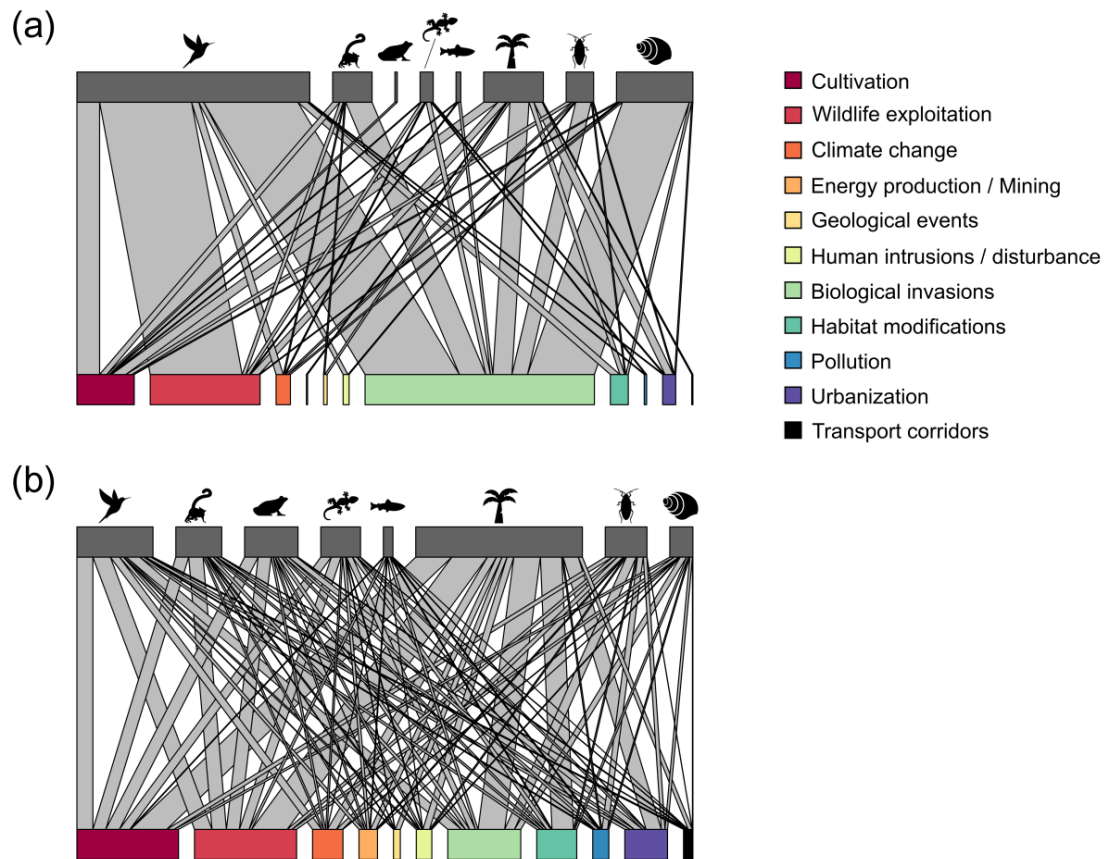


Figure 2. Graphical representation of networks connecting the proportion of threats (colored bars) to (a) extinct and (b) threatened species for eight taxa: birds, mammals, amphibians, reptiles, freshwater fish, plants, arthropods, and gastropods (top bars in gray). The width of links between taxa and threats is proportional to the sum of species–threat connections (see Supplementary Table S1 for further information). Figures were created using R 3.3.1 (<https://r-project.org>) and Inkscape 0.91 (<https://inkscape.org>). Icons made by Freepik from www.flaticon.com under a Flaticon Basic License.

Taxonomic scale. Extinct species mostly included terrestrial vertebrates (58.6% including 46.6% birds, 9.2% mammals, 2.0% reptiles, and 0.8% amphibians) followed by invertebrates (29.7% including 23.7% gastropods and 6.0% arthropods), plants (10.5%), and freshwater fish (1.2%) (Supplementary Table S3). We found that *biological invasions* were the primary threat for extinct taxa, except for amphibians for which *cultivation* was the first and only threat (Figure 2a, Supplementary Table S1). *Biological invasions* accounted for 79.3% of the total links in extinct invertebrates (comprising 15.0% arthropods and 64.3% gastropods), 50% for freshwater fish, 43.6% for terrestrial vertebrates (comprising 32.8% birds, 9.1% mammals, and 1.7% reptiles), and 32% for plants. *Wildlife exploitation* (terrestrial vertebrates: 34.5% comprising 31.9% birds, 1.3% mammals, 1.3% reptiles; plants: 14.0%) and *cultivation* (terrestrial vertebrates: 11.6% comprising 0.8% amphibians, 7.9% birds, 2.5% mammals, 0.4% reptiles; plants: 24.0%) were also highly connected to extinct terrestrial vertebrates and plants.

Threatened species mostly included terrestrial vertebrates (41.9% including 13.1% birds, 10.3% mammals, 9.7% amphibians, and 8.8% reptiles), followed by plants (39.7%), invertebrates (16.2%

including 10.5% arthropods and 5.7% gastropods), and freshwater fish (2.2%). *Biological invasions* remained the main threat for invertebrates (24.9% of the total links, comprising 15.2% arthropods and 9.7% gastropods), and freshwater fish (27.1%), while *cultivation* and *wildlife exploitation* are mostly associated with plants and terrestrial vertebrates (Figure 2b, Supplementary Table S1). Specifically, *cultivation* accounted for 24.6% of the total links in terrestrial vertebrates (comprising 6.3% amphibians, 7.4% birds, 6.0% mammals, and 4.9% reptiles) and 21.6% for plants. Finally, *wildlife exploitation* accounted for 25.4% of the total links in terrestrial vertebrates (comprising 6.1% amphibians, 8.1% birds, 6.7% mammals, and 4.5% reptiles) and 21.4% for plants. The major threats are identical for threatened amphibians, birds, mammals, and reptiles, while differences appear regarding the minor threats (Supplementary Table S1). Overall, all threatened taxa faced more threats than extinct taxa. For example, five threats impacted extinct mammals, while all threats are associated with threatened mammals. In addition, extinct mammals were connected to fewer threats per species (mean \pm s.d.: 1.4 ± 0.5) compared to threatened mammals (2.4 ± 1.1) (Supplementary Table S2).

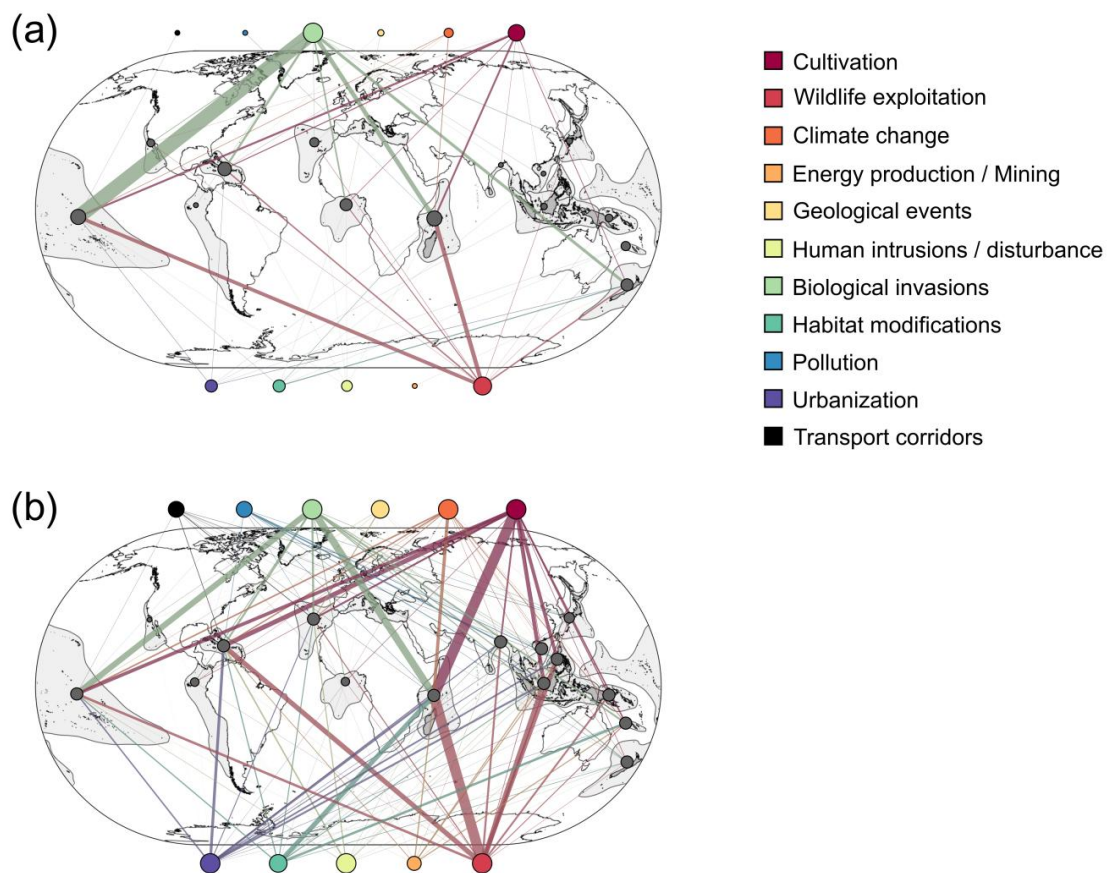


Figure 3. Graphical representation of networks illustrating species–threats interactions according to regions for (a) extinct and (b) threatened species. Colorful nodes reflect threats, and gray nodes represent insular regions. The node size is proportional to their degree (i.e., number of interactions), and the width of their respective links is proportional to the sum of species–threats connections. For the sake of clarity, threat nodes were placed outside the world map. Figures

were created using Gephi 0.9.1 (<https://gephi.org>), QGIS 2.18.2 (<https://qgis.org>), and Inkscape 0.91 (<https://inkscape.org>).

Spatial scale. Hotspots of extinction were located in *Polynesia and Micronesia* (43.4% of extinct species), *Madagascar* (22.1%), and *West Indies* (10.0%). The threat of *biological invasions* was a predominant driver of extinctions in *Polynesia and Micronesia*, *West Indies*, *New Zealand*, and *Madagascar* (Figure 3a and Supplementary Figure S2). Also, *wildlife exploitation* was the second most important driver of extinctions across *Polynesia and Micronesia* and *Madagascar*.

Hotspots of current threats are also located in *Madagascar* (28.9% of threatened species), *West Indies* (13.3%), and *Polynesia and Micronesia* (11.2%) (Figure 3b). The geographic distribution of threat importance highlighted a spatial pattern of threats. Indeed, *biological invasions* mainly threaten the Pacific and Atlantic insular regions (*i.e.*, *Africa Atlantic*, *Mediterranean Basin*, *North America Pacific*, *Polynesia and Micronesia*, *South America Pacific*, except for the *West Indies*). The remaining insular regions, mostly located in the Indian Ocean and near the Asian coasts, are predominantly threatened by *wildlife exploitation* and *cultivation*. Threatened species within insular regions faced a higher number of threats, being on average 10.4 ± 0.88 compared to 4.0 ± 2.1 threats regarding the extinction pattern. For example, in *New Zealand*, six threats are associated with species extinction (threats per species: 2.0 ± 0.5), while all 11 threats currently impact threatened species (2.7 ± 1.0 , Supplementary Table S2).

Discussion

Our analysis is a first attempt to explore the relative importance of threats and their associations for species on islands. We showed that threatened species typically face numerous threats simultaneously (almost twice as many as extinct species). Clearly, *biological invasions*, *wildlife exploitation*, and *cultivation* have been responsible for the majority of insular extinctions (85%) and remain the main threats for insular biodiversity, impacting more than 60% of threatened species. Although the above three threats mostly acted alone regarding the pattern of extinctions, they tended more often to be combined, whether together or with other minor threats regarding the threatened species pattern. Such threat associations have already been observed as in the co-occurrence of invasions with harvesting or habitat loss (due to agriculture or aquaculture)⁴⁰. Further, threats that were minor drivers of extinction risks such as *pollution* and *urbanization* have gained in importance by affecting a larger number of species, mainly in association with the three major threats. Thus, our results reaffirm the role of *biological invasions*, *wildlife exploitation*, and *cultivation* as major drivers of insular ecosystems losses^{41,42}, analogous to those on the mainland^{10,15},

but they also suggest the potential synergistic, antagonistic, or additive effects of threat interactions that may lead species to extinctions⁴³.

Second, species at risk of extinction are mostly located in *Madagascar*, *West Indies*, and *Polynesia and Micronesia*, highlighting the impact even in less populated and accessible areas. Nevertheless, this result is dependent on sampling. Indeed, a region with a high sampling effort is more likely to present a greater number of identified species and so be a hotspot of endangered species. All insular regions were shown to suffer from a high number of threats, but the relative importance of threats across regions shows a strong East-West pattern. Indeed, threatened species on the Pacific and Atlantic islands suffer primarily from *biological invasions*, while species in the Indian Ocean and near the Asian coasts are predominantly threatened by *wildlife exploitation* and *cultivation*. The Pacific and Atlantic regions have suffered from different waves of colonization (*i.e.*, Polynesian discovery followed by European colonization), which have strongly contributed to the introduction of invasive species^{20,44} and are likely to explain the predominance of the *biological invasions* threat for extinct and threatened species throughout these regions. Nevertheless, most studies on invasive species impacts have focused on the Pacific region⁴⁵, while invasions in Asia (mainland and insular) are understudied⁴⁶. At the same time, a large proportion of tropical forests are located in Southeast Asia^{47,48}. These forests are highly threatened by rapid deforestation due to, for example, agricultural expansion or commercial logging caused by the exploding human demography^{49,50}. It has also been shown that overexploitation is the most prominent threat within Asia, where harvesting for food and use in traditional Chinese medicine are the two main forms of overexploitation¹⁵. The relative importance of threats among and between insular regions could also be partly explained by island biogeography. Indeed, some insular parameters (*e.g.*, area, isolation) have been linked to species vulnerability to threats¹⁹.

Third, all taxa suffer from several simultaneous threats, which may vary in importance within taxa. For example, *wildlife exploitation* and *cultivation* were mostly associated with threatened plants and terrestrial vertebrates, while *biological invasions* were mainly responsible for threatened invertebrates and freshwater fish. Several studies have already documented the impact of overexploitation, agriculture/aquaculture, and invasive species on terrestrial vertebrates and plants^{51,52,53}, and our results confirm their major role as a driver of species extinction and decline. The role of these threats as drivers of invertebrate and freshwater fish losses is less documented⁵⁴. Our results provide a first global insight into these taxonomic groups and their associated threats at different macro-ecological scales, but further research is clearly necessary. The relative importance of threats among and between taxa could be due not only to differences in species' exposure to threats but also to species' sensitivity. Some species can be more vulnerable to a specific threat than

others due to biotic (*e.g.*, species' traits) and abiotic factors (*e.g.*, species' environment)^{55,56}. For example, mammal families composed of small-size habitat specialists are more likely to be threatened by habitat-modifying processes⁵⁵. The interaction between species' traits and threat vulnerability can be synergistic. For example, such an interaction was observed between body mass and hunting vulnerability in Chinese birds⁵⁷. Also, to explain the differences in threats to extinct versus threatened species, two explanations can be proposed. First, it could be due to differences in information, with historical knowledge lacking for some extinct species (see below). Second, it could also be associated with the vulnerability of species, whereby the species most vulnerable to certain threats would be first to become extinct, thus leaving a greater number of less vulnerable species, as has been shown for birds and biological invasions^{19,20}.

Although the IUCN Red List is the most comprehensive assessment of species that are at risk of extinction worldwide^{24,25}, this dataset has several shortcomings. Firstly, small species with narrow distribution ranges and low dispersal abilities, which are mostly local endemics, are underassessed⁵⁸. IUCN has successfully completed an assessment of the threat status of birds, mammals, and the vast majority of described amphibians, while global assessments for other taxa are yet to be properly documented^{58,59}. Taxonomic gaps imply that our results relating to plants, invertebrates, and freshwater fish should be taken with more caution than those of terrestrial vertebrates. Second, recent studies have pointed out that the application of Red List criteria generally tends to overestimate extinction risks for most island endemics, which naturally have very small areas of occupancy and extents of occurrence, even if they are common within their range^{60,61}. However, when we restricted our analyses to the 777 threatened species significantly and harshly impacted by threats, a similar pattern was observed, and importantly, it did not alter our conclusions (Supplementary Figure S3). Third, despite showing an apparent difference in threats between extinct and threatened species, this result could be due to the fact that attributing a cause to species extinction and endangerment is difficult. Indeed, the attribution of extinction causes is based on historical knowledge, for which little written information is available, especially for species that disappeared more than a century ago⁷. Further, only the most likely causes⁷ for extinction are sometimes assigned. We only assessed species richness on species–threats associations, and despite being the most commonly used measure of diversity in macro-ecology, this metric does not consider the evolutionary and functional differences among species⁶².

In spite of these limitations, our study is a first step to investigate mechanisms, processes, and drivers affecting species–threats associations or threat interactions in the future. Our findings reveal that investigating threats in isolation is insufficient when exploring patterns and so defining effective conservation policies and managements, as specific associations of threats affect the

different levels of species, taxa, and region. Today, large-scale conservation planning such as the protection of biodiversity hotspots⁶³ has been widely recognized as crucial for guiding global conservation investments, but this conservation strategy only relies on high rate of endemism and high rates of habitat loss. Our study considers 11 different threats to identify where insular biodiversity is the most endangered worldwide and which specific threats are responsible for such a pattern. Specifically, we argue that *Madagascar*, *West Indies*, and *Polynesia and Micronesia* should be considered to be the top priorities to preserve insular taxonomic diversity worldwide by undertaking specific actions associated with *biological invasions*, *wildlife exploitation*, and *cultivation*. In fact, our approach allows us to identify broad guidelines such as extending the protected areas already set up in the *West Indies*, which are mostly impacted by habitat loss and degradation. However, more case-oriented studies at local scales of species–threats associations should be undertaken in order to set effective conservation guidelines.

References

1. Chapin III, F. S. *et al.* Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234–242 (2000).
2. Butchart, S. H. M. *et al.* Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* **328**, 1164–1168 (2010).
3. Dirzo, R. *et al.* Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**, 401–406 (2014).
4. Barnosky, A. D. *et al.* Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**, 51–57 (2011).
5. Pimm, S. L. *et al.* The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**, 1246752 (2014).
6. Richman, A. D., Case, T. J. & Schwaner, T. D. Natural and unnatural extinction rates of reptiles on islands. *Am. Nat.* **131**, 611–630 (1988).
7. Johnson, T. H. & Stattersfield, A. J. A global review of island endemic birds. *Ibis* **132**, 167–180 (2008).
8. Turvey, S. T. & Fritz, S. A. The ghosts of mammals past: biological and geographical patterns of global mammalian extinction across the Holocene. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* **366**, 2564–2576 (2011).
9. Clavero, M. & García-Berthou, E. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 110 (2005).
10. Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M. & Watson, J. E. M. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* **536**, 143–145 (2016).
11. Bellard, C., Leclerc, C. & Courchamp, F. Combined impacts of global changes on biodiversity across the USA. *Sci. Rep.* **5**, 1–11 (2015).
12. Titeux, N., Henle, K., Mihoub, J.-B. & Brotons, L. Climate change distracts us from other threats to biodiversity. *Front. Ecol. Environ.* **14**, 291–291 (2016).
13. Báldi, A. & McCollin, D. Island ecology and contingent theory: the role of spatial scale and taxonomic bias. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **12**, 1–3 (2003).
14. Mihoub, J.-B. *et al.* Setting temporal baselines for biodiversity: the limits of available monitoring data for capturing the full impact of anthropogenic pressures. *Sci. Rep.* **7**, 41591 (2017).
15. Yiming, L. & Wilcove, D. S. Threats to vertebrate species in China and the United States. *Bioscience* **55**, 147–153 (2005).
16. Krefft, H., Jetz, W., Mutke, J., Kier, G. & Barthlott, W. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecol. Lett.* **11**, 116–127 (2007).
17. Kier, G. *et al.* A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106**, 9322–9327 (2009).

18. Wong, P. P. *et al.* in *Ecosystems and human well-being: Current state and trends* (eds. Hassan, R. M., Scholes, R. & Ash, N.) 663–680 (Island Press, 2005).
19. Biber, E. Patterns of endemic extinctions among island bird species. *Ecography* **25**, 661–676 (2002).
20. Blackburn, T. M., Cassey, P., Duncan, R. P., Evans, K. L. & Gaston, K. J. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* **305**, 1955–1958 (2004).
21. Proulx, S. R., Promislow, D. E. L. & Phillips, P. C. Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 345–353 (2005).
22. Borrett, S. R., Moody, J. & Edelman, A. The rise of Network Ecology: Maps of the topic diversity and scientific collaboration. *Ecol. Modell.* **293**, 111–127 (2014).
23. IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. *Version 2018-2*. <http://www.iucnredlist.org> (2018).
24. Lamoreux, J. *et al.* Value of the IUCN Red List. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 214–215 (2003).
25. Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M. & Brooks, T. M. The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **21**, 71–76 (2006).
26. Butchart, S. H. M. *et al.* Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List indices for birds. *PLoS Biol.* **2**, e383 (2004).
27. Eken, G. *et al.* Key biodiversity areas as site conservation targets. *Bioscience* **54**, 1110–1118 (2004).
28. Hoffmann, M. *et al.* Conservation planning and the IUCN Red List. *Endanger. Species Res.* **6**, 113–125 (2008).
29. Handbook of the Birds of the World and BirdLife International. Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world. Version 9. (2016). Available at: <http://datazone.birdlife.org/species/taxonomy>.
30. Salafsky, N. *et al.* A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified classifications of threats and actions. *Conserv. Biol.* **22**, 897–911 (2008).
31. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, http://www.R-project.org* (2008).
32. Csárdi, G. & Nepusz, T. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Syst.* **1695**, 1–9 (2006).
33. Vega Yon, G., Fábrega Lacoa, J. & Kunst, J. B. rgexf: Build, import and export GEXF graph files. *R Package version 0.15.3. https://CRAN.R-project.org/package=rgexf* (2015).
34. Bastian, M., Heymann, S. & Jacomy, M. Gephi: An open source software for exploring and manipulating networks visualization and exploration of large graphs. in *Proceedings of the Third International ICWSM Conference* 361–362 (2009).
35. Jacomy, M., Venturini, T., Heymann, S. & Bastian, M. ForceAtlas2, a continuous graph layout algorithm for handy network visualization designed for the Gephi software. *PLoS One* **9**, e98679 (2014).
36. Dormann, C. F., Gruber, B. & Fründ, J. Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News* **8**, 8–11 (2008).
37. Wickham, H. *Ggplot2 : elegant graphics for data analysis*. (Springer, 2009).
38. Wickham, H., Francois, R., Henry, L. & Müller, K. dplyr: A grammar of data manipulation. *R Package version 0.7.4. https://CRAN.R-project.org/package=dplyr* (2017).
39. Wickham, H. The split-apply-combine strategy for data analysis. *J. Stat. Softw.* **40**, 1–29 (2011).
40. Berglund, H., Järemo, J. & Bengtsson, G. Associations of invasive alien species and other threats to IUCN Red List species (Chordata: vertebrates). *Biol. Invasions* **15**, 1169–1180 (2013).
41. Donlan, C. J. & Wilcox, C. Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. *J. Appl. Ecol.* **45**, 1114–1123 (2008).
42. Kingsford, R. T. *et al.* Major conservation policy issues for biodiversity in Oceania. *Conserv. Biol.* **23**, 834–840 (2009).
43. Côté, I. M., Darling, E. S. & Brown, C. J. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* **283**, 20152592 (2016).
44. Russell, J. C. Invading the Pacific: Biological and cultural dimensions of invasive species in the Pacific region. *Grad. J. Asia-Pacific Stud.* **2**, 77–94 (2004).
45. Ruffino, L., Zarzoso-Lacoste, D. & Vidal, E. Assessment of invasive rodent impacts on island avifauna: methods, limitations and the way forward. *Wildl. Res.* **42**, 185–195 (2015).
46. Peh, K. S.-H. Invasive species in Southeast Asia: the knowledge so far. *Biodivers. Conserv.* **19**, 1083–1099 (2010).
47. Fordham, D. A. & Brook, B. W. Why tropical island endemics are acutely susceptible to global change. *Biodivers.*

- Conserv.* **19**, 329–342 (2010).
48. Liang, M., Li, L., Long, H. & De Jong, W. Comparative study of the forest transition pathways of nine Asia-Pacific countries. *For. Policy Econ.* **76**, 25–34 (2017).
 49. Mayaux, P. *et al.* Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* **360**, 373–384 (2005).
 50. Achard, F. *et al.* Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* **297**, 999–1002 (2002).
 51. Caujapé-Castells, J. *et al.* Conservation of oceanic island floras: Present and future global challenges. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **12**, 107–129 (2010).
 52. Loehle, C. & Eschenbach, W. Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. *Divers. Distrib.* **18**, 84–91 (2012).
 53. Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G. & Dickman, C. R. Invasive predators and global biodiversity loss. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**, 11261–11265 (2016).
 54. Cardoso, P., Borges, P. A. V., Triantis, K. A., Ferrández, M. A. & Martín, J. L. Adapting the IUCN Red List criteria for invertebrates. *Biol. Conserv.* **144**, 2432–2440 (2011).
 55. González-Suárez, M., Gómez, A. & Revilla, E. Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere* **4**, art76 (2013).
 56. Murray, K. A., Verde Arregoitia, L. D., Davidson, A., Di Marco, M. & Di Fonzo, M. M. I. Threat to the point: improving the value of comparative extinction risk analysis for conservation action. *Glob. Chang. Biol.* **20**, 483–494 (2014).
 57. Wang, Y. *et al.* Ecological correlates of extinction risk in Chinese birds. *Ecography* **40**, 1–12 (2017).
 58. Engle, N. L. Adaptive capacity and its assessment. *Glob. Environ. Chang.* **21**, 647–656 (2011).
 59. Meiri, S. & Chapple, D. G. Biases in the current knowledge of threat status in lizards, and bridging the ‘assessment gap’. *Biol. Conserv.* **204**, 6–15 (2016).
 60. Romeiras, M. M. *et al.* Species conservation assessments in oceanic islands: the consequences of precautionary versus evidentiary attitudes. *Conserv. Lett.* **9**, 275–280 (2016).
 61. Martín, J. L. Are the IUCN standard home-range thresholds for species a good indicator to prioritise conservation urgency in small islands? A case study in the Canary Islands (Spain). *J. Nat. Conserv.* **17**, 87–98 (2009).
 62. Safi, K. *et al.* Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* **366**, 2536–2544 (2011).
 63. Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853–858 (2000).

Acknowledgements

This work is supported by BNP-Paribas and ANR InvaCost grants. We gratefully acknowledge Janet Scott of the IUCN Red List Unit for sending us the assessment database. We also thank D. Zarzoso-Lacoste and J-Y. Meyer for our fruitful discussions. We are grateful to Victoria Grace for English corrections on the last version of manuscript. We thank the assistant editor and the two anonymous reviewers whose comments have contributed to improving the previous version of this manuscript.

Author Contributions and Competing Interests

C.L., F.C., and C.B. designed the study, discussed the results, and wrote the manuscript. C.L. collected data and performed the analyses. The authors declare that they have no competing interests.

II.3 Menaces mettant en péril la diversité insulaire : apport de l'approche fonctionnelle

Leclerc, C., Villéger, S., Marino, C. & Bellard, C. (submitted after minor revision), Global changes threaten functional and taxonomic diversity of insular species worldwide. *Diversity and Distributions*.

Aim: The assessment of biodiversity patterns under global changes is currently biased toward taxonomic diversity, thus overlooking the ecological and functional aspects of species. Here, we characterized both taxonomic and functional diversity of insular biodiversity threatened by global changes.

Location: Worldwide islands (n=4,348).

Methods: We analyzed the relative importance of eleven major threats, including biological invasions, habitat loss, pollution, overexploitation, and climate change, on 2,756 insular endemic mammals and birds. Species were functionally described using five ecological traits related to diet, habitat, and body mass. We computed complementary taxonomic and functional diversity indices (richness, specialization, originality, and vulnerability) of species pools affected by each threatening process to investigate relationships between diversity dimensions and threats. We also determined whether species-specific traits are associated with specific threats.

Results: While only 8% of insular endemic species at risk of extinction are impacted by global changes, 20% of their functional richness is affected. However, a marked disparity in functional richness values associated with each threat can be highlighted. In particular, cultivation and wildlife exploitation are the greatest threats to insular endemic species. Moreover, each threat may contribute to the loss of at least 10% of functional diversity, because it affects threatened species that support unique and extreme functions. Finally, we found complex patterns of species-specific traits associated with particular threats. These do not depend on the threatening processes (directly affecting survival or modifying habitat) or on the amount of functional richness of threatened species associated with each threat. For instance, cultivation threatens very large mammals, while urbanization threatens very small mammals.

Main conclusions: These findings reinforce the importance of exploring the vulnerability of biodiversity facets in the face of global changes. Anthropogenic pressures may result in a loss of unique functions within insular ecosystems, which provides important insights into the understanding of threatening processes at a global scale.

Introduction

Worldwide biota is subject to an unprecedented level of rapid biodiversity loss because of human activities such as overexploitation, land modifications, and pollution (Ceballos, Ehrlich, & Dirzo, 2017). At a global scale, 72% of threatened or near-threatened species are being overexploited (Maxwell, Fuller, Brooks, & Watson, 2016), and invasive predators have contributed to 58% of the contemporary extinctions of all birds, mammals, and reptiles (Doherty, Glen, Nimmo, Ritchie, & Dickman, 2016). Among them, insular species are the first victims of these threats. Indeed, islands tend to have a high rate of endemism, making species particularly vulnerable to global changes due to both biotic and abiotic characteristics (e.g., unique species interactions, low functional redundancy, island isolation, low habitat availability) (Wong et al., 2005; McConkey & Drake, 2015). However, most biodiversity assessments at the global scale consider only taxonomic diversity. These assessments focusing only on species diversity assume that all species are equivalent entities, even though they are a product of complex ecological and evolutionary processes (Faith, 1992; Iknayan, Tingley, Furnas, & Beissinger, 2014; May, 1990; Vane-Wright, Humphries, & Williams, 1991). There has thus been a growing effort over the last two decades to assess other facets of biodiversity, and more specifically, functional diversity (e.g., Pimm et al., 2014; Ceballos et al., 2017, but see Devictor et al., 2010; Albouy, Delattre, Mériçot, Meynard, & Leprieur, 2017; Brum et al., 2017).

Functional diversity is a measure based on the value and range of organism traits that influence their performance and thus ecosystem functioning (Hooper et al., 2005; Violle et al., 2007). In the current context of global changes, declines in species populations or local extinctions are likely to be associated with a loss of particular species traits (Richardson, Graham, Pratchett, Eurich, & Hoey, 2018), which could affect community structure and ecosystem functioning (McIntyre, Jones, Flecker, & Vanni, 2007; Cadotte, Carscadden, & Mirotnick, 2011). At one extreme, some threats may affect a high number of species with a similar set of functions, thus resulting in the loss of a limited number of functions. At the other extreme, threats may affect only a few species, each with a unique function in an assemblage. Therefore, loss of functional diversity may occur regardless of changes in taxonomic diversity, revealing the importance of considering the functional dimension of biodiversity. Nevertheless, we still lack a comparative assessment of the relative importance of threats to functional diversity. Multifaceted analyses of insular biodiversity have mainly investigated the consequences of extinctions and/or introductions of species on functional diversity in communities (e.g., Boyer & Jetz, 2014; Whittaker et al., 2014; Sobral et al., 2016) and are restricted to a limited number of islands and taxa. Such studies have also mainly focused on the consequences of biological invasions, regardless of the other major threatening processes on islands

such as cultivation or overexploitation (Leclerc, Courchamp, & Bellard, 2018). Thus, there remains a knowledge gap about how much each facet of insular biodiversity is threatened by global changes. Better assessing the composition of species pools threatened on islands is of utmost importance for relevant conservation planning to maintain ecological processes (Brum et al., 2017; Pollock et al., 2017).

Moreover, we can expect that specific species traits are likely to influence taxa responses to threats. For example, mammal families with small-size habitat specialists are more likely to be threatened by habitat-modifying processes (González-Suárez, Gómez, & Revilla, 2013), while mammals with a specialized diet have a greater probability of negatively responding to climate change (Pacifiçi et al., 2017). Although some specific trait patterns emerged for continental species, it remains unexplored whether the insular species trait response would be similar across different threats. Because some threats are more likely to disturb species resources (e.g., cultivation), while others directly affect species survival (e.g., overexploitation), we can expect that species-specific traits vary depending on the threats.

Here, we assessed how multiple threats affect the taxonomic and functional diversities of insular endemic birds and mammals at the global scale. We specifically focused on the following questions: (i) What is the functional diversity harbored by insular endemic species at risk of extinction due to each threat, and how is it related to the number of species? Overexploitation and cultivation are known to be major threats to the taxonomic diversity of insular endemic mammals and birds (Leclerc et al., 2018). Therefore, we hypothesize that these threats are also of major concern regarding functional diversity. However, we also expect that the relative importance of the threats to taxonomic richness (TR) may vary between the components of functional diversity. (ii) Are threats associated with specific sets of ecological traits of insular endemic species at risk of extinction? We can expect that species associations with particular threats are specific to species traits. We can hypothesize that habitat specialist species at risk of extinction are more likely to be associated with habitat-modifying processes such as cultivation or pollution, while species with large body mass are more likely to be associated with processes that directly affect survival such as overexploitation or competition with invasive species (González-Suárez, Gómez, & Revilla, 2013). Lastly, (iii) what would be the consequences on functional diversity in the event of the extinction of the threatened insular endemic species affected by each threat? Functional richness (FRic) is expected to decrease markedly when a threat affects species supporting unique and extreme functions (e.g., Mouillot, Bellwood, et al., 2013; Mouillot et al., 2014). We can thus expect that threats associated with high FRic values will have the highest consequences on functional diversity due to the low redundancy of functions harbored by threatened species. Overall, we address these

key questions using eleven categories of threats identified for 1,788 birds and 968 mammals endemic to islands (i.e., not occurring on continents). By taking into account the different threat levels, this study puts into perspective relevant conservation priorities for endemic insular species.

Materials and Methods

1. Database

Occurrence data. We extracted occurrence data of insular birds and mammals from polygon ranges of the IUCN Red List (IUCN, 2018) and the BirdLife International (Handbook of the Birds of the World and BirdLife International, 2016). Among all species occurring on oceanic and continental islands, only insular endemic species were considered because of their key conservation interest (Fattorini, 2017). Overall, we considered a total of 1,788 bird and 968 mammal species endemic to one or several islands ($n=4,348$).

Threats data. The IUCN Red List assessed the conservation status of species worldwide through a series of criteria such as population sizes and trends, geographic distribution, species' ecology, and habitat preferences (Rodrigues, Pilgrim, Lamoreux, Hoffmann, & Brooks, 2006). Evaluation of species extinction risks has already been conducted exhaustively for mammals and birds (Meiri & Chapple, 2016). In total, 426 bird and 386 mammal species listed by the IUCN Red List as vulnerable (VU), endangered (EN), and critically endangered (CR) were considered threatened, that is, at risk of extinction in the near future due to specific threatening processes. Thus, the IUCN provides a threat classification scheme with a list of direct threats relating to proximate human activities or processes that impact the status of the taxa under assessment (Salafsky et al., 2008). This framework classifies eleven threat categories: biological invasions, climate change, cultivation, energy production/mining, geological events, habitat modifications, human intrusions/disturbance, pollution, transport corridors, urbanization, and wildlife exploitation (see Table S1 for definitions). Species can be affected by one or multiple threats, and association type is binary (i.e., presence/absence of the threat without any information about the threat's location on the species range). A total of 426 birds and 372 mammals considered at risk of extinction in this study are associated with at least one threatening process. Thus, the following analyses focus on pools of species at risk of extinction affected by each threat at the global scale (i.e., compared to the global pool of insular endemic species; $n = 968$ mammals and 1,788 birds).

Functional description of species. To measure functional diversity, we selected five traits describing main diet, foraging niche, foraging period, habitat niche breadth, and body mass that are

available for both birds and mammals from the EltonTraits database (Wilman et al., 2014) and IUCN (2018) (Table S2). Combinations of traits govern species interactions through competition for habitat and food, for example, or species contribution to ecosystem functioning through nutrient cycling, seed dispersal, and trophic control (Sekercioglu, 2010; Hevia et al., 2017). We transformed all trait values into a categorical nature (nominal or ordinal) for two reasons. First, this transformation allowed us to compare traits between taxonomic groups, as some variables were qualitative for one taxon, but quantitative for another (i.e., main diet and foraging niche; Table S2). Second, categorical variables reduced uncertainties relating to the accuracy of information (for further explanations, see Table S2). The set of five functional traits and their respective number of modalities yield 428 combinations of trait values for birds and 256 for mammals (Table S3, Appendix S1). We thus grouped species sharing the same trait values into functional entities (FEs) (Mouillot et al., 2014) to run the functional diversity analyses. More particularly, ~34% of FEs among birds and ~46% among mammals are represented by only one species, while in other cases, many species (up to 39 birds and 42 mammals) may share the same FE.

To calculate the functional diversity of pools of insular endemic species at risk of extinction due to the different threats, we built separate functional trait spaces based respectively on all FEs of birds (n=428) and mammals (n=256). A functional trait space summarizes the distribution of FEs, and hence the distribution of species within them according to their trait values (Villéger, Mason, & Mouillot, 2008). To this end, for each group of vertebrates, we identified the best possible functional space by comparing the distances of species in trait space with their initial functional distances, as done by Maire, Grenouillet, Brosse, & Villéger (2015). First, we computed the pairwise functional distances between each FE using the Gower dissimilarity index (Gower, 1971), which gives the same weight to each variable. Second, we computed functional dendrogram and multidimensional functional spaces from 2 to 10 dimensions based on Gower dissimilarities. We obtained the functional dendrogram through the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) and multidimensional functional spaces using principal coordinates analysis (PCoA). We finally selected the best functional space, which provided the most faithful representation of the initial functional trait values (Maire et al., 2015). A functional space is of high quality when the distance between each pair of FEs in the functional space (Euclidean distance for multidimensional functional space; Cophenetic distance for UPGMA-dendrogram) is congruent with the initial functional distance (Gower's distance). We computed the mean square deviation (mSD) for each functional space to assess the difference between initial and final functional distances. mSD is close to 0 when the obtained functional space faithfully represents the initial distance for all pairs of FEs. We kept the first six principal axes of the PCoAs to build separate

functional spaces for birds and mammals, and these two functional spaces both had $mSD < 0.007$ (Figure S1).

2. Biodiversity indices

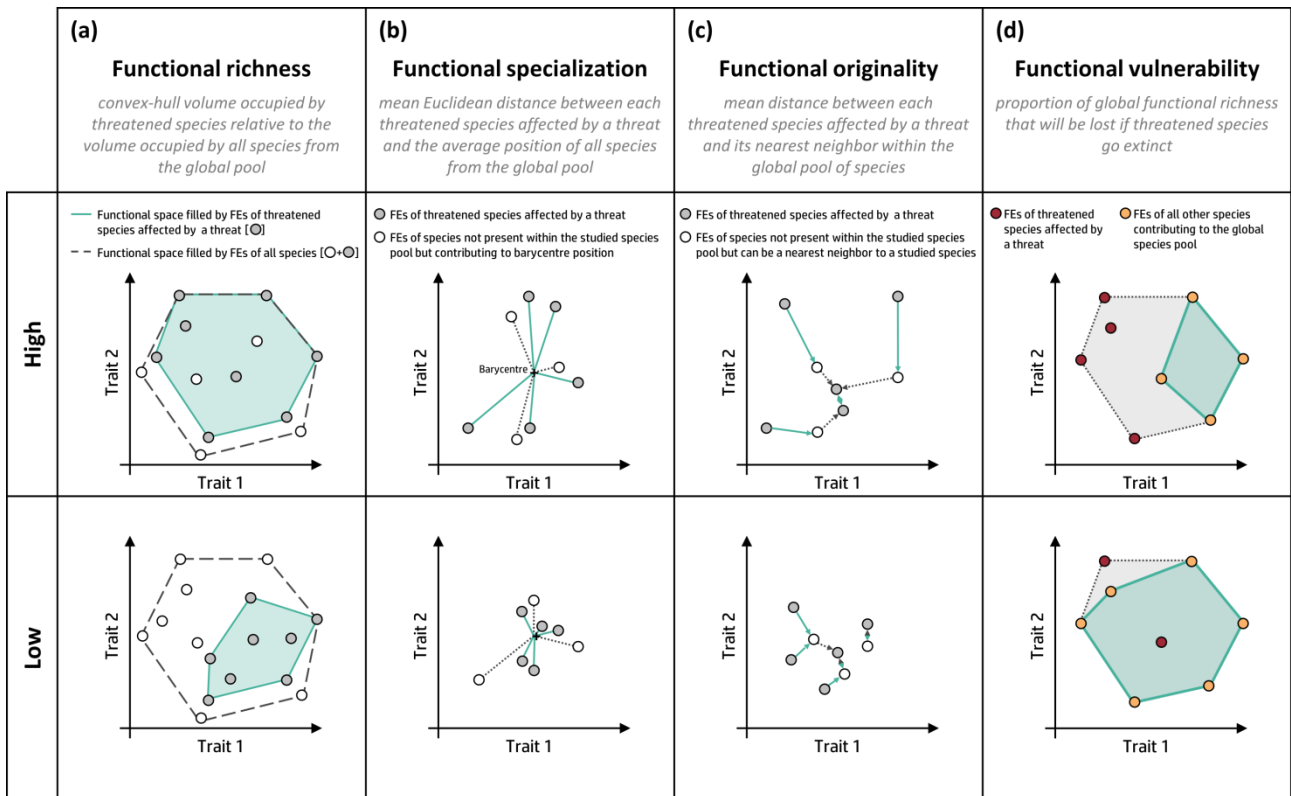


Figure 1. Representation of the functional diversity metrics: (a) functional richness, (b) functional specialization, (c) functional originality, (d) functional vulnerability. Species (dots) are plotted in two-dimensional functional space according to their respective trait values, where axes are synthetic traits extracted from principal coordinates analysis. The metrics do not take into account the number of species per functional entity. Threatened species comprise VU, EN, and CR species identified by the IUCN.

Based on the collected data, we calculated diversity indices for both taxonomic and functional dimensions associated with the eleven threats considered in this study.

Taxonomic and functional diversity. Taxonomic diversity was assessed using TR. The proportion of threatened species (VU, EN, and CR species) compared to the global pool of insular endemic species was thus calculated for each threat (Table S3). Functional diversity, namely the distribution of species in the multidimensional space as defined by their traits, is multifaceted (Mouillot, Graham, Villéger, Mason, & Bellwood, 2013). We used three quantitative metrics to describe the complementary components of functional diversity. First, FRic is computed as the volume within the minimum convex hull that wraps around the FEs of interest. This metric represents the proportion of space occupied by the FEs of threatened species (VU, EN, and CR species) affected by each threat compared to the maximum volume occupied by the entire FE pool, hence all insular endemic mammals or birds (Figure 1a). This metric is driven by the few species

with the most extreme trait values (Villéger et al., 2008). Second, the functional specialization (FSpe) associated with a threat category quantifies the average distinctiveness of all the threatened species. This index is measured as the mean Euclidean distance of each FE of threatened species associated with a threat category from the average position of the entire FE pool (i.e., barycenter) in the functional space (Figure 1b; Mouillot, Graham, et al., 2013). High FSpe values indicate that FEs in the studied pool are far from the barycenter and have extreme trait combinations compared to the global pool. Third, functional originality (FOri) associated with a threat category represents the uniqueness of the traits of the threatened species. This metric is computed as the mean distance between each FE of the threatened species affected by a threat category and its nearest neighbor in the functional space based on the entire FE pool (Figure 1c; Mouillot, Graham, et al., 2013). Low values indicate that FEs are on average functionally close to another FE from the global pool. All these metrics range from 0 to 1. Finally, we examined relationships between both diversities: taxonomic and functional (i.e., FRic, FSpe, FOri) of the threatened insular endemic species (i.e., VU, EN and CR) affected by each threat (n=11) using Spearman's rank correlation test.

Vulnerability of threatened species loss. We also calculated the functional vulnerability (FV) associated with each threat for birds and mammals separately. FV (Figure 1d) represents the percentage of the global FRic prone to disappear in the event of the extinction of the threatened species due to each threat, based on the metric of Toussaint et al. (2016): $FV_{obs} = (1 - FRic_{wout_threatened}) * 100$, where $FRic_{wout_threatened}$ is the proportion of FRic in the global species pool without the species that are threatened and associated with a threat category. FV reaches 100% when only the threatened species have the most extreme trait values in the functional space. Conversely, the value of the metric is null when all FEs contain at least one species from the rest of the pool (consequently, no FE would disappear because of the threatened species' extinction) or when species from the rest of the pool have the most extreme trait values in the functional space. Indeed, species of the global pool may compensate for the loss of threatened species, as they may share the same FEs. The correlation between FV and associated FRic was tested using the Spearman's rank correlation test.

3. Statistical analyses

Null model. To test whether the observed functional diversity of threatened species affected by each threat was significantly different than expected by chance (from the global pool of insular endemic species or from the pool of species within the same biogeographic region), we ran null models using two different FE pools. First, for each threat, we simulated a random sorting of threatened species from the global FE pool (9,999 iterations). This null model tests whether the

functional diversity associated with each threat is significantly different from the value of a random set of species of all insular endemic species across the world. For more biological realism, we only randomized species within FEs, while keeping the number of FEs and species constant. Indeed, among all possible FEs (i.e., a given number of traits and their modalities), less than 13% are filled. The rationale here is to explore among the possible combinations of traits (and thus FEs) that exist at the global scale whether or not certain threats are more likely to be associated with specific traits/FEs than expected under our null models. However, threats do not occur randomly across geographical space. For instance, cultivation and wildlife exploitation mostly threaten insular biodiversity in the Indian Ocean and near the Asian coasts, while the Pacific and Atlantic insular regions are mostly affected by biological invasions (Leclerc et al., 2018). Consequently, we also ran a second null model by randomly sorting threatened species among FEs that only occur in the biogeographic realms where each threat occurs (based on Holt et al., 2013). As previously done, we ensured that the number of species and FEs was kept constant and then repeated the simulation 9,999 times. By defining a specific pool of FEs for each threat, this second null model tests whether the functional diversity of threatened species significantly differs from the functional diversity of species present in the same realm. However, autocorrelation could affect the significance of our results based on null models, but to date, no method has allowed us to consider these aspects.

To identify threats that are more likely to be associated with specific traits/FEs, we investigated whether observed species pools affected by threats are functionally more or less clustered or overdispersed (i.e., are functionally more or less similar) than expected by chance. For this purpose, we measured the deviation from the null expectation by computing the standardized effect size (SES) and associated p-value. SES was calculated as the difference between the observed value of functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) and the mean of predicted values by the null model divided by the standard deviation of predicted values. The significance of the difference from null expectations was considered using a two-tailed test with a level of 5%. An observed value of functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) is considered significantly different from the predicted values if the observed value is in the top or bottom 2.5% of the predicted value distribution. In particular, an observed value of functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) in the bottom 2.5% of the predicted value distribution indicates that species affected by a given threat are more functionally related than expected by chance (i.e., functionally clustered). Conversely, an observed value of functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) greater than 97.5% of predicted values indicates that species affected by a given threat are less functionally related than expected by chance (i.e., functionally overdispersed). For threats associated with a FRic value significantly different than expected under the null hypothesis, we examined the distribution of trait modalities

observed and predicted to identify associations between trait modalities and threats. We also tested the significance of the observed FV values under the null model previously described. In this case, an observed FV value that was significantly higher than predicted values under the null hypothesis indicates that threatened species are functionally distinct from the global species pool. In other words, threatened species do not share the same FEs with the other species of the global pool than expected by chance. On the contrary, a FV value significantly lower than expected indicates that threatened species are functionally more similar (i.e., share the same FEs) to other species of the global pool than expected by chance.

Sensitivity analysis. Because functional diversity patterns may be affected by the set of selected traits and species, we conducted different sensitivity analyses. Specifically, we ran congruence analyses between functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) and TR using all combinations of four of the five traits to test whether a given trait drove the observed patterns (Mouillot et al., 2014). We then reexamined the relationship between functional diversity (i.e., FRic, FSpe, FOr) and TR by separating insular endemic species occurring on a single island (i.e., single-island endemics) from those occurring on several islands (i.e., multi-island endemics). We also tested the influence of the type of island (oceanic or continental) on functional and taxonomic diversity relationships.

All analyses were performed with R software (version 3.3.1, R Development Core Team, 2008) using ggplot2 (Wickham, 2009), gridExtra (Auguie, 2017), and matrixStats (Bengtsson, 2017) packages. Functional space analyses were performed using the R packages ape (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004), clue (Hornik, 2005), cluster (Maechler, Rousseeuw, Struyf, Hubert, & Hornik, 2017), dplyr (Wickham et al., 2017), geometry (Habel, Grasman, Gramacy, Stahel, & Sterratt, 2015), gtools (Warnes, Bolker, & Lumley, 2015), and stringr (Wickham, 2017). We also used scripts developed to compute the functional diversity indices (Villéger, 2017).

Results

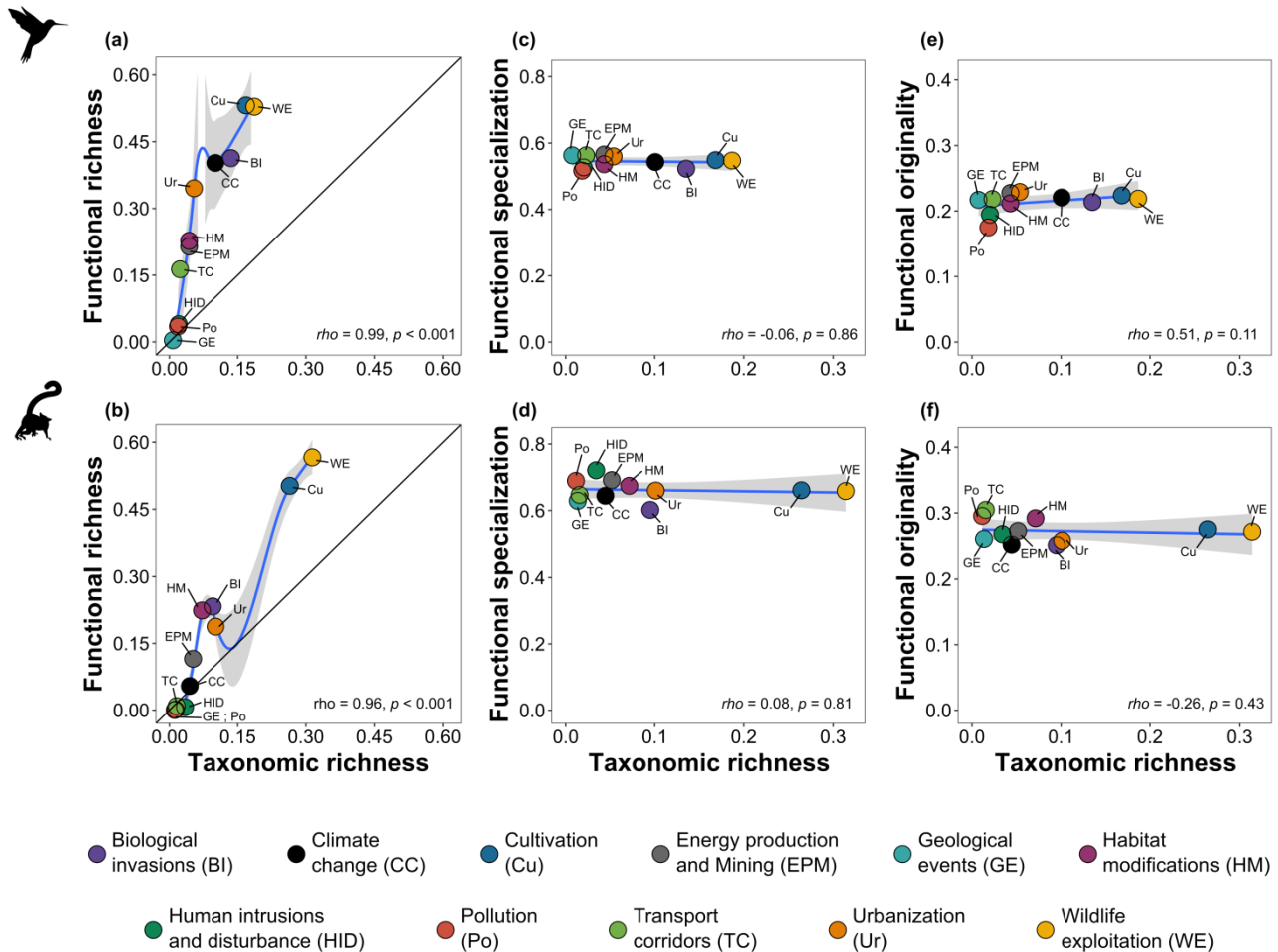
Taxonomic and functional diversity of species at risk of extinction due to each threat

Figure 2. Relationships between taxonomic and functional diversity of insular endemic birds and mammals affected by each threat. Taxonomic richness is represented as the ratio of threatened species (VU, EN, and CR species) affected by each threat compared to the entire species pool; functional richness is represented as the ratio of space occupied by the functional entities (FEs) of threatened species (VU, EN, and CR species) affected by each threat compared to the volume occupied by the entire FE pool; functional specialization is represented as the mean Euclidean distance of each FE of threatened species affected by a threat category from the average position of the entire FE pool in the functional space; and functional originality is represented as the mean distance between each FE of threatened species affected by a threat category and its closest neighbor among all FEs in the functional space. The smooth curve was drawn with (a-b) a loess (locally weighted scatterplot smoothing) method and (c-f) a linear method. The confidence interval represents the standard error. (a-b): The black solid line represents the identity line functional richness = taxonomic richness. On each panel, Spearman correlation coefficients and associated p-values are shown. See Tables S4-5 for complementary information about the null model results.

Our results showed a marked disparity in FRic of threatened species among threats. As expected, cultivation and wildlife exploitation are associated with the highest proportion of FRic of threatened birds and mammals. Among birds, cultivation was associated with 17% of TR but with a threefold higher FRic (53%). Likewise, among mammals, a lower percentage of TR (26%) was associated with cultivation compared to FRic (50%). Both threats are followed by biological invasions, habitat modifications, and urbanization, which are associated with medium FRic values (~30%) but still three times higher than TR (~8%). Moreover, the remaining threats such as geological events and

human intrusions/disturbance were associated with low TR values (<3.5% for both taxa), which are similar to FRic values. Among mammals, transport corridors threaten only 0.9% of FRic and 1.5% of TR. Overall, we found a positive relationship between threatened TR and FRic associated with each threat, but this did not follow a 1:1 ratio (Figure 2a-b; mean \pm s.d., FRic: $21.8 \pm 19.7\%$, TR: $8.2 \pm 8.4\%$). We did not find a strong relationship between threatened TR and threatened FSpe or FOri. FSpe were constantly high ($\sim 0.51-0.72$), while FOri remained low ($\sim 0.17-0.30$) for both low and high TR of the threatened mammals and birds regardless of the threat under consideration (Figure 2c-f).

Sensitivity analyses showed that when one trait was removed from the analyses, FRic, FSpe, and FOri values were close to those observed with five traits (Figure S2). Likewise, similar patterns were obtained for relationships between functional diversity (FRic, FSpe, and FOri) and TR when separately considering the single- or multi-island endemics (Figure S3), and the island types (Figure S4), except for FRic associated with threatened birds occurring on continental islands. Based on the null model analyses (simulating a random assignment of threatened species on the global FE pool without any biogeographic realm information), threats are not associated with higher or lower functional diversity than expected given TR, except in specific cases. For instance, we found that species pools at risk of extinction affected by biological invasions (FRic and FSpe for both taxa, and FOri for mammals), cultivation (FRic and FOri for mammals), human intrusions/disturbance (FRic for both taxa), pollution (FRic and FOri for birds), urbanization (FOri for mammals), and wildlife exploitation (FOri for mammals) have a functional diversity significantly lower than expected under the null hypothesis (Table S4). Nevertheless, the significance of the functional diversity results varies when considering the null model that accounted for the occurrence of FEs in biogeographic realms (Table S5). For example, only pollution among birds is associated with a significantly lower FRic than expected by chance.

Associations between threats and ecological traits of threatened insular endemic species

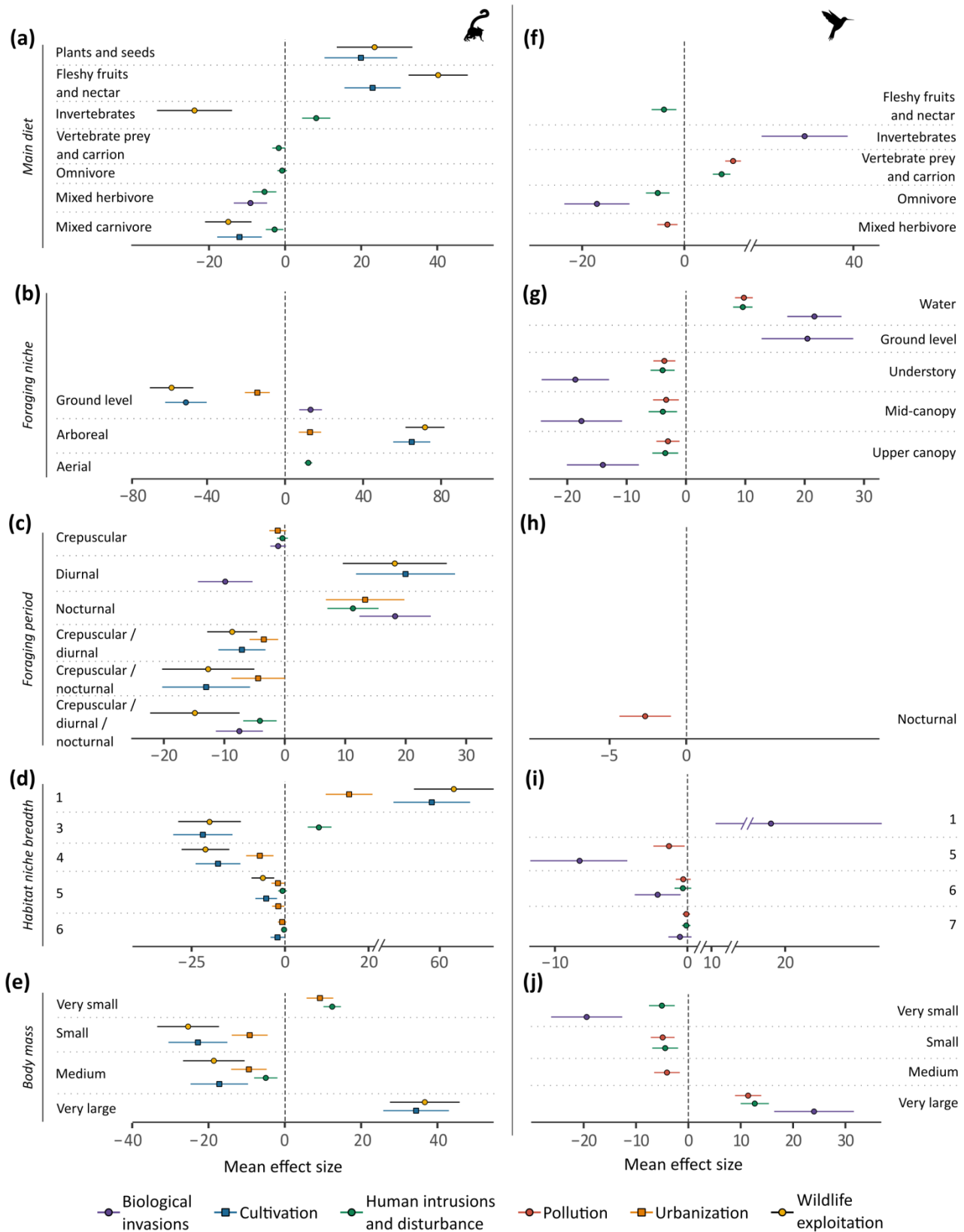


Figure 3. Mean effect sizes of null models for trait modalities of threatened birds and mammals (VU, EN, and CR species) affected by threats: (a, f) main diet; (b, g) foraging niche; (c, h) foraging period; (d, i) habitat niche breadth; and (e, j) body mass. Only trait modalities for threats associated with an observed functional richness that is significantly different than expected under the null hypothesis based on the global FE pool are shown. Also, trait modalities that are significantly more (mean effect size; $MES > 0$) or less ($MES < 0$) associated than expected by

chance with a threat are represented in the figure. Points represent the mean effect size and bars the standard deviation. See Tables S4 and S6-7 for further information.

Next, we focused on the threats associated with an observed FRic that were significantly different than expected under the null hypothesis (Table S4-5). In this sense, we paid attention to the distribution of trait modalities (Table S2) observed and expected by chance for these threats (Figure 3). Under the first null hypothesis, the different threats, distinguishable based on the amount of FRic of threatened species (i.e., associated with low, medium, or high FRic values), were not generally associated with a specific set of traits. However, we found that threats associated with habitat-modifying processes such as cultivation, human intrusions and disturbance, pollution, and urbanization are more associated with diet and/or habitat specialist species. We also found that these threats were associated with other specific species traits. For example, cultivation was more often associated than expected with threatened mammals that have arboreal foraging strategies, are diurnal, or are very large. Concerning human intrusions/disturbance, this threat was more associated with threatened birds that forage below the water surface or are very large. On the contrary, this threat was more often associated with threatened mammals that forage in the air, are nocturnal, or are very small. We also confirmed that processes directly affecting survival such as biological invasions and wildlife exploitation were both more often associated than expected with threatened species of large body mass, except for mammals affected by biological invasions. Both threats were also more associated than expected by chance with diet and habitat-specialized species. Further, mammals that have arboreal foraging strategies or are diurnal were more associated with wildlife exploitation, while biological invasions were more associated than expected with species with ground or below water surface foraging strategies. Nevertheless, trait modalities significantly associated with a threat differed when the null model was controlled for species pools present in each biogeographic realm (Table S8).

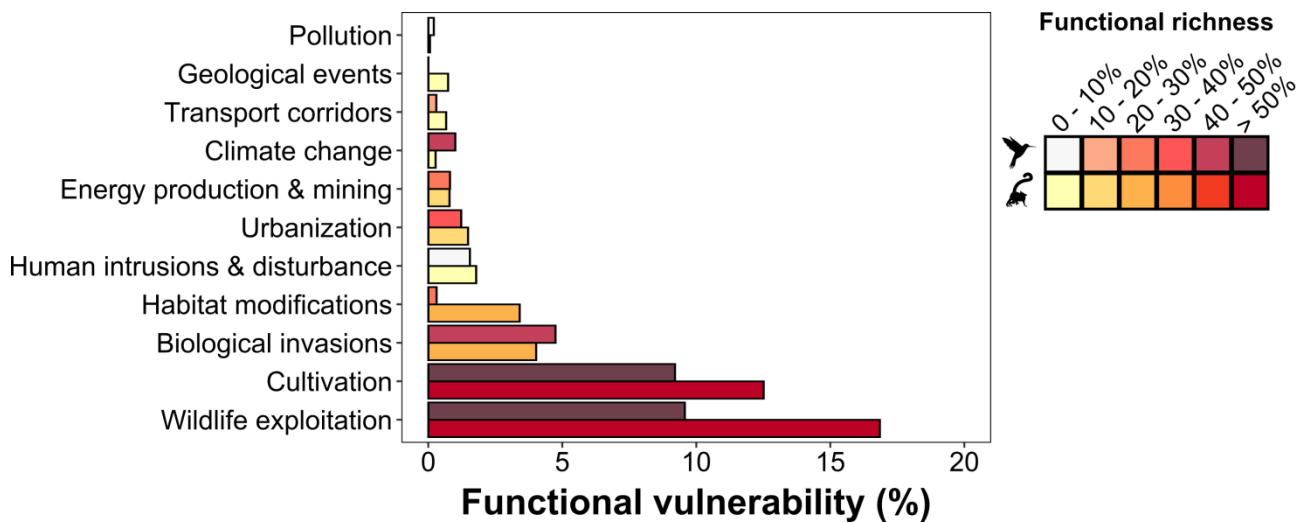
Functional vulnerability linked to threatened species loss due to each threat

Figure 4. Functional vulnerability of insular endemic mammals and birds to each threat. Functional vulnerability represents the percentage of functional richness (i.e., volume of functional space filled by species) that could potentially be lost as a result of the extinction of threatened species caused by each threat. The color gradient scale represents the proportion of functional richness supported by the threatened species compared to the functional richness of the global species pool; and the color transparency informs about taxa studied. Threats are ranked according to the cumulated values of functional vulnerability of birds and mammals.

Last, FV was positively correlated to the threatened FRic associated with each threat (Spearman's rank correlation, birds: $\rho = 0.83$, $p < 0.01$; mammals: $\rho = 0.85$, $p < 0.01$). The vulnerability of functional diversity due to the extinction of threatened species remains mostly very weak with birds and mammals, especially for threats that threaten small and medium amounts of FRic (Figure 4). Only cultivation and wildlife exploitation threats, which threaten a large amount of FRic, are also associated with a moderate FV of around 10%. Overall, FV associated with mammals was higher (mean \pm s.d., $3.8 \pm 5.5\%$) than that associated with birds ($2.6 \pm 3.5\%$). Finally, only cultivation for birds was characterized by a FV higher than expected by chance (Table S9).

Discussion

Here, we assess the functional and taxonomic diversity of bird and mammal species at risk of extinction due to threatening processes at a global scale. Previous global analyses focused only on threatened taxonomic diversity according to each threat, but here we explore both taxonomic and functional diversity for the first time. We find a disparity between FRic and TR of threatened species in relation to each threat, and particularly, a higher overall amount of FRic (~20%) compared to TR (~8%). Despite the similarities between FSpe and FOr across threats, three groups of threats can be identified based on the amount (small, medium, and high) of FRic of insular endemic species at risk of extinction. According to the identified threat groups, no specific associations between species traits and threats were identified, but complex patterns can be

highlighted between threat processes (i.e., habitat-modifying processes and threats directly affecting survival). Moreover, only cultivation and wildlife exploitation associated with a large amount of FRic of threatened species (>50%) show a moderate FV (~10%).

What is the functional diversity harbored by insular endemic species at risk of extinction due to each threat, and how is it related to the number of species?

Our investigation of how both taxonomic and functional diversity are affected by global changes (through eleven threats) revealed a positive relationship between FRic and TR but not at a 1:1 ratio. One-fifth of FRic is supported by birds and mammals at risk of extinction, which is greater than the proportion of TR (~8%). Three groups of threats could be identified based on the amount of FRic of threatened species associated with each threat. In the first group, we identified two major threats, cultivation and wildlife exploitation, in terms of the FRic (~53%), and to a lesser extent, TR (~23%) of the species at risk of extinction. We confirmed our hypothesis that these threats are also of major concern regarding functional diversity facets. Indeed, their role as major drivers of insular ecosystem losses has already been described (e.g., Kingsford et al., 2009), but not for both diversity levels. Moreover, for mammals, both threats targeted species with more clustered/similar trait values in the functional space than expected by chance, which could be attributable to several different processes. The second set of identified threats was composed of biological invasions, habitat modifications, and urbanization. Overall, these threats are associated with medium FRic (~30%) and always with a lower TR (~8%) of the insular endemic species at risk of extinction. Of these three threats, only habitat modifications were not more or less associated with species with extreme trait values in the functional space, indicating that this threat does not target specific species and associated traits. Thus, these threats should also be considered with particular attention in biodiversity assessments and conservation strategies. Last, energy production/mining, geological events, human intrusions/disturbance, pollution, and transport corridors are five threats associated with low and similar values of TR and FRic (<3.5%). Overall, these five threats can be considered to be relative minor drivers of insular ecosystem losses, owing to the very weak FRic and TR at risk of extinction. Climate change is also part of the second and third group of threats to birds and mammals, but it is expected to increase in the years to come (Urban, 2015). Although FRic of threatened species was disparate among threats, allowing three groups of threats to be identified, this was not the case with FSpe and FOri. Indeed, high FSpe and low FOri were observed regardless of the threat involved. This suggests that all threats are associated with specialized species (with extreme trait values), although this is redundant, because many species harbored similar traits or a close combination of them. Overall, our results illustrate that taxonomic and functional diversity

indices should be simultaneously studied to better prioritize threats and thus, the conservation of insular endemic biodiversity. Moreover, threat combinations rather than individual threats should be considered (Geary, Nimmo, Doherty, Ritchie, & Tulloch, 2019), as most islands face numerous simultaneous threats (Leclerc et al., 2018; see also Table S10).

Are threats associated with specific sets of ecological traits of insular endemic species at risk of extinction?

The association of threats with intrinsic species traits is an important factor to investigate. Understanding which traits make species more vulnerable to which set of threats is crucial from both a fundamental and applied perspective (González-Suárez et al., 2013), but this has remained largely underinvestigated to date (Chichorro, Juslén, & Cardoso, 2019). Here, we showed that some threats are associated with specific profiles of species, but this does not depend on the amount of FRic of threatened species in relation to each threat. For example, human intrusions/disturbance are more likely to threaten the largest birds and smallest mammals compared to the global pool of insular endemic species. As with the probability of being threatened, drivers of extinction are mostly associated with an extreme body size in vertebrates (Ripple et al., 2017). However, based on the two null models used here, we did not observe a distinctive pattern of association between threats and species traits as previously found. Indeed, previous studies identified that habitat-modifying processes affect small-size and ecologically specialized species, while threats directly affecting survival (e.g., overexploitation, invasive species) threaten larger species with small litters (González-Suárez et al., 2013; González-Suárez & Revilla, 2014). Indeed, our results showed more complex patterns. In our insular ecosystem study, threats directly affecting survival and reducing habitat availability were more associated with both habitat and diet-specialist species. We also found that foraging niche and foraging period were important species parameters for understanding the association between threats and species traits. Nevertheless, the choice of species pool (global vs biogeographical) used for the null models influences the modalities of species traits identified as significantly associated with a threat, because of differences in the number and variability of FEs at a global and realm scale. This result demands further investigations into the biogeographical distribution of functional diversity from the local to the realm scale, with the aim to take into account the nonrandom spatial distribution of threats and biodiversity (Hatfield, Orme, Tobias, & Banks-Leite, 2018). Indeed, the different threats affect portions of land in nonrandom spatial ways and interact with the distribution of biodiversity, which is spatially structured (Evans et al., 2011).

What would be the consequences on functional diversity in the event of the extinction of the threatened insular endemic species affected by each threat?

Here, FV associated with the different threats is globally weak, especially for threats associated with small and medium amounts of FRic of threatened species, which reveals a strong pattern of redundancy in FEs in insular biodiversity. Only cultivation and wildlife exploitation, which threaten a large amount of FRic, are associated with FV of around 10%. More particularly, they threaten between 8 and 20% of FEs that support functionally unique species at risk of extinction (Appendix S1). Thus, threatened species affected by these threats support extreme and unique functions, and are functionally irreplaceable (Mouillot, Bellwood, et al., 2013; Mouillot et al., 2014). The risk of losing a unique function that can decrease the breadth of functions has been shown to modulate the response of species assemblages to global changes (Mouillot et al., 2014). This is especially true given that ecological disturbances diminish the number of assemblages and homogenize them (i.e., species become functionally more similar) through the extinction of functionally unique species (e.g., Flynn et al., 2009; Bihn et al., 2010; Villéger et al., 2010; Buisson et al., 2013; Richardson et al., 2018). We explored vulnerability patterns at a global scale, although these may vary from one spatial unit to another (Toussaint et al., 2016). Further investigations should therefore be conducted to assess the vulnerability of the different insular regions, archipelagos, and islands to global changes. Also, based on the null model, only cultivation is more associated with threatened birds than expected by chance, indicating that this threat targets functionally unique species from the global species pool, independently of species richness. Attributing a cause to species extinction and endangerment is difficult, and further investigations on the identification of biodiversity threats are thus a prerequisite to better determine diversities (taxonomic and functional) and the potential consequences of extinction of insular endemic species in the face of global changes.

Caveats of the study

Regarding the present study, a few limitations should be acknowledged. We based our functional indices on five species traits: main diet, foraging niche, foraging period, habitat breadth, and body mass. The number of traits, their relevance, as well as the number of modalities were identified as important factors influencing functional diversity (Petchey & Gaston, 2006). For example, a crude categorization of trait modalities can potentially induce low FV owing to the high number of species in each FE, while a detailed categorization would lead to the opposite, that is, only a few species in each FE (Mouillot et al., 2014). However, sensitivity analyses showed that none of our traits drove the patterns of functional and taxonomic diversity associated with each threat. Moreover, the IUCN database has several shortcomings that may have influenced our findings.

Although various uncertainties relating to the evaluation process have been identified by the IUCN (i.e., natural variation, vagueness in the terms and definitions used, and measurement errors; see Akcakaya et al., 2000), other ecological factors such as rarity and endemism may interfere in the assessment process. Indeed, the application of the IUCN Red List criteria generally tends to overestimate extinction risks for most island endemics, which naturally have very small areas of occupancy and extents of occurrence, even if they are common within their range (Martín, 2009; Cardoso, Borges, Triantis, Ferrández, & Martín, 2011; Romeiras et al., 2016). Furthermore, the true level of extinction risk for data-deficient species can lead to some uncertainty (Bland, Collen, Orme, & Bielby, 2015). Here, data-deficient species were not considered threatened, as this can lead to an underestimation of the species considered at risk of extinction. Finally, the IUCN does not provide information on the scope of threats (where they occur across the species geographic range), which prevented us from conducting analysis at the island scale. For species occurring on more than one island, it is impossible to know whether the threatening process occurs on only one or several islands, which makes the analyses by island biased. Nevertheless, to date, the IUCN Red List is the most comprehensive assessment of species at risk of extinction worldwide (Lamoreux et al., 2003).

Conclusion

This study adds to our understanding of how global changes threaten functional and taxonomic diversity on islands, thus providing insights for conservation purposes. Specifically, we argue that cultivation and wildlife exploitation should be taken as the top priorities to preserve both taxonomic and functional diversity for both insular endemic birds and mammals. This is supported by our vulnerability analysis, which showed a lower redundancy harbored by species affected by these two threats compared to other species. Acting on both cultivation and wildlife exploitation is therefore particularly important, since they mostly co-occur and act interactively on biodiversity. Although with a lower priority, conservation plans should also focus on the other threats to preserve irreplaceable species in terms of the traits/functions that may disappear. Finally, future studies should pay special attention to threat associations in order to improve conservation strategies.

References

- Akcakaya, H. R., Ferson, S., Burgman, M. A., Keith, D. A., Mace, G. M., & Todd, C. R. (2000). Making consistent IUCN classifications under uncertainty. *Conservation Biology*, 14(4), 1001–1013.
- Albouy, C., Delattre, V. L., Mérigot, B., Meynard, C. N., & Leprieur, F. (2017). Multifaceted biodiversity hotspots of marine mammals for conservation priorities. *Diversity and Distributions*, 23(6), 615–626.

- Auguie, B. (2017). gridExtra: Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics. R package version 2.3. <https://cran.r-project.org/web/packages/gridExtra/index.html>.
- Bengtsson, H. (2017). matrixStats: Functions that Apply to Rows and Columns of Matrices (and to Vectors). R package version 0.52.2. <https://cran.rstudio.com/web/packages/matrixStats/index.html>.
- Bihn, J. H., Gebauer, G., & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3), 782–792.
- Bland, L. M., Collen, B., Orme, C. D. L., & Bielby, J. (2015). Predicting the conservation status of data-deficient species. *Conservation Biology*, 29(1), 250–259.
- Boyer, A. G., & Jetz, W. (2014). Extinctions and the loss of ecological function in island bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, 23(6), 679–688.
- Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., ... Davidson, A. D. (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(29), 7641–7646.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., & Laffaille, P. (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19(2), 387–400.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087.
- Cardoso, P., Borges, P. A. V., Triantis, K. A., Ferrández, M. A., & Martín, J. L. (2011). Adapting the IUCN Red List criteria for invertebrates. *Biological Conservation*, 144, 2432–2440.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., & Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(30), E6089–E6096.
- Chichorro, F., Juslén, A., & Cardoso, P. (2019). A review of the relation between species traits and extinction risk. *Biological Conservation*, 237, 220–229.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., & Mouquet, N. (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.
- Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(40), 11261–11265.
- Evans, M. C., Watson, J. E. ., Fuller, R. A., Venter, O., Bennett, S. C., Marsack, P. R., & Possingham, H. P. (2011). The spatial distribution of threats to species in Australia. *BioScience*, 61, 281–289.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10.
- Fattorini, S. (2017). Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. *Biogeography - The Journal of Integrative Biogeography*, 32, 47–75.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B. B., ... DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1), 22–33.
- Geary, W. L., Nimmo, D. G., Doherty, T. S., Ritchie, E. G., & Tulloch, A. I. T. (2019). Threat webs: Reframing the co- occurrence and interactions of threats to biodiversity. *Journal of Applied Ecology*.
- González-Suárez, M., Gómez, A., & Revilla, E. (2013). Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere*, 4(6), art76.
- González-Suárez, M., & Revilla, E. (2014). Generalized drivers in the mammalian endangerment process. *PLoS ONE*, 9(2), e90292.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857–871.
- Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R. B., Stahel, A., & Sterratt, D. C. (2015). geometry: Mesh Generation and Surface Tesselation. R package version 0.3-6. <https://cran.r-project.org/web/packages/geometry/index.html>
- Handbook of the Birds of the World and BirdLife International. (2016). Handbook of the Birds of the World and BirdLife International digital checklist of the birds of the world, version 9. Retrieved from <http://datazone.birdlife.org/species/taxonomy>
- Hatfield, J. H., Orme, C. D. L., Tobias, J. A., & Banks-Leite, C. (2018). Trait-based indicators of bird species sensitivity to habitat loss are effective within but not across data sets. *Ecological Applications*, 28(1), 28–34.
- Hevia, V., Martín-López, B., Palomo, S., García-Llorente, M., de Bello, F., & González, J. A. (2017). Trait-based

- approaches to analyze links between the drivers of change and ecosystem services: Synthesizing existing evidence and future challenges. *Ecology and Evolution*, 7(3), 831–844.
- Holt, B. G., Lessard, J.-P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., ... Rahbek, C. (2013). An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*, 339(6115), 74–78.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35.
- Hornik, K. (2005). A CLUE for CLUster Ensembles. *Journal of Statistical Software*, 14(12), 1–25.
- Iknayan, K. J., Tingley, M. W., Furnas, B. J., & Beissinger, S. R. (2014). Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(2), 97–106.
- IUCN. (2018). The IUCN Red List of Threatened Species, version 2018-2. <http://www.iucnredlist.org>.
- Kingsford, R. T., Watson, J. E. M., Lundquist, C. J., Venter, O., Hughes, L., Johnston, E. L., ... Wilson, K. A. (2009). Major conservation policy issues for biodiversity in Oceania. *Conservation Biology*, 23(4), 834–840.
- Lamoreux, J., Akçakaya, H. R., Bennun, L., Collar, N. J., Boitani, L., Brackett, D., ... Stuart, S. (2003). Value of the IUCN Red List. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5), 214–215.
- Leclerc, C., Courchamp, F., & Bellard, C. (2018). Insular threat associations within taxa worldwide. *Scientific Reports*, 8, 6393.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2017). cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.0.6. <https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728–740.
- Martín, J. L. (2009). Are the IUCN standard home-range thresholds for species a good indicator to prioritise conservation urgency in small islands? A case study in the Canary Islands (Spain). *Journal for Nature Conservation*, 17(2), 87–98.
- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. M. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536(7615), 143–145.
- May, R. M. (1990). Taxonomy as destiny. *Nature*, 347(6289), 129–130.
- McConkey, K. R., & Drake, D. R. (2015). Low redundancy in seed dispersal within an island frugivore community. *AoB Plants*, 7, plv088.
- McIntyre, P. B., Jones, L. E., Flecker, A. S., & Vanni, M. J. (2007). Fish extinctions alter nutrient recycling in tropical freshwaters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(11), 4461–4466.
- Meiri, S., & Chapple, D. G. (2016). Biases in the current knowledge of threat status in lizards, and bridging the 'assessment gap.' *Biological Conservation*, 204, 6–15.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., ... Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5), e1001569.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., ... Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13757–13762.
- Pacifici, M., Visconti, P., Butchart, S. H. M., Watson, J. E. M., Cassola, F. M., & Rondinini, C. (2017). Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Climate Change*, 7(3), 205–208.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–290.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., ... Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246752.
- Pollock, L. J., Thuiller, W., & Jetz, W. (2017). Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature*, 546(7656), 141–144.
- R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.r-project.org>.
- Richardson, L. E., Graham, N. A. J., Pratchett, M. S., Eurich, J. G., & Hoey, A. S. (2018). Mass coral bleaching causes

- biotic homogenization of reef fish assemblages. *Global Change Biology*, 24, 3117–3129.
- Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Hoffmann, M., Wirsing, A. J., & McCauley, D. J. (2017). Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(40), 10678–10683.
- Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M., & Brooks, T. M. (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(2), 71–76.
- Romeiras, M. M., Catarino, S., Filipe, A. F., Magalhães, M. F., Duarte, M. C., & Beja, P. (2016). Species conservation assessments in oceanic islands: the consequences of precautionary versus evidentiary attitudes. *Conservation Letters*, 9(4), 275–280.
- Salafsky, N., Salzer, D., Stattersfield, A. J., Hilton-Taylor, C., Neugarten, R., Butchart, S. H. M., ... Wilkie, D. (2008). A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified Classifications of Threats and Actions. *Conservation Biology*, 22(4), 897–911.
- Şekercioğlu, C. H. (2010). Ecosystem functions and services. In P.R. Sodhi and N.S. & Ehrlich (Eds.), *Conservation biology for all* (pp. 45–72). Oxford: Oxford University Press.
- Sobral, F. L., Lees, A. C., & Cianciaruso, M. V. (2016). Introductions do not compensate for functional and phylogenetic losses following extinctions in insular bird assemblages. *Ecology Letters*, 19(9), 1091–1100.
- Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., & Villéger, S. (2016). Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports*, 6(1), 22125.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., & Williams, P. H. (1991). What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55(3), 235–254.
- Villéger, S. (2017). Computing Functional Diversity Indices. Retrieved February 12, 2018, from <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Warnes, G. R., Bolker, B., & Lumley, T. (2015). *gtools: Various R Programming Tools*. R package version 3.5.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/gtools/index.html>
- Whittaker, R. J., Rigal, F., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Terzopoulou, S., Casanoves, F., ... Triantis, K. A. (2014). Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13709–113714.
- Wickham, H. (2009). *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer.
- Wickham, H. (2017). *stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations*. R package version 1.2.0. <https://cran.r-project.org/web/packages/stringr/index.html>
- Wickham, H., Francois, R., Henry, L., & Müller, K. (2017). *dplyr: A grammar of data manipulation*. R package version 0.7.4. <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/index.html>
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M., & Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027–2027.
- Wong, P. P., Marone, E., Lana, P., Fortes, M., Moro, D., Agard, J., ... Mulongoy, K. J. (2005). Island systems. In R. M. Hassan, R. Scholes, & N. Ash (Eds.), *Ecosystems and human well-being: Current state and trends* (pp. 663–680). Washington, D.C.: Island Press.

Acknowledgements

We are thankful to Franck Courchamp for his valuable comments. We also gratefully acknowledge Janet Scott of the IUCN Red List Unit for sending us the assessment database. Many thanks to Victoria Grace for her corrections of the English. This work was supported by grants from the ANR (14-CE02-0021-01) and the Fondation BNP Paribas (INVACOST). We thank the assistant

editor and the two anonymous reviewers whose comments have contributed to improving the previous version of this manuscript.

Author Contributions and Competing Interests

CL and CB conceived the idea for this manuscript with input of SV. CL collected the data and performed the analysis with help from SV. CL wrote the first draft and all authors contributed to writing. The authors declare no conflict of interest.

II.4 Synthèse : résultats clés et portée

La première partie de ce chapitre (section II.2) avait pour objectif de déterminer les principales menaces pesant sur les écosystèmes insulaires ainsi que leurs variations spatiales et taxonomiques au travers de plus de 4 000 espèces de vertébrés, invertébrés et plantes. Nos résultats soulignent des menaces majeures réparties de manière hétérogène au sein des groupes taxonomiques et des régions insulaires. Plus particulièrement, la surexploitation, l'agri/aqua-culture et les invasions biologiques, sont les trois facteurs (seuls ou en association) les plus importants de l'extinction et du déclin des espèces, ce qui a été montré pour la première fois dans le contexte insulaire. Nous avons relevé des variations taxonomiques majeures. La surexploitation et l'agri/aqua-culture sont largement associées au déclin des plantes menacées et des vertébrés terrestres (>20%), alors que les invasions biologiques menacent principalement les invertébrés (24.9%) et les poissons d'eau douce (27.1%), ce qui n'avait pas été mis en évidence par les études à l'échelle continentale. D'un point de vue spatial, la biodiversité des îles de l'océan Indien et près des côtes asiatiques est principalement menacée par la surexploitation et l'agri/aqua-culture, comparé aux régions insulaires du Pacifique et de l'Atlantique qui sont majoritairement sujettes aux invasions biologiques. Cette disparité spatiale est un résultat remarquable qui n'avait pas non plus été mis en évidence jusqu'alors.

La seconde partie de ce chapitre (section II.3) avait quant à elle pour objectif d'examiner l'incidence des menaces sur la biodiversité endémique insulaire et plus particulièrement sur la composante fonctionnelle. Nos résultats ont montré, pour la première fois, qu'alors qu'en moyenne seulement 8% des espèces endémiques insulaires menacées d'extinction sont affectées par les changements globaux, 21% de leur richesse fonctionnelle est quant à elle menacée. Nos résultats montrent également que l'agri/aqua-culture et la surexploitation sont les menaces les plus importantes à la fois pour la diversité taxonomique et fonctionnelle des oiseaux et mammifères endémiques insulaires. Chacune de ces deux menaces pourraient en moyenne entraîner la perte d'au moins 10% de diversité fonctionnelle, car elles affectent des espèces menacées supportant des fonctions uniques et extrêmes. Enfin, nous avons également trouvé des associations spécifiques entre traits d'espèces et menaces. Cependant, nous n'avons observé aucun patron distinct d'association pour les menaces impactant la survie (telle que la surexploitation) et les menaces impactant la disponibilité d'habitat (telle que l'agri/aqua-culture).

Ces deux études ont permis d'identifier la surexploitation et l'agri/aqua-culture comme menace majeure à la biodiversité endémique insulaire. Elles soulignent également l'importance de considérer un ensemble de menaces et de facettes de diversité pour mieux comprendre les patrons des changements globaux sur la biodiversité et également pour aider à l'élaboration de politiques et de mesures de conservation efficaces. Alors que les sections de ce chapitre présentent des analyses

de la diversité menacée majoritairement à l'échelle des menaces, il est également important d'analyser la biodiversité endémique insulaire à l'échelle des régions insulaires dans une perspective de conservation en combinant à la fois les informations des menaces et les différentes mesures de diversité. C'est ce que propose le chapitre suivant.

CHAPITRE III

PERSPECTIVES DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ ENDÉMIQUE INSULAIRE FACE AUX CHANGEMENTS GLOBAUX



III.1 Résumé introductif : contexte et objectifs

Le principal objectif de la conservation est de conserver autant que possible la diversité biologique (Pressey *et al.*, 2007). Cependant, les programmes et les priorités de conservation ont été largement basés sur la diversité taxonomique, par exemple en identifiant des zones névralgiques de la richesse en espèces menacées ou endémiques (Margules & Pressey, 2000 ; Mace *et al.*, 2006). De telles approches supposent implicitement que l'extinction ou le déclin d'une espèce ou d'une autre est équivalent alors que les espèces diffèrent phylogénétiquement et fonctionnellement. Ainsi dans le cadre de la première partie de ce chapitre (section III.2), les objectifs étaient (i) d'identifier les régions d'intérêt pour des perspectives de conservation en se basant sur les mammifères insulaires endémiques menacés d'extinction au travers des trois facettes de la diversité (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique), et (ii) de mettre en relation avec le niveau de protection via les aires protégées et les menaces les affectant. Pour cela, des modèles statistiques ont été appliqués entre la superficie insulaire et la diversité abritée au sein de 19 régions afin d'identifier celles ayant des diversités plus ou moins élevées que prévu compte tenu de leur superficie. Ce travail a permis de questionner sur l'apport des différentes facettes de diversité dans un contexte de priorités de conservation face aux changements globaux, et a ainsi mis en évidence des régions insulaires d'intérêt en terme de diversité corrigée par la superficie, tout en tenant compte de plusieurs dimensions de la biodiversité ainsi que de niveau de protection et de menaces. Par ailleurs, bien que les facteurs de perte de biodiversité soient multiples (Maxwell *et al.*, 2016), plusieurs axes de recherche suggèrent que le changement climatique pourrait devenir une cause d'extinction majeure (Pereira *et al.*, 2010 ; Bellard *et al.*, 2012 ; Urban, 2015). Cela est particulièrement vrai pour les îles qui hébergent des espèces aux caractéristiques singulières qui les rendent particulièrement vulnérables à cette menace. Ainsi, la seconde partie de ce chapitre (section III.3) propose une analyse de la vulnérabilité future des îles et de la biodiversité de mammifères endémiques face au changement climatique à venir afin (i) d'identifier les îles et les archipels les plus vulnérables. Pour cela, 873 espèces de mammifères endémiques réparties dans 340 îles ont été considérées. La vulnérabilité au changement climatique des îles et de leur biodiversité associée a été décrite à l'aide des composantes d'exposition, de sensibilité et de capacité adaptative, et a été évaluée en combinant et en adaptant des méthodes d'évaluation quantitatives de la vulnérabilité et basées sur des traits. Globalement, ce travail a permis de montrer que la vulnérabilité au changement climatique n'est pas homogène entre les îles et leur biodiversité associée, en raison des différentes composantes et variables de la vulnérabilité.

III.2 Multiples dimensions de la diversité insulaire, niveau de protection et menaces

Leclerc, C., Magneville, C. & Bellard, C. (In preparation), Multidimensional diversity approach to explore endemic mammal priorities on insular regions.

Islands are one of the most threatened worldwide biotas, and some insular regions based on their taxonomic diversity have been identified as key areas of conservation. Recent systematic conservation plannings have advocated for the use of multiple biodiversity facets to protect unique evolutionary and functional processes. Here, we identified and compared priority areas for insular endemic biodiversity representativeness and conservation across three key dimensions of biodiversity (taxonomic, functional and phylogenetic), as well as their protection level and threats affecting them. We applied diversity–area relationships to control for the effect of area on the diversity of each facet, for 19 insular regions harboring endemic insular mammals. Our approach highlighted three priority areas for endemic mammalian conservation (*Madagascar and the Indian Ocean Islands, Mesoamerica and Galápagos Islands and Wallacea*), which have a low protected areas cover though higher diversity than expected for the three facets. We also showed that by disentangling facets of diversity mammalian at risk of extinction, the relative importance of threats may vary. Indeed, while primary threats, such as *cultivation* and *wildlife exploitation* had similar relative importance among the three facets of diversity, this was not the case for other secondary threats as *habitat modifications*. These findings reinforce the importance of investigating the multiple diversity facets in a conservation concern and to link with conservation actions and threats.

Introduction

The Earth is facing an unprecedented biodiversity loss, characterized by multiple population declines that can lead to the extirpation and extinction of species. Current records showed that more than 8,850 vertebrate species are decreasing in population size and range (Ceballos et al. 2017), and that 390 vertebrates already disappear in the last 500 years (Ceballos et al. 2010). The predicted extinction rates even exceed natural average background rates, being unprecedented in human history and leading to a potential sixth wave of extinctions (Barnosky et al. 2011). The main drivers of biodiversity loss are multiple, including agricultural expansion, overexploitation and introduction

of invasive alien species (Maxwell et al. 2016). The consequences of biodiversity decline may lead to irreversible impacts on the tree of life (Davis et al. 2018) but also on ecosystem stability and services that depend on the presence and abundance of organisms with particular traits (Díaz et al. 2006). Thus, to prevent extinctions and enable the recovery of declining population, it is important to develop relevant conservation actions (Akçakaya et al. 2018).

To date, systematic conservation planning are usually conducted on a site basis to protect areas containing an exceptional concentration of biodiversity, measured by species richness, species endemism, or by number of threatened species (Margules and Pressey 2000). This approach puts taxonomic diversity at the first front to decide conservation priorities. However, by focusing only on taxonomic diversity, this assumes that all species are equivalent entities, while they are a product of complex ecological and evolutionary processes that make each of them particularly unique (May 1990; Vane-Wright et al. 1991; Faith 1992; Iknayan et al. 2014). Therefore, selecting regions based only on species richness may not be the best conservation strategy because it does not capture other facets of diversity such as functional or phylogenetic diversities (Faith 1992; Díaz et al. 2007; Mazel et al. 2014) and could lead to prioritize areas with similar assemblage composition at the cost of protecting unique assemblages (Kukkala and Moilanen 2013; Brown et al. 2015). Indeed, phylogenetic diversity represents the diversity in species genetic composition and evolutionary history (Vane-Wright et al. 1991; Faith 1992). Losing phylogenetic diversity may lead to reduce the ability of communities to address environmental changes because of reduced genetic diversity and evolutionary potential (Purvis et al. 2005). If such diversity is not considered, it decreases the possibility to have the right feature at hand in a future changed environment (Forest et al. 2007). On the other hand, functional diversity reflects how value and range of organism traits influence their performance and thus ecosystem functioning (Hooper *et al.*, 2005; Violle *et al.*, 2007). Biotic communities harboring a decrease of functional diversity may access less resources that can lead to a lower community productivity, ecosystem stability and ecosystem service (Oliver et al., 2015). Thus, considering this diversity allows us to relate to how species partition niches, how productive communities are, and how resilient they are to changes in the environment (Song et al., 2014; Zupping-Dingley et al., 2014; Cadotte et al., 2011). Therefore, each diversity facet offers valuable information, and are all important to consider in order to maximize diversity in the context of complementary reserve selection (Rodrigues and Gaston 2002; Rodrigues et al. 2011; Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017). Moreover, the different diversity facets are not necessarily good surrogates for each other (Devictor et al. 2010; Mazel et al. 2014). Indeed, while several studies have evidenced spatial congruence between each diversity facet (Rodrigues and Gaston 2002; Sechrest et al. 2002), some others have not (Devictor et al. 2010; Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017).

Therefore, taxonomic, phylogenetic, and functional diversities could not be easily inferred from another facet and yet may bring important properties to protect and conserve biological communities and ecosystems. Consequently, conservation strategies need to rely on the three facets to fully represent biodiversity.

An interesting biota for conservation biology is islands as they contribute to global biodiversity disproportionately to their land area. Indeed, even if they only represent 5% of the Earth surface, insular ecosystems represent more than 20% of all known plant and vertebrate species (Kier et al. 2009). Also, island ecosystems harbor a high level of uniqueness due to the presence of many endemic species (Whittaker and Fernandez-Palacios 2007) that are particularly vulnerable to extinction as many of them have a narrow geographical range, few populations remaining, small population size and little genetic variability (Işik 2011). In fact, 60% of mammals extinctions lead by humans activities took place on islands as well as 81% of birds extinctions (Whittaker and Fernandez-Palacios 2007). As many island species are extremely restricted in space and highly threatened by global changes, more so than continental species (Kueffer et al. 2010), urgent protection is required (Calado et al. 2014). One of the conservation tool for slowing the loss of biological diversity is protected areas (Dudley and Parish 2006), and it may have variable coverage within islands such as French Polynesia (~2%) or Palau (~44%) (Protected Planet 2019). However, both protected areas selection and set-up are mostly based on taxonomic diversity (Andreone 2003), thus failing to represent the three facets of diversity (Pollock et al. 2017) though islands are evolutionarily unique biotas (Kier et al. 2009). It is thus urgently needed to better assessing current threatened insular biodiversity through different facets and determining their level of protection and threats.

Here, we investigated areas of high insular endemic mammal representativeness through the taxonomic, functional and phylogenetic diversities. Particularly, we used diversity–area relationships for 19 insular regions (i.e., 1,536 islands) to account for expected area effects on the different diversity facets, which is of particular importance for conservation. We focused our study on endemic insular mammal biodiversity (n=961) because among all clades, mammals are particularly jeopardized by global changes (Ceballos et al. 2015) and a consequent amount of data (phylogeny and species traits) is available on this taxa. Thereby, we aimed to focus on the following questions: (i) What are the regions with high endemic insular mammals representativeness at risk of extinction across the three diversity facets?, (ii) Are insular regions harboring the highest threatened diversity the ones with the highest level of protection?, and (iii) Does the relative importance of threats differ according to the three facets of endemic insular mammal diversity?. By taking into

account the different facets of diversity as well as protection level and threats information, this study puts into perspective relevant conservation priorities of insular regions.

Materials and Methods

1. Occurrence data

We extracted occurrence data of insular mammals from polygon ranges of the IUCN Red List (IUCN 2018). Among all species occurring on islands, only insular endemic species were considered because of their key interest for conservation (Fattorini 2017). A total of 961 mammal endemic species distributed among 1,536 islands worldwide from 19 insular regions (based on hotspots biodiversity delimitation, CEPF 2019) were considered (Figure SI1; Table SI1). Among them, 380 mammals were identified as threatened (*i.e.*, vulnerable, endangered, and critically endangered) by the IUCN Red List (Table SI1). The IUCN Red List assessed the conservation status of species worldwide through a series of criteria such as population sizes and trends, geographic distribution, species' ecology and habitat preferences (Rodrigues et al. 2006). Evaluation of species extinction risks has been done exhaustively for mammals (Meiri and Chapple 2016).

2. Biodiversity indices

Taxonomic diversity (TD). To assess taxonomic diversity localized in each insular region, species richness was measured, that is the number of threatened species per region. In order to compare insular regions, species richness has been divided by the total number of species in the dataset (n=961; Figure SI2).

Phylogenetic diversity (PD). To assess phylogenetic diversity of threatened species from each insular region, we relied on the Faith index that is the sum of branch length of the studied species pool (Faith, 1992; Figure SI2). More precisely, considering a cladogram grouping a set of N mammal species, the minimum spanning path for a species subset is made by the smallest assemblage of branches such that if two members of the subset are considered, a path along the cladogram can be found that only uses branches of the assemblage. The Faith index of the subset is then defined as “the sum of the lengths of all those branches that are members of the corresponding minimum spanning path” (Faith 1992). We relied on the PHYLACINE 1.2 complete phylogeny (Faurby et al. 2018) to compute phylogenetic diversity. This phylogeny is based on a construction approach relying on morphological and genetic data and contains 1,000 trees, which intends to recover uncertainties in topology and branch lengths. Phylogenetic trees were pruned to restrict

them to the 961 species of the global pool. To assess Faith index, $pd()$ function of the *picante* package was used (Kembel et al. 2010). For each one of the 1,000 phylogenetic trees, the phylogenetic diversity of threatened species from the insular region studied was divided by the overall phylogenetic diversity of the 961 species in order to compare the results at the global scale. Finally, the mean of these ratios for each species pool of insular regions was computed.

Functional diversity (FD). Functional diversity reflects “the value and range of those species and organismal traits that influence ecosystem functioning” (Tilman 2001) and it can be seen as a representation of how organisms are distributed in a multidimensional niche space defined by traits (Villéger et al. 2008). Here, the measure of functional diversity of threatened species from each insular region relied on the measure of functional richness (FRic). This index reflects the proportion of occupied space by the studied pool of threatened species compared to the volume occupied by the global species pool (n=961) (Villéger et al., 2008; Figure SI2). Based on scripts developed by Villéger (2017), we computed FRic index using a matrix of species’ presence and absence information among insular regions and a matrix of species’ traits information. Concerning species’ traits, five traits were used: body mass, habitat niche breadth, foraging niche, foraging period and dominant diet (for more details about the variables, see Leclerc et al., minor revisions). Because all traits were coded using categories, species were then gathered into 254 functional entities (FE: groups of species that shared the same trait values) that hosted between 1 and 42 species with similar traits values. For instance, four species were gathered in an FE characterized by a nocturnal foraging period, an arboreal foraging niche, a habitat niche breadth of two, plant and seed based dominant diet and a large body mass. Once FEs were determined, we computed the pairwise functional distances between each FE of species using the Gower dissimilarity index (Gower 1971), which gives the same weight to each variable. Then, based on the distance matrix, a functional space of four dimensions was build thanks to PCoA method. This functional space has a good representation of the initial distance for all pair of FEs (error rate between initial and final functional distances is about 10%; Maire et al., 2015) while being able to calculate FRic values for a large number of insular regions (n=15). Indeed, due to mathematical constraints in computing convex hulls in the four-dimensional space, FRic was not computed for insular regions harboring threatened species that are represented by less than five FEs (*i.e.*, *Bering and East Siberian Sea Islands*, *California Islands*, *Polynesia-Micronesia*, and *Taiwan*).

3. Diversity Area Relationships

In order to identify regions with high threatened insular endemic mammalian diversity, we used the Diversity-Area Relationship approach (DAR) (see Mazel *et al.* 2014 for an example of

application). DAR approach describes the relationship between the area of a habitat for example and the diversity, whether taxonomic, phylogenetic, or functional, found within that area. A such approach account for expected area effects on diversity and can be used to identify key areas of conservation concern and provide a basis for setting priorities for allocating limited resources (Guilhaumon et al. 2008). Thus, by applying DAR approach, we want to identify regions that have a higher diversity than expected because of the area, in order to identify insular conservation priorities.

Before applying the DAR approach, diversity data for each of the three facets has been standardized by dividing each observed value by the maximal value of diversity. Diversity values therefore range between 0 and 1, which makes it possible to compare the scaling of the different diversity facets with area of insular regions. We also calculated the area of each insular region as the sum of the area of the islands where species occurred in a given region based on data of Weigelt et al. (2013).

Most of the DAR studies are using a power model to fit data of diversity and area (Matthews et al. 2019). However, the power model is not always the best model and other models have been reported by studies to provide better fit (Matthews et al. 2019). Therefore, 20 DAR models, described in the literature and using linear and non-linear regressions, were tested on our data by using the *sars* package (Matthews et al. 2019). DAR models are selected based on residual normality and heterogeneity tests, and any model that fails the tests is not considered. Thus, two models were selected for taxonomic diversity (*Extended Power 1* and *Weibull-4*), 12 models were selected for phylogenetic diversity (*Extended Power 1*, *Extended Power 2*, *Kobayashi*, *Linear*, *Logarithmic*, *Morgan-Mercer-Flodin*, *Persistence Function 2*, *Power*, *Power Rosenzweig*, *Rational*, *Weibull 3*, *Weibull 4*) and 12 models were selected for functional diversity (*Extended Power 1*, *Extended Power 2*, *Linear*, *Logarithmic*, *Monod*, *Morgan-Mercer-Flodin*, *Negative Exponential*, *Power*, *Power Rosenzweig*, *Rational*, *Weibull 3*, *Weibull 4*). Then, a multimodel-averaged DAR curve, that is a linear combination of the individual models weighted by the Akaike information criterion (AIC), was computed for each diversity facet. Finally, from the multimodel-averaged DAR for taxonomic, phylogenetic, and functional diversities, residuals were calculated between observed and predicted diversity values of each insular region. A positive residual for a given insular region means that observed threatened diversity is higher than expected given its area. Thus, an exceptionally threatened-species-rich insular region is interesting to maximize conservation of diversity of life to ensure the survival of as many species as possible, according to the continuing rapid loss of biological diversity and the limited funding. On the contrary, a negative residual for a given insular region means that observed threatened diversity is lower than expected given its area.

Then, insular regions were ranked according to their residual values to identify hotspots (regions with the highest residual values) and coldspots (regions with the lowest residual values) (Mazel et al. 2014). At last, four hotspots/coldspots lists were obtained: one for each facet of biodiversity and a final one, which provides information across the different facets of diversity by summing up the ranking for each region based on the different facets.

4. Threats and protection level

To account for threats affecting endemic insular mammals at risk of extinction, we used the list provides by the IUCN of direct threats which are proximate human activities or processes impacting the status of the taxa being assessed (Salafsky et al. 2008). This framework classified eleven threat categories: *biological invasions*, *climate change*, *cultivation*, *energy production/mining*, *geological events*, *habitat modifications*, *human intrusions/disturbance*, *pollution*, *transport corridors*, *urbanization*, and *wildlife exploitation* (Table S2 for definitions). Then, we calculated, for each region, the diversity of threatened species affected by each threat category through the three biodiversity indices previously described. Concerning the level of protection, the percentage of protected areas coverage among insular regions was assessed. Information on protected areas come from the WDPA (World Database on Protected Areas, available at <http://protectedplanet.net/>; see Supporting Information for more details). The correlations of threatened diversity and level of protection among insular regions were test using Spearman's rank correlation.

All analyses were performed with R software (version 3.3.1, R Development Core Team, 2008)

Results

Hotspot and coldspot regions of endemic insular mammals at risk of extinction across the three diversity facets

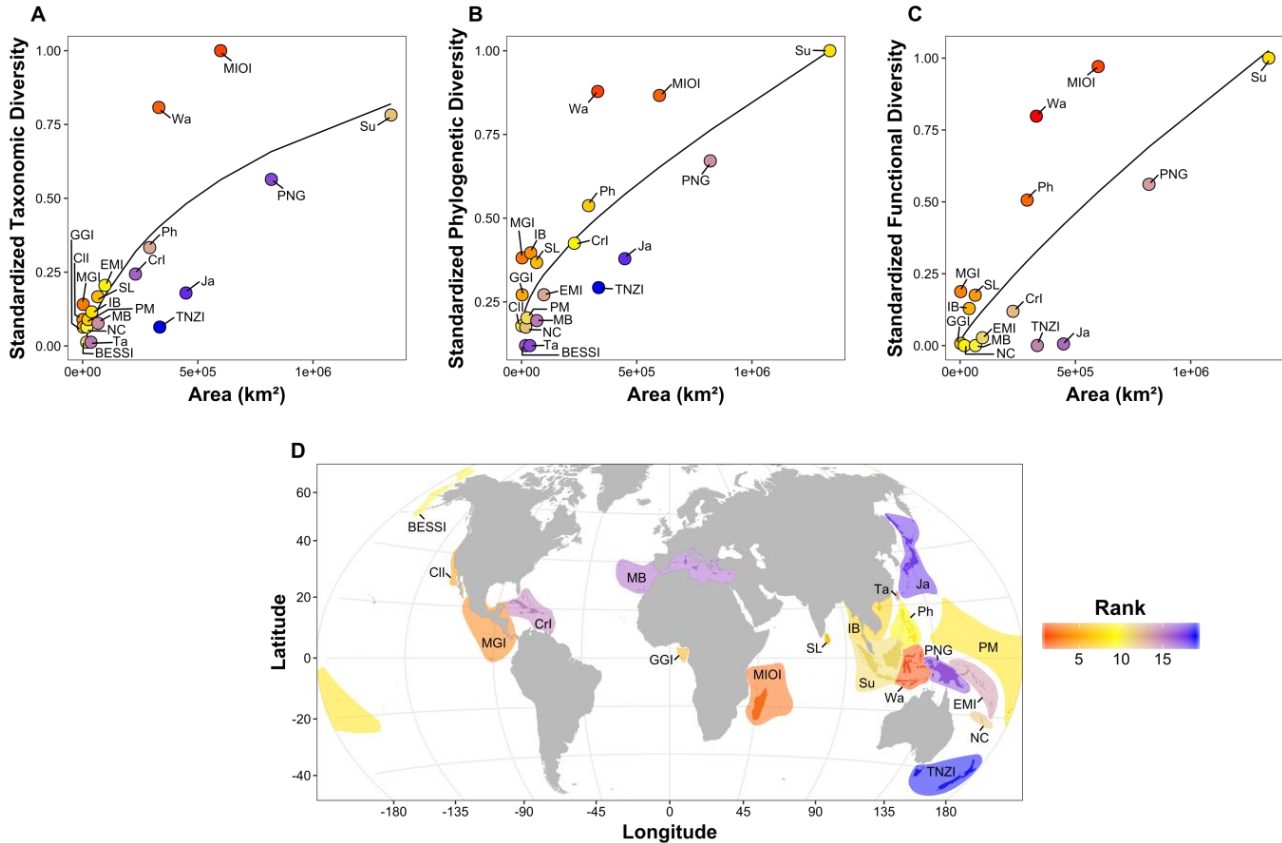


Figure 1: Threatened taxonomic, phylogenetic, and functional DAR, and map of threatened endemic insular diversity hotspots/coldspots. Diversity area relationship of (a) taxonomic, (b) phylogenetic, and (c) functional facets for insular regions. (d) Map of the insular regions ranks that consider the different diversity facets. Color gradient scale represents the ranking of insular regions based on (a) taxonomic diversity, (b) phylogenetic diversity, (c) functional diversity, and (d) that consider the different diversity facets. For the abbreviation of insular regions, see Table SII.

Both taxonomic diversity area relationship (Figure 1a) as well as phylogenetic diversity area relationship (Figure 1b) had a convex up shape while functional diversity area relationship had a linear tendency (Figure 1c). Our analysis revealed that ten, seven, and six insular regions out of 19 are characterized by positive residuals based on TD, PD and FD, respectively. Among insular regions showing positive residuals, only five were congruent between each diversity facet: *Indo-Burma*, *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, *Mesoamerica and Galápagos Islands*, *Sri Lanka*, *Wallacea*. Indeed, four insular regions (*New Caledonia*, *East Melanesian Islands*, *Polynesia-Micronesia*, *California Islands*) had positive residuals based on TD, but not on PD and FD. In the same way, *Gulf of Guinea Islands* is characterized by positive residuals based only on TD and PD, while *Philippines* are the sole insular regions to host positive residuals of PD and FD but not TD. We can also notice that *Sundaland* and *Papua New Guinea* were among the largest

regions in terms of area and also harboring high value of threatened diversity (when not standardized by area; Table SII). However, both regions are characterized by negative residuals based on the three diversity facets, and thus were not ranked as important hotspots of threatened mammals diversity (Figure 1). Finally, considering the three facets of diversity altogether (Figure 1d), the top-3 hotspots identified were *Wallacea*, *Madagascar and the Indian Ocean Islands* and *Mesoamerica and Galápagos Islands*. At the other end, the coldspots were *Tasmania and New Zealand Islands*, and *Japan*.

Threatened diversity of insular regions and level of protection

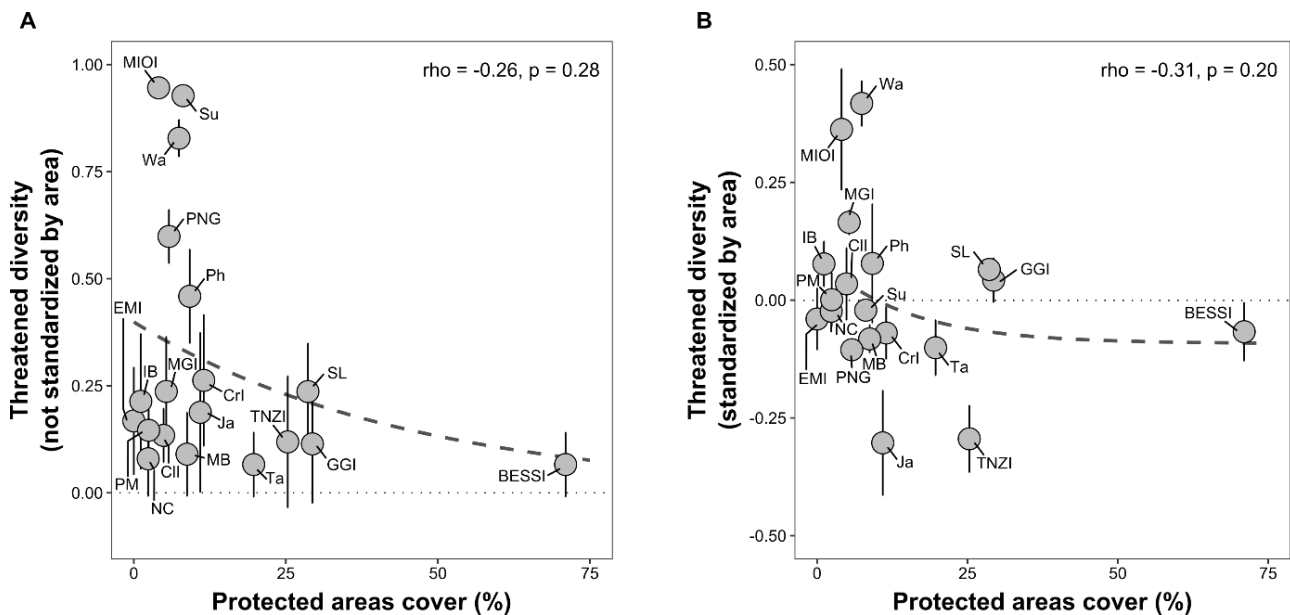


Figure 2: Relationship between threatened diversity and percentage of protected areas coverage harboring by insular regions. Threatened diversity of insular regions (standardized or not by area) is represented by the mean of different diversity facets (taxonomic, phylogenetic, and functional) and its associated standard deviation. Spearman correlation coefficients are shown, and the dashed gray line had been performed with a Nonlinear Least Squares method ($y \sim a * \exp(-S * x)$). For the abbreviation of insular regions, see Table SII.

Overall, the percentage of protected areas cover among insular regions was low (mean \pm s.d.: $10.5 \pm 9.5\%$). Only four insular regions had a protected areas cover higher than 25%: *Bering and East Siberian Sea Islands*, *Gulf of Guinea Islands*, *Sri Lanka*, and *Tasmania and New Zealand Islands* (Figure 2). Moreover, relationships between the threatened diversity of insular regions, either standardized or not by area, and their percentage of protected areas cover showed a negative tendency, though this trend is less marked for threatened diversity controlled by area (Figure 2). Particularly, *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, and *Wallacea*, which are regions harboring highest threatened diversity (standardized or not by area), had a protected areas cover less than 10%. In contrast, protected areas cover is higher for insular regions harboring lowest diversity

values. This is particularly the case of *Bering and East Siberian Sea Islands* that has a percentage cover of PAs of 71% and harbor low diversity values.

Threatened diversity of insular regions and threats

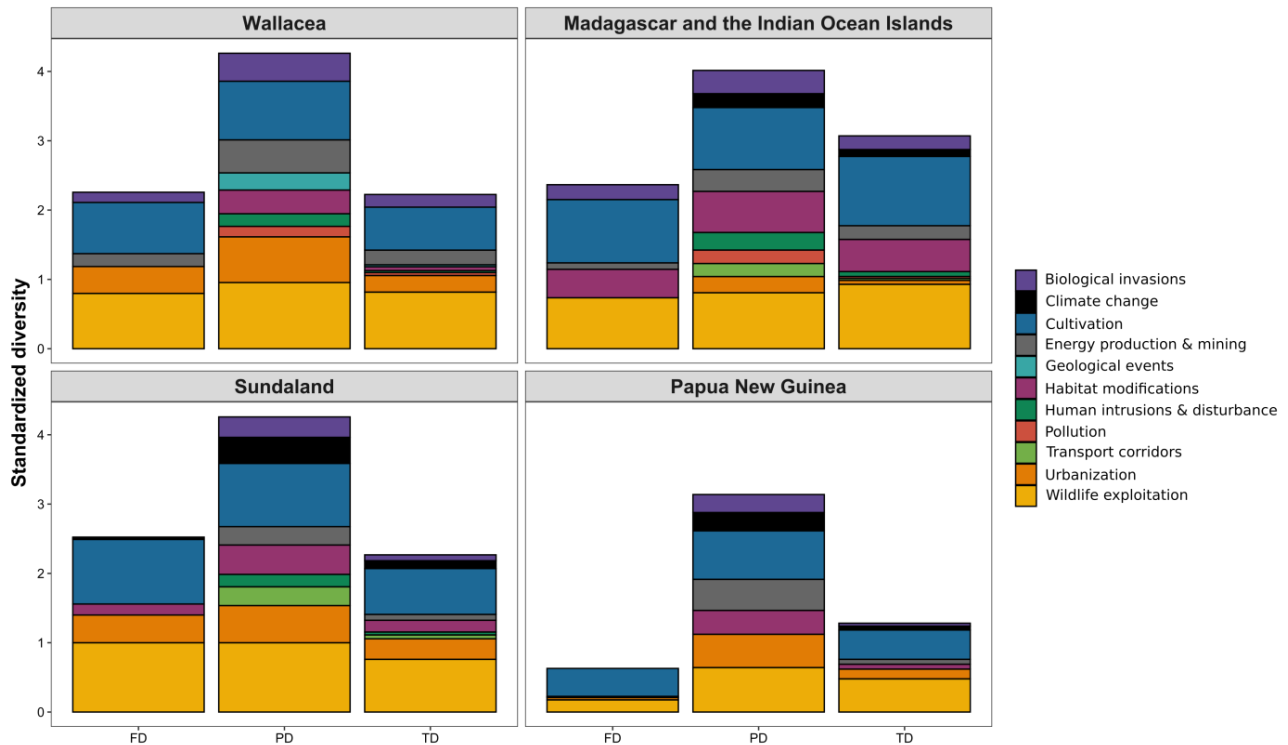


Figure 3: Diversity of endemic mammals at risk of extinction among insular regions affected by threats. FD: Functional diversity; PD: Phylogenetic diversity; TD: Taxonomic diversity. Only *Wallacea* and *Madagascar and the Indian Ocean Islands* (identified as priority hotspots considering the three facets of threatened diversity altogether) and *Sundaland* and *Papua New Guinea* (among the largest regions in terms of area and harboring important threatened diversity but not identified as priority hotspots) are only represented (see Figure SI3 for further information about all insular regions).

The relative importance, within insular regions, of diversity of endemic insular mammals at risk of extinction affected by a threat varies according to the facet of diversity (i.e. taxonomic, phylogenetic, functional; Figures 3 and SI3). For example, the importance of *cultivation* and *wildlife exploitation* were similar among the three diversity facets across *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, *Papua New Guinea*, *Sundaland*, and *Wallacea*. In contrast, within *Wallacea*, *Sundaland*, and *Papua New Guinea*, the importance of threatened diversity affected by *urbanization* is higher among phylogenetic facet compared to the one among functional and taxonomic diversity. This disparity of threat importance is even more noticeable for minor threats such as *pollution* or *energy production and mining* (Figure 3).

Discussion

What are the regions with high endemic insular mammals representativeness at risk of extinction across the three diversity facets?

Our investigation of priority regions for endemic insular mammals at risk of extinction revealed three hotspots that being similar for the three diversity facets. Indeed, *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, *Mesoamerica and Galápagos Islands* and *Wallacea* harbored an exceptionally threatened diversity. Our results reaffirm the importance of those regions for conservation programs that should pay a particular attention on them to ensure protecting highest their endemic mammal diversity, especially that such regions have already been depicted as priority areas based on taxonomic, phylogenetic and functional diversity of mammals (Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017). We also showed that two insular regions are considered as coldspots across the three diversity facets: *Japan*, *Tasmania and New Zealand Islands*. It was not surprising because none of these regions harbor an important species richness of mammals, either global or threatened (Ceballos and Ehrlich 2006; Jenkins et al. 2013), and recently this has been confirmed also for phylogenetic and functional diversity facets (Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017). However, we found that *Sundaland* and *Papua New Guinea* are relatively less important than other regions and should be not considered as priority hotspots based on the threatened endemic mammals diversity standardized by area, while those are among the largest regions in terms of area that harboring the highest number of threatened species. Our results differed from previous studies that identify these regions as priority areas based on multiple diversity of terrestrial mammals (Brum et al. 2017; Rosauer et al. 2017) but did not focus exclusively on endemic species. Moreover, while the other studies identified conservation priorities based on the biological value of sites having similar area surface (Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017), in our case, we focused on insular regions of different area surfaces and highlighted that *Sundaland* and *Papua New Guinea* harbored lower threatened diversity than expected given their area. Such differences about identification of priority sites having similar or different area surfaces, question about the spatial scale and method to identify important areas for diversity, even if none area identification approach alone can prevent mass extinction (Boyd et al. 2008). However, because insular regions with the biggest areas and harboring the highest diversity values were not necessary identified as hotspot, area did not seem to be a good predictor for a high endemic mammal diversity in some insular regions. It has already been depicted that even if area is an important determinant of diversity, it is not the only one, diversity can be also related to environmental and latitudinal conditions. For instance, Kalmar & Currie (2006) found that 87% of the global variation in non-marine bird species richness among islands worldwide was related to island size but also climate and island isolation. Moreover, the

spatial configuration of islands and archipelagos may also explain why the sole total area of islands is insufficient to predict diversity. So, further investigations about environmental variables to account are needed to determine diversity conservation priorities, even if in a conservation concern, maximizing biodiversity on a given surface to protect seems the best strategy.

Are insular regions harboring the highest threatened diversity the ones with the highest level of protection?

We showed that the percentage of protected areas coverage was overall low among insular regions (~10%) but was not equally distributed. Indeed, we found a negative relationship between the threatened diversity (either standardized or not by area) harboring by insular regions and their percentage of protected areas coverage. Thus, expanding protected areas may be needed to protect threatened endemic mammal diversity (taxonomic, phylogenetic, and functional) of identified priority areas such as *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, *Mesoamerica and Galápagos Islands* and *Wallacea* particularly when protected areas are among a cornerstone of conservation actions (Godet and Devictor 2018). The increase coverage of PAs is particularly needed as *cultivation* and *urbanization* are responsible for a large part of threatened diversity in those hotspots. However, insular regions identified as priorities may also vary with diversity facet, highlighting an absence of spatial congruency. Thus, to maximize the protection of phylogenetic diversity and thus offer options to adaptation in a changing environment, diversity of *Indo-Burma* should also be of high concern, and as well as mammal diversity in *Philippines* for functional diversity concern, which would preserve essential ecosystem functioning, especially that both region harbors as well a low protected areas cover. However, further investigations must be led to better evaluate spatial overlap at a local scale between protected areas and multifaceted diversity of endemic mammals at risk of extinction. Indeed, as historically reserves were not selected to protect multiple forms of diversity, it has been showed that currently worldwide protected areas network poorly represents the three facets of mammalian biodiversity (Pollock et al. 2017; Brum et al. 2017; Daru et al. 2019). For example, of the 4.6% of the area identifying as priority for conservation of mammal biodiversity across all facets only 1% is currently cover by protected areas (Brum et al. 2017). A slight expansion of protected areas could remedy the existing gaps in the coverage for each facet of diversity and can thus potentially protect more important range of species or phylogenetic or functional units (Pollock et al. 2017). Examining spatial protection of multifaceted diversity is of utmost importance especially that valuable areas of diversity can coincide with high human impacted areas, more than expected by chance (Gumbs et al. 2019). Even if protected areas are a solution to conserve biodiversity, they are not optimal and vary in the extent to which they can

contribute to preventing extinctions face global changes, and other conservation actions should be taken to avert species' declines (e.g., habitat restoration, control of invasive species or pathogens, limitation of human activities, Le Saout et al. 2013; Godet and Devictor 2018).

Does the relative importance of threats differ according to the three facets of endemic insular mammal diversity?

We found that *cultivation* and *wildlife exploitation* had similar relative importance among the three facets of endemic insular mammal diversity, while this was not the case for other secondary threats. For instance, among *Wallacea*, the importance of threatened diversity affected by *habitat modifications* is higher among phylogenetic facet compared to the other ones. Thus, in terms of conservation actions, enforcing protected areas for sites affected by *habitat modifications* would primarily protect the phylogenetic diversity represented by threatened mammals. In the same way, among *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, climate change would mainly affect phylogenetic diversity of threatened mammals that could lead to reduce the evolutionary potential of the species pools if some of them disappeared. Although protected areas can help species to follow/track their favorable climate, as part of the islands, this action could be limited because of physical barriers. Thus, to preserve the interesting species from an evolutionary point of view in the face of climate change, other actions should be considered such as potential translocations (Thomas 2011). These results highlighted differences of the relative importance of threats among the three mammal diversity facets that can lead conservation programs to focus on different threats depending on the diversity facet that it wants to conserve. Yet, better understanding and assessing anthropogenic threats through the different facets of diversity are of utmost importance given that ecological disturbances can have cascading homogenizing effects on the different facets of diversity through the extinction of species (Flynn et al. 2009; Sol et al. 2017; Nowakowski et al. 2018; Park and Razafindratsima 2019; Graham et al. 2019). However, further investigations are needed to determine the effectiveness of conservation actions against the different threats. After all, our results illustrate that multifaceted diversity should be simultaneously studied to better prioritize threats and so the conservation of endemic insular biodiversity even if a combined approach to threats should be considered rather than individual (Geary et al. 2019) as most islands are facing numerous threats (Leclerc et al. 2018).

Caveats of the study

Regarding the present study, some limitations need to be acknowledged. We identified priority insular regions for conservation taking into account only endemic insular mammal diversity

information. However, optimal identifying sites for conservation must take into account numerous potentially competing priorities ranging from biological but also to sociological to economic (Faith and Walker 2002; Bennett et al. 2014; Herrera 2017). Such an approach, which integrates multiple sources of information is particularly valuable, especially if it identifies high-priority sites that were undervalued when using species diversity-centric approaches. However, even if our analyses did not provide an optimal solution that would result in adequate protection of all forms of potentially competing priorities, it at least accounted for multiple biodiversity facets (Cadotte and Tucker 2018). In our study, one index was calculated per facet of diversity: *species richness* for taxonomic diversity, *Faith's index* for phylogenetic diversity and *functional richness* for functional diversity. However, it has been found that the magnitude of matches and mismatches along the three diversity facets depends on the index considered (Mazel et al. 2014; Daru et al. 2019). Moreover, Mason et al. (2005) argued that functional diversity cannot be measured with a single metric and proposed to measure three primary components of this diversity: richness (the amount of niche space filled by species of the assemblage), evenness (the evenness of abundance distribution in filled niche space) and divergence (the degree to which abundance distribution in niche space maximizes divergence in functional characters within the community). A similar framework to the functional diversity one has been established for phylogenetic diversity that is aiding comparisons between both diversities (Tucker et al. 2017). Thus, it would be interesting to conduct the analysis with several indices per diversity facet. Last, some shortcomings that may influence our findings can come from the data used. Although various uncertainties related to the evaluation process have been identified by the IUCN (i.e. natural variation, vagueness in the terms and definitions used, and measurements error; see Akcakaya et al., 2000), other ecological factors such as rarity and endemism may interfere in the assessment process. Indeed, extinction risks for most island endemics tend to be overestimated by the IUCN Red List criteria while such species are naturally common within their small areas of occupancy and extents of occurrence (Martín, 2009; Cardoso et al., 2011; Romeiras et al., 2016). Furthermore, another limitation come from to the handling of data-deficient species that represent around 15% of our dataset. Here, data-deficient species were not considered as threatened, which can lead to an underestimation of the species considered at risk of extinction, especially that is has been shown that 63.5% of the data-deficient species can be threatened with extinction (Bland et al. 2015).

Conclusion

Despite these limitations, our study allows to identify priorities of endemic insular biodiversity across several facets, as well as their level of protection and the threats that affect them. Specifically,

we have determined three key insular regions for conservation based on the three diversity facets of endemic mammals (taxonomic, phylogenetic and functional): *Madagascar and the Indian Ocean Islands*, *Mesoamerica and Galápagos Islands* and *Wallacea*, while they are not the insular regions with the biggest areas. As limited resources are allocated to conservation, protected smaller area will need less resources than protecting larger ones especially that these regions are poorly protected and are facing multiple threats. However, to get a global overview of the insular regions priorities, other taxonomic groups must be considered, as well as sociological and economic variables. Because most conservation planning are undertaken at a local scale (though biodiversity hotspots attract billions over the years; Myers et al. 2000; Myers 2003; Mittermeier et al. 2011), we call for further study of local spatial distribution of three diversity facets within insular regions to target areas of high diversity (taxonomic, phylogenetic, and functional) and see how it overlaps with protected areas network and anthropogenic threats.

References

- Akçakaya HR, Bennett EL, Brooks TM, et al (2018) Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species. *Conserv Biol* 32:1128–1138.
- Akçakaya HR, Ferson S, Burgman MA, et al (2000) Making consistent IUCN classifications under uncertainty. *Conserv Biol* 14:1001–1013.
- Andreone F (2003) Selection, categorisation, size and zoning in the World's protected areas. In: F. Gherardi, C. Corti & M. Gualtieri, *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford UK (ed) *Biodiversity Conservation and Habitat Management*.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, et al (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Bennett JR, Elliott G, Mellish B, et al (2014) Balancing phylogenetic diversity and species numbers in conservation prioritization, using a case study of threatened species in New Zealand. *Biol Conserv* 174:47–54.
- Bland LM, Collen B, Orme CDL, Bielby J (2015) Predicting the conservation status of data-deficient species. *Conserv Biol* 29:250–259.
- Boyd C, Brooks TM, Butchart SHM, et al (2008) Spatial scale and the conservation of threatened species. *Conserv Lett* 1:37–43.
- Brown CJ, Bode M, Venter O, et al (2015) Effective conservation requires clear objectives and prioritizing actions, not places or species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112:E4342.
- Brum FT, Graham CH, Costa GC, et al (2017) Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114:7641–7646.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J Appl Ecol* 48:1079–1087.
- Cadotte MW, Tucker CM (2018) Difficult decisions: Strategies for conservation prioritization when taxonomic, phylogenetic and functional diversity are not spatially congruent. *Biol Conserv* 225:128–133.
- Calado H, Fonseca C, Vergílio M, et al (2014) Small islands conservation and protected areas. *J Integr Coast Zo Manag Gestão Costeira Integr* 14:167–174.
- Cardoso P, Borges PAV, Triantis KA, et al (2011) Adapting the IUCN Red List criteria for invertebrates. *Biol Conserv* 144:2432–2440.
- Ceballos G, Ehrlich PR (2006) Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proc Natl Acad Sci* 103:19374–19379.

- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, et al (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1:e1400253.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114:E6089–E6096.
- Ceballos G, García A, Ehrlich PR (2010) The sixth extinction crisis loss of animal populations and species. *J Cosmol* 8:1821–1831
- CEPF (Critical Ecosystem Partnership Fund) (2019) Biodiversity hotspots defined. <https://www.cepf.net/our-work/biodiversity-hotspots/hotspots-defined>. Accessed 22 Aug 2019.
- Daru BH, le Roux PC, Gopalraj J, et al (2019) Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 28:757–766.
- Davis M, Faurby S, Svenning J-C (2018) Mammal diversity will take millions of years to recover from the current biodiversity crisis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:11262–11267.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, et al (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol Lett* 13:1030–1040.
- Díaz S, Fargione J, Chapin III FS, Tilman D (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol* 4:e277.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, et al (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:20684–20689.
- Dudley N, Parish J (2006) Closing the gap. Creating ecologically representative protected area systems: a guide to conducting the gap assessments of protected area systems for the Convention on Biological Diversity. Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol Conserv* 61:1–10.
- Faith DP, Walker PA (2002) The role of trade-offs in biodiversity conservation planning: Linking local management, regional planning and global conservation efforts. *J Biosci* 27:393–407.
- Fattorini S (2017) Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. *Biogeogr - J Integr Biogeogr* 32:47–75
- Faurby S, Davis M, Pedersen RØ, et al (2018) PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. *Ecology* 99:2626–2626.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, et al (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol Lett* 12:22–33.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, et al (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* 445:757–760.
- Geary WL, Nimmo DG, Doherty TS, et al (2019) Threat webs: Reframing the co-occurrence and interactions of threats to biodiversity. *J Appl Ecol*.
- Godet L, Devictor V (2018) What conservation does. *Trends Ecol Evol* 33:720–730.
- Gower JC (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27:857–871.
- Graham SI, Kinnaird MF, O'Brien TG, et al (2019) Effects of land-use change on community diversity and composition are highly variable among functional groups. *Ecol Appl* e01973.
- Guilhaumon F, Gimenez O, Gaston KJ, Mouillot D (2008) Taxonomic and regional uncertainty in species-area relationships and the identification of richness hotspots. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:15458–15463.
- Gumbs R, Gray CL, Böhm M, et al (2019) Global priorities for conservation of reptilian phylogenetic diversity in the face of human impacts. *bioRxiv*.
- Herrera JP (2017) Prioritizing protected areas in Madagascar for lemur diversity using a multidimensional perspective. *Biol Conserv* 207:1–8.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75:3–35.
- Iknayan KJ, Tingley MW, Furnas BJ, Beissinger SR (2014) Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends Ecol Evol* 29:97–106.
- Işik K (2011) Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turk J Botany* 35:411–417.
- IUCN (2018) The IUCN Red List of Threatened Species, version 2018-2 <http://www.iucnredlist.org>
- Jenkins CN, Pimm SL, Joppa LN (2013) Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:E2602-10.
- Kalmar A, Currie DJ (2006) A global model of island biogeography. *Glob Ecol Biogeogr* 15:72–81.

- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, et al (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463–1464.
- Kier G, Kreft H, Lee TM, et al (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:9322–9327.
- Kueffer C, Daehler CC, Torres-Santana CW, et al (2010) A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 12:145–161.
- Kukkala AS, Moilanen A (2013) Core concepts of spatial prioritisation in systematic conservation planning. *Biol Rev* 88:443–464.
- Le Saout S, Hoffmann M, Shi Y, et al (2013) Protected areas and effective biodiversity conservation. *Science* 342:803–805.
- Leclerc C, Courchamp F, Bellard C (2018) Insular threat associations within taxa worldwide. *Sci Rep* 8:6393.
- Leclerc C, Villéger S, Marino C, et al (minor revisions) Global changes threaten functional and taxonomic diversity of insular species worldwide. *Divers Distrib*.
- Maire E, Grenouillet G, Brosse S, Villéger S (2015) How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Glob Ecol Biogeogr* 24:728–740.
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405:243–253.
- Martín JL (2009) Are the IUCN standard home-range thresholds for species a good indicator to prioritise conservation urgency in small islands? A case study in the Canary Islands (Spain). *J Nat Conserv* 17:87–98.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112–118.
- Matthews TJ, Triantis KA, Whittaker RJ, Guilhaumon F (2019) sars: an R package for fitting, evaluating and comparing species–area relationship models. *Ecography* 42:1446–1455.
- Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JEM (2016) Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536:143–145.
- May RM (1990) Taxonomy as destiny. *Nature* 347:129–130.
- Mazel F, Guilhaumon F, Mouquet N, et al (2014) Multifaceted diversity-area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 23:836–847.
- Meiri S, Chapple DG (2016) Biases in the current knowledge of threat status in lizards, and bridging the ‘assessment gap.’ *Biol Conserv* 204:6–15.
- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, et al (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. In: *Biodiversity Hotspots*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 3–22.
- Myers N (2003) Biodiversity hotspots revisited. *Bioscience* 53:916–917.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nowakowski AJ, Frishkoff LO, Thompson ME, et al (2018) Phylogenetic homogenization of amphibian assemblages in human-altered habitats across the globe. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:E3454–E3462.
- Oliver TH, Isaac NJB, August TA, et al (2015) Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat Commun* 6:10122.
- Park DS, Razafindratsima OH (2019) Anthropogenic threats can have cascading homogenizing effects on the phylogenetic and functional diversity of tropical ecosystems. *Ecography* 42:148–161.
- Pollock LJ, Thuiller W, Jetz W (2017) Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature* 546:141–144.
- Protected Planet (2019) Protected area coverage per country/territory by UN Environment Regions. <https://www.protectedplanet.net/c/unep-regions>. Accessed 11 Oct 2019.
- Purvis A, Gittleman JL, Brooks T (eds) (2005) *Phylogeny and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biol Conserv* 105:103–111.
- Rodrigues ASL, Grenyer R, Baillie JEM, et al (2011) Complete, accurate, mammalian phylogenies aid conservation planning, but not much. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 366:2652–2660.
- Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, et al (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends Ecol Evol* 21:71–76.

- Romeiras MM, Catarino S, Filipe AF, et al (2016) Species conservation assessments in oceanic islands: the consequences of precautionary versus evidentiary attitudes. *Conserv Lett* 9:275–280.
- Rosauer DF, Pollock LJ, Linke S, Jetz W (2017) Phylogenetically informed spatial planning is required to conserve the mammalian tree of life. *Proc R Soc B Biol Sci* 284:20170627.
- Salafsky N, Salzer D, Stattersfield AJ, et al (2008) A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified Classifications of Threats and Actions. *Conserv Biol* 22:897–911.
- Sechrest W, Brooks TM, da Fonseca GAB, et al (2002) Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:2067–2071.
- Sol D, Bartomeus I, González-Lagos C, Pavoine S (2017) Urbanisation and the loss of phylogenetic diversity in birds. *Ecol Lett* 20:721–729.
- Song Y, Wang P, Li G, Zhou D (2014) Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecol Sin* 34:85–91.
- Thomas CD (2011) Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends Ecol Evol* 26:216–221.
- Tilman D (2001) Functional Diversity. *Encycl Biodivers* 3:109–120.
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, et al (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biol Rev* 92:698–715.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biol Conserv* 55:235–254.
- Villéger S (2017) Computing Functional Diversity Indices. <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html>. Accessed 12 Feb 2018.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Weigelt P, Jetz W, Kreft H (2013) Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:15307–11532.
- Whittaker RJ, Fernandez-Palacios J-M (2007) *Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Zuppinge-Dingley D, Schmid B, Petermann JS, et al (2014) Selection for niche differentiation in plant communities increases biodiversity effects. *Nature* 515:108–111.

Acknowledgements

This work was supported by grants from the ANR (14-CE02-0021-01) and the Fondation BNP Paribas (INVACOST).

Author Contributions and Competing Interests

CL and CB conceived the idea for this manuscript with input of CM. CL and CM collected the data and performed the analysis. CL wrote the first draft and all authors contributed to writing. The authors declare no conflict of interest.

III.3 Vulnérabilité de la biodiversité insulaire face au changement climatique à venir

Leclerc, C., Courchamp, F. & Bellard, C. (In preparation), Future climate change vulnerability of islands: A based assessment of endemic mammals.

Climate change will become more important in the years to come, and so should its impact on biodiversity. One ecosystem type that should be particularly at risk from climate change is insular ecosystems, but they have been so far largely ignored in climate change vulnerability assessments. To fill this gap, we quantified the vulnerability of endemic mammals on islands to climate change by 2050. Here, climate change vulnerability was described using exposure, sensitivity, and adaptive capacity and was measured by combining and adapting trait-based and quantitative-vulnerability frameworks. Such an approach was applied for the first time to 340 islands distributed among 14 archipelagos worldwide. The resulting assessments show vulnerability values of archipelagos that vary from 0.18 to 0.71, with the highest values concentrated in the Pacific Ocean islands. Specifically, we identified six archipelagos hosting endemic mammals identified as highly vulnerable to climate change: *Bismarck Archipelago*, *Malay Archipelago*, *New Caledonia*, *New Hebrides*, *Solomon Islands*, and *Sulawesi*. Only two of them were highly exposed to future climate change, while all were remarkably characterized by a high sensitivity (e.g., by harboring many specialized species) and showed a low adaptive capacity (e.g., by having a weak protected areas cover). While a significant positive relationship between sensitivity and exposure was found at archipelagos scale, it was not the case for the other component relationships. Also, among the four ecological traits characterizing sensitivity of insular endemic mammal pools, only dietary specialization and generation length were significantly positively correlated to vulnerability. If such species disappeared due to climate change, it could imply severe consequences for ecosystem processes. Our findings reinforce the importance of exploring the vulnerability of insular biodiversity to identify where the impacts of climate change will be the most likely and what factors will drive the vulnerability. Our approach can help to strengthen island conservation strategies in order to mitigate climate change impacts.

Introduction

The Earth is facing an unprecedented biodiversity crisis, with humans pushing thousands of species towards extinction (Ceballos *et al.*, 2015, 2017). The main drivers of biodiversity loss are multiple, including agricultural expansion, overexploitation and introduction of invasive alien species (Maxwell *et al.*, 2016), but several lines of research suggest that climate change could become a prominent, if not leading, cause of extinction (Pereira *et al.*, 2010; Bellard *et al.*, 2012; Urban, 2015). This is notably true for islands that only represent 5% of the Earth surface and host more than 20% of all known plant and vertebrate species mostly with singular characteristics that make them particularly prone to this threat (Kier *et al.*, 2009). Among them, endemic species, which represent a high percentage of island biodiversity (Kier *et al.*, 2009) are often insufficiently adapted to changing environments due to their isolated evolution, their small population sizes and restricted distribution (i.e. island syndrome; Isik 2011; Harter *et al.* 2015). Second, islands are by definition isolated and surrounded by water, making it difficult for species to progressively migrate along changing climates, let alone escape from any sudden threat (Harter *et al.*, 2015). A critical issue is thus to assess and understand climate change impacts on insular species. To date, many papers aiming to assess scenarios of biodiversity changes following future climate change focused mainly on continent system (Pacifiçi *et al.* 2015; de los Ríos *et al.* 2018). Thus, assessments of climate change impacts on islands remains overlooked and limited to exposure of biodiversity instead of its vulnerability (e.g., Ferreira *et al.*, 2016), which can be very different.

Indeed, species ability to cope with climate change impacts will depend on both internal and external factors, such as species' exposure to the threat and/or species' traits (Williams *et al.*, 2008; Foden *et al.*, 2013). The extent to which biodiversity is, or not, able to cope with the adverse effects of climate change could be summarized by their vulnerability. Since the IPCC fourth assessment in 2007 and earlier development for natural hazards, vulnerability has been defined by three components: exposure, sensitivity, and adaptive capacity (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007) and then adapted and applied in multiple contexts of biodiversity assessment (e.g. Williams *et al.*, 2008; Chin *et al.*, 2010; Ameca y Juárez *et al.*, 2012; Foden *et al.*, 2013, 2019). Thus, even if the species' physical environment will change following climate change (i.e., exposure), the abilities for species to persist *in situ* (i.e., sensitivity), and the species' ability to adjust to the negative impacts of climate change (i.e., adaptive capacity) may influence the overall vulnerability. Identifying vulnerable species to climate change can provide valuable information on those that will have a high likelihood of persistence and where. Thus, it can help to develop effective conservation strategies to prevent possible species extirpation or extinction (Foden *et al.*, 2019).

Since IPCC vulnerability definition, several approaches focusing on different vulnerability components have been developed to assess species' vulnerability to climate change (Pacifci *et al.*, 2015; de los Ríos *et al.*, 2018; Foden *et al.*, 2019). For instance, correlative approaches focused on the sole exposure component by estimating species' distributional changes under climate change (Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005), while mechanistic approaches (Morin & Thuiller, 2009) and trait-based approaches (Chin *et al.*, 2010; Foden *et al.*, 2013) take into account species biological processes and characteristics for estimating their sensitivity and adaptive capacity and combining them with estimates of the extent of their exposure to climate change. Although the trait-based approach is currently the least used method to assess species vulnerability to climate change (Pacifci *et al.*, 2015; de los Ríos *et al.*, 2018), species trait data are increasingly available for many taxa, allowing the application of such a method to endemic species. One of the most common sources of uncertainty in the trait-based approach stems from the choice of variable thresholds to establish vulnerability. For instance, for traits with continuous values, there is often no ecological threshold that could be used to separate high and low scores (Hossain *et al.*, 2019). In order to limit the use of arbitrary thresholds, some frameworks have been proposed to assess quantitatively the vulnerability of species pools and ecosystems by applying a multi-criteria decision analysis (e.g., Parravicini *et al.* 2014; Li *et al.* 2018).

Here, by combining and adapting trait-based and quantitative vulnerability frameworks, we investigated and quantified the vulnerability of 340 islands to climate change by 2050 based on 873 endemic mammal species. We focused analysis on mammals because severe population declines following climate change have been reported (Spooner *et al.*, 2018), highlighting a high vulnerability for this taxa. Specifically, we aimed to answer the following questions: (i) Which are the most vulnerable islands and archipelagos to climate change?, (ii) Which component between exposure, sensitivity and adaptive capacity drives island vulnerability to climate change?, and (iii) How are species' ecological variables associated with climate change vulnerability?. In summary, we conducted the first vulnerability assessment of islands to climate change using endemic mammal pools within 340 islands that can help to strengthen conservation strategies across island scale.

Materials and Methods

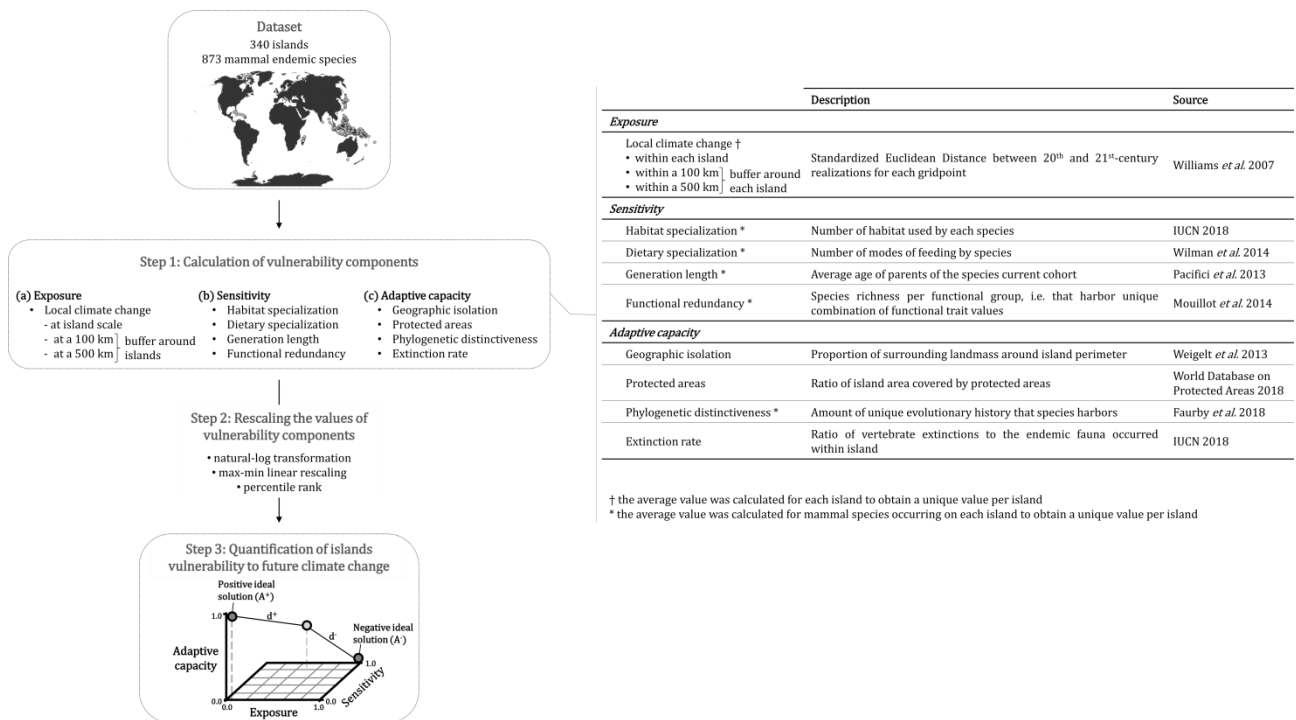


Figure 1: Overview of the step-by-step analytical framework (see “Materials and methods” for details)

1. Global geographic distributions of insular endemic mammals

We used occurrences of 873 mammal species, endemic to one (i.e. single-island endemics) or many islands (i.e. multi-island endemics) based on distribution information from the IUCN Red List (IUCN, 2018), to consider islands with more than five species ($n = 340$ islands; mean \pm s.d.: 15 ± 13 species; Figures 1 and S11).

2. Calculation of vulnerability components

Vulnerability is a function of three components including exposure, sensitivity, and adaptive capacity (Figure). We proposed to adapt a trait based vulnerability assessment framework (e.g. Amezcua y Juárez *et al.*, 2012; Foden *et al.*, 2013) by combining it with a quantitative-vulnerability framework (Parravicini *et al.* 2014) to measure vulnerability.

Exposure. The exposure is based on a measure of local climate change for each pixel. Following Williams *et al.* (2007) to quantify local climate change, we calculated the standardized Euclidean distances (SED) between current and future climates per gridpoint, as follows: $SED_{ij} = \sum_{k=1}^6 \frac{(b_{ki} - a_{kj})^2}{s_{kj}^2}$, where a_{kj} and b_{ki} are the current and future means for climate variable k at gridpoints i and j and s_{kj} is the standard deviation of the interannual variability across the 30-yr

climate window. We chose six different climate variables to calculate the local climate change: annual mean temperature, maximum temperature of the warmest months, minimum temperature of the coldest months, annual precipitation, precipitation of the wettest months and precipitation of the driest months. The standardization values were temperature seasonality for temperature variables and precipitation seasonality for precipitation variables. Standardizing each variable placed all climate variables on a common scale (Veloz *et al.*, 2012a).

Current climate data were averaged from 1970–2000 at 30 seconds resolution (~1 km²) from the Worldclim database (Fick & Hijmans, 2017). Future climate projections, from 2041–2060 (“2050”), were downloaded for five general circulation models (GCMs) from the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013): CCSM4 (the Community Climate System Model, version 4), HadGEM2-ES (the Hadley Global Environment Model 2 - Earth System), MIROC5 (the Model for Interdisciplinary Research on Climate, version 5), MRI-CGCM3 (the Meteorological Research Institute Coupled Global Climate Model, version 3), and NorESM1-M (Norwegian Earth System Model 1 - medium resolution), using two representative concentration pathways (RCP): RCP 6.0 (assumed global average increase of $2.85 \pm 0.62^{\circ}\text{C}$ in mean annual temperature) and RCP 8.5 (assumed global average increase of $4.02 \pm 0.80^{\circ}\text{C}$). All islands considered in the study are represented by at least ten gridpoints of climate data (mean \pm s.d.: $14,517 \pm 85,973$).

Using this metric, we first calculated the SED values between the current and future climate data for each gridpoint of a given island, and calculated the average value for each island. High SED values corresponded to high climate dissimilarities between two periods and therefore a high exposure to climate change in the future (Williams *et al.*, 2007; Veloz *et al.*, 2012b). Because a species within a given island might find suitable climate conditions in nearby islands, we also calculated the SED values within a 100 and a 500 km buffer around each island (corresponding to the apparent limit to long-distance dispersal of large and small mammals, Whittaker & Fernández-Palacios 2007), and as before the average value was obtained at island scale.

Sensitivity. Within a given island, we characterized the sensitivity of all endemic mammal species living on it, based on four species attributes: habitat specialization, dietary specialization, generation length, and ecological redundancy. Firstly, habitat and dietary specializations were defined as the number of habitats and diets for each endemic mammal species. Within each island, we calculated the average habitat and dietary specializations of species occurring on it. Habitat information was extracted from the IUCN Habitats Classification Scheme (IUCN, 2018) and dietary data arise from the EltonTraits database (Wilman *et al.*, 2014). Habitat and dietary specialization

among mammals has been showed to be an important response factor to climate change. Indeed, a more specialized species has a greater probability of negative responses (Pacifici *et al.*, 2017). Then, generation length is defined as the average age of parents of the current cohort, reflecting the turnover rate of breeding individuals in a population. Such data were extracted from the database of Pacifici *et al.* (2013). Within each island, we calculated the average generation length of endemic mammal species occurring on it. Long generation length has been shown to be associated with heightened extinction risk under climate change (Pearson *et al.*, 2014), and more particularly among mammals, low reproductive rates (linked to long generation length) showed greater probability of negative responses face with climate change (Harter *et al.*, 2015; Pacifici *et al.*, 2017). Last, ecological redundancy was calculated as the number of species that shared similar combination of trait values, here main diet, foraging niche, foraging period, habitat niche breadth and body mass (for more details about the variables, see Leclerc *et al.*, minor revisions). Within each island, we calculated the average number of endemic mammals per ecological group. Within an island, a low redundancy value (i.e. different ecological profiles supported by unique species) indicates a high sensitivity to taxonomic erosion since the loss of only one species may induce the loss of key functions (Mouillot *et al.*, 2014; Parravicini *et al.*, 2014).

Adaptive capacity. To characterize adaptive capacity of each island, four attributes were considered: geographic isolation of the island, percentage of insular protected areas, phylogenetic distinctiveness of the endemic mammal species occurring on a given island, and extinction rate within the island. Firstly, geographic isolation was based on the proportion of surrounding landmass, which is the sum of the proportions of landmass within buffer distances of 100, 1,000, and 10,000 km around the island perimeter (SLMP, Weigelt *et al.* 2013). We assume that geographic isolation may influence species adjustment face with climate change, because an isolated island has less potential refuge habitats around it, and so less habitat space for species range shifts to escape from effects of global warming. Geographic isolation was negatively correlated to other island environmental variables such as elevation and area, factors also linked to potential habitat availability to escape from climate change (Harter *et al.*, 2015). Then, ratio of island area covered by protected areas (PAs) was also used to characterize adaptive capacity of islands. PAs can be seen as a measure of protection that mitigates the likelihood of biodiversity loss for a given level of sensitivity and exposure (Parravicini *et al.*, 2014). To estimate the protection status, spatial information on PAs was collected from the World Database on Protected Areas (available at <http://protectedplanet.net/>, see Supporting Information for more details). Furthermore, phylogenetic distinctiveness was defined as the average evolutionary isolation of endemic mammal species

within each island, which is based on the fair-proportion index that quantifies how few relatives a species has and how phylogenetically distant those relatives are (Isaac *et al.*, 2007). We used updated phylogeny for mammals (Faurby *et al.*, 2018) restricted to insular endemic mammal species considered in this study. Such an index can be informative about adaptive capacity, since the more a species pool is phylogenetically diverse, the more its resistance capacity can be high (Winter *et al.*, 2013). Last, the extinction rate represents the ratio between the number of vertebrate extinctions and the total species richness of vertebrates for each island (IUCN, 2018). The rate of species extinctions represents potential resistance of species to perturbations. Species that are more prone to extinctions, because of intrinsic factors, are more likely to disappear rapidly after the initial exposure to perturbations, while extinction-resistant species are more likely to persist (Balmford, 1996). So, if the rate of extinction is already high within a given island, we follow the “filter hypothesis” (Balmford, 1996), according to which species highly sensitive to extinctions already disappeared and the remaining species are more likely to resist to future climate change.

For each vulnerability component (exposure, sensitivity, and adaptive capacity), we tested for correlations between variables, and no correlation was found (Spearman’s $r < |0.7|$; Figure SI2).

3. Rescaling the values of vulnerability components

We standardized the values of each individual variable of exposure, sensitivity, and adaptive capacity to a 0–1 range to create unitless metrics (Figure). We tested three types of transformations usually used to accomplish the 0–1 standardization (Halpern *et al.*, 2008; Allan *et al.*, 2013; Halpern & Fujita, 2013). First, we used a natural-log transformation ($\ln[x + 1]$) before max-min rescaling, thereby compressing the upper end and expanding the lower end of the range. This process minimizes the influence of extremely high values that could be spurious yet influential. Second, we used a basic standardization, a max-min linear rescaling $\left(\frac{x_i - x_{min}}{x_{max} - x_{min}}\right)$. Third, we used a cumulative distribution function to replace each value with a score reflecting its percentile rank relative to all others. At any given level of value, the cumulative distribution function approach resulted in a uniform number of values, whereas the linear and log transformations resulted in heterogenic number of values. Once each variable is standardized, we calculated the sum of the variables of each component (i.e. exposure, sensitivity, and adaptive capacity) and we re-standardized values of exposure, sensitivity and adaptive capacity obtained.

4. Quantification of islands vulnerability to future climate change

Finally, based on Parravicini *et al.* (2014) method, we calculate a measure of vulnerability for each island. A multi-criteria decision analysis was applied, and precisely the TOPSIS method (Technique for Order Preference by Similarity to an Ideal Solution). This technique ranks the alternatives according to their relative distance to positive and negative ideal solutions, which represent the conditions obtained when the criteria have extreme values (Hwang & Yoon, 1981). In our case, vulnerability was considered as a function of three criteria: exposure and sensitivity which favoring vulnerability, and adaptive capacity expected to reduce vulnerability (Figure , Figure S3). Hence, the positive ideal solution (i.e. no vulnerability) corresponds to the condition where exposure and sensitivity to climate change are minimized and adaptive capacity is maximized. On the other hand, the negative ideal solution (i.e. maximum vulnerability) corresponds to a condition of minimum adaptive capacity and of maximum exposure and sensitivity to climate change. Vulnerability for each island was thus expressed as the relative distance to the positive ideal solution and the negative ideal solution, and ranges from 0 to 1 reflecting low to high vulnerability (Figure S3).

All analyses were performed under R software (version 3.6.0, R Development Core Team, 2008).

Results

Islands and archipelagos vulnerability to future climate change

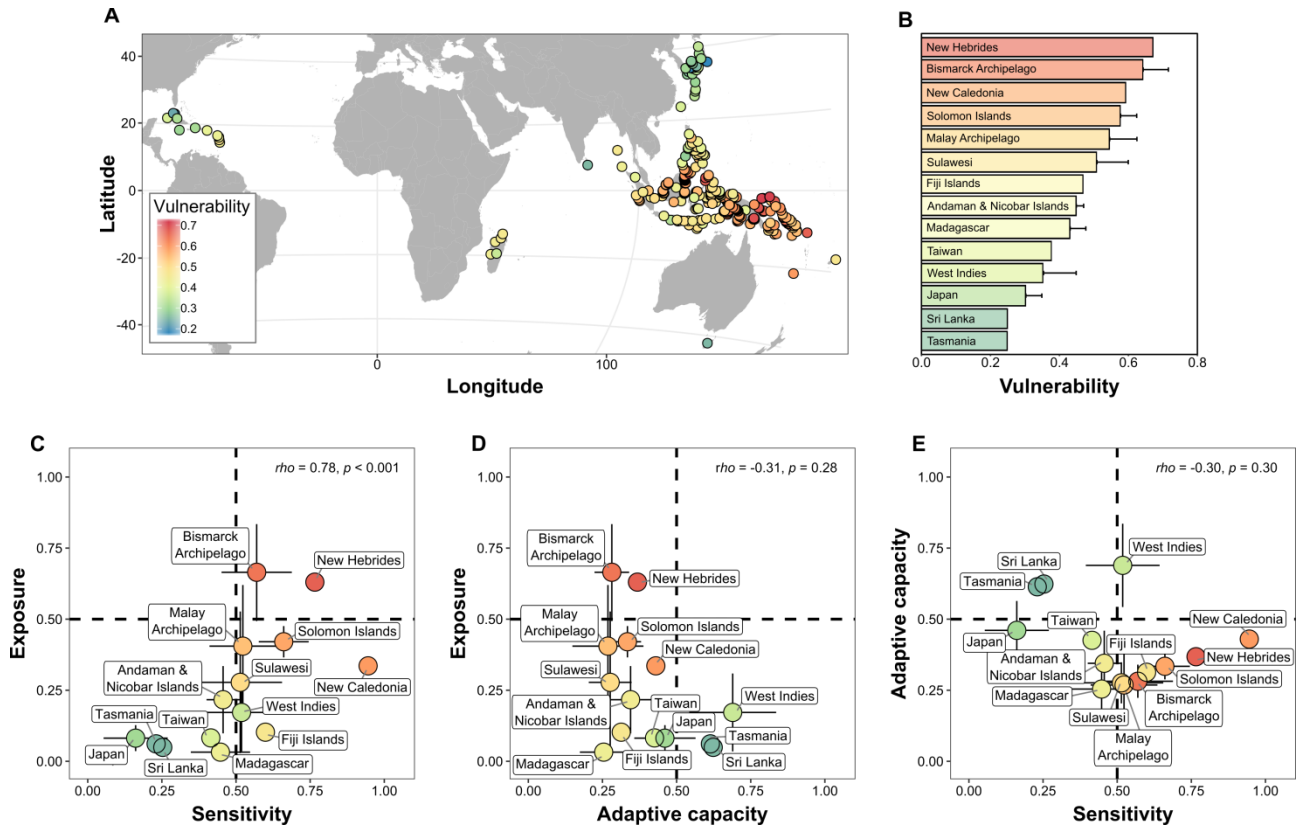


Figure 2: (A) Global gradient of islands vulnerability face with future climate change. (B) Vulnerability ranking of the 14 archipelagos. (C-E) Relationships between vulnerability components (exposure, adaptive capacity and sensitivity) for the 14 archipelagos. Spearman correlation coefficients are shown. All variables were standardized by the basic standardization (i.e. max-min linear rescaling) and RCP 6.0 is considered. See Supplementary Table S1 for more information about archipelagos.

We observed a spatial variation of vulnerability values across islands from 0.18 to 0.71 (Figure 2A) and archipelagos from 0.25 (for *Tasmania*) to 0.67 (for *New Hebrides*) (Figure 2B). Highest vulnerability values were found on Pacific Ocean islands, while lowest values were found on islands of Sea of Japan, East China Sea, and Caribbean Sea (Figure A). When averaging vulnerability values of islands for each archipelago, six of them were identified as highly vulnerable (>0.5): *New Hebrides*, *Bismarck Archipelago*, *New Caledonia*, *Solomon Islands*, *Malay Archipelago*, and *Sulawesi* (Figure 2B). By decomposing the three vulnerability components, we found a significant positive relationship between sensitivity and exposure (Figure C), but no significant relationship was found for the other potential relationships at archipelagos scale (Figure D-E). We found eight archipelagos, including the six identified as highly vulnerable, characterized by a highly sensitivity (>0.5) and lowly adaptive capacity (<0.5) values. Conversely, only two archipelagos were identified as remarkably highly exposed (>0.5) and vulnerable: *Bismarck*

Archipelago and *New Hebrides*. Robustness analyses demonstrated that spatial patterns of vulnerability and its components were robust to alternative normalization methods and RCPs (Pearson's $r > 0.8$; Figures SI 4-5).

Association of climate change vulnerability and its components (exposure, adaptive capacity and sensitivity)

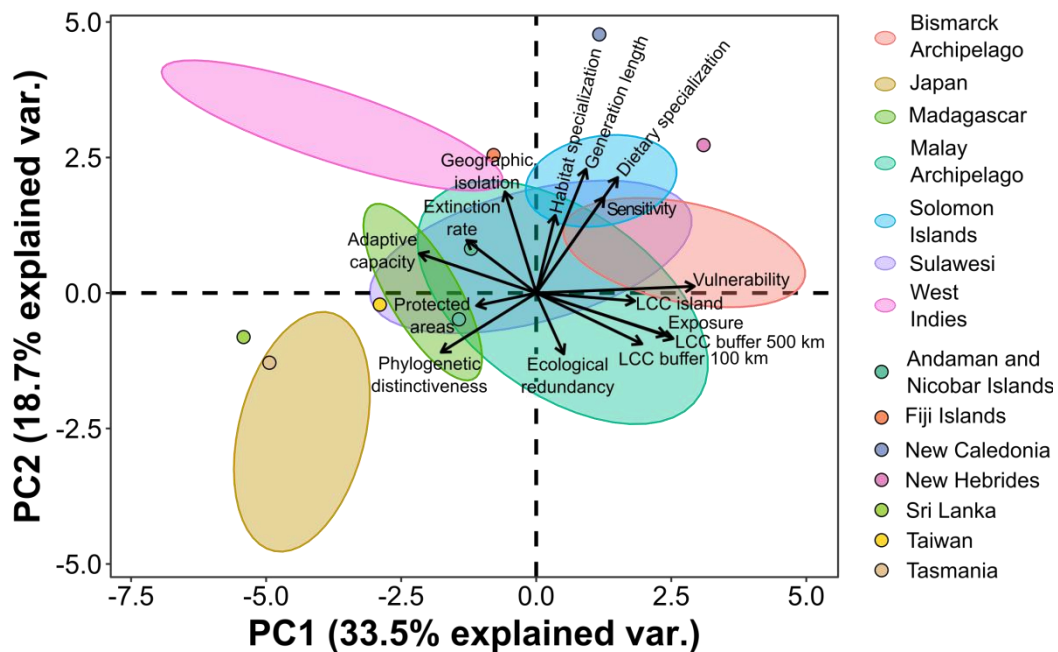


Figure 3: Principal component analysis of vulnerability, its components (exposure, adaptive capacity, and sensitivity) and respective variables (RCP 6.0, 2050). The PCA biplot shows the factors explaining the spatial variation of vulnerability, colored by archipelagos. Colored ellipses: archipelagos including more than two islands; colored points: islands of archipelagos representing by less two islands (see Supplementary Table S1). All variables and components were standardized by the basic standardization (i.e. max-min linear rescaling). See Supplementary Figure S6 for more information about PCA.

The spatial variation of vulnerability values among islands and archipelagos can be explain by different factors emphasized by principal components analysis (Figure). The first principal component explained 33.5% of the variance and is strongly associated with increasing vulnerability and exposure while being negatively correlated with adaptive capacity. The second principal component explained 18.7% of the variability with sensitivity mostly associated with this axis (Figure ; see Supplementary Figure S6 and Table S2 for more details). Thus, the vulnerability is mainly driven positively by exposure and negatively by adaptive capacity, and to a lesser extent by sensitivity. We can distinguish the different archipelagos and their climate change vulnerability along the two axes (Figure). For example, *Solomon Islands* is displaying some of the highest values for the sensitivity compared to other archipelagos, as seen by its value on the second principal

component. In the same way, we observed that three archipelagos not characterizing by the highest vulnerability values (i.e. *Japan*, *Madagascar*, and *West Indies*) are located on the left-side of the first principal component, revealing high values of adaptive capacity, but the responsible variables differ (Figure). For instance, *West Indies* is associated with geographic isolation and extinction rate while *Japan* was more associated with phylogenetic distinctiveness. For the second principal component, *West Indies* archipelago is opposed to *Japan* because *West Indies* vulnerability was driven largely by high sensitivity while this is the opposite for *Japan*.

Relationship between species' ecological variables and climate change vulnerability

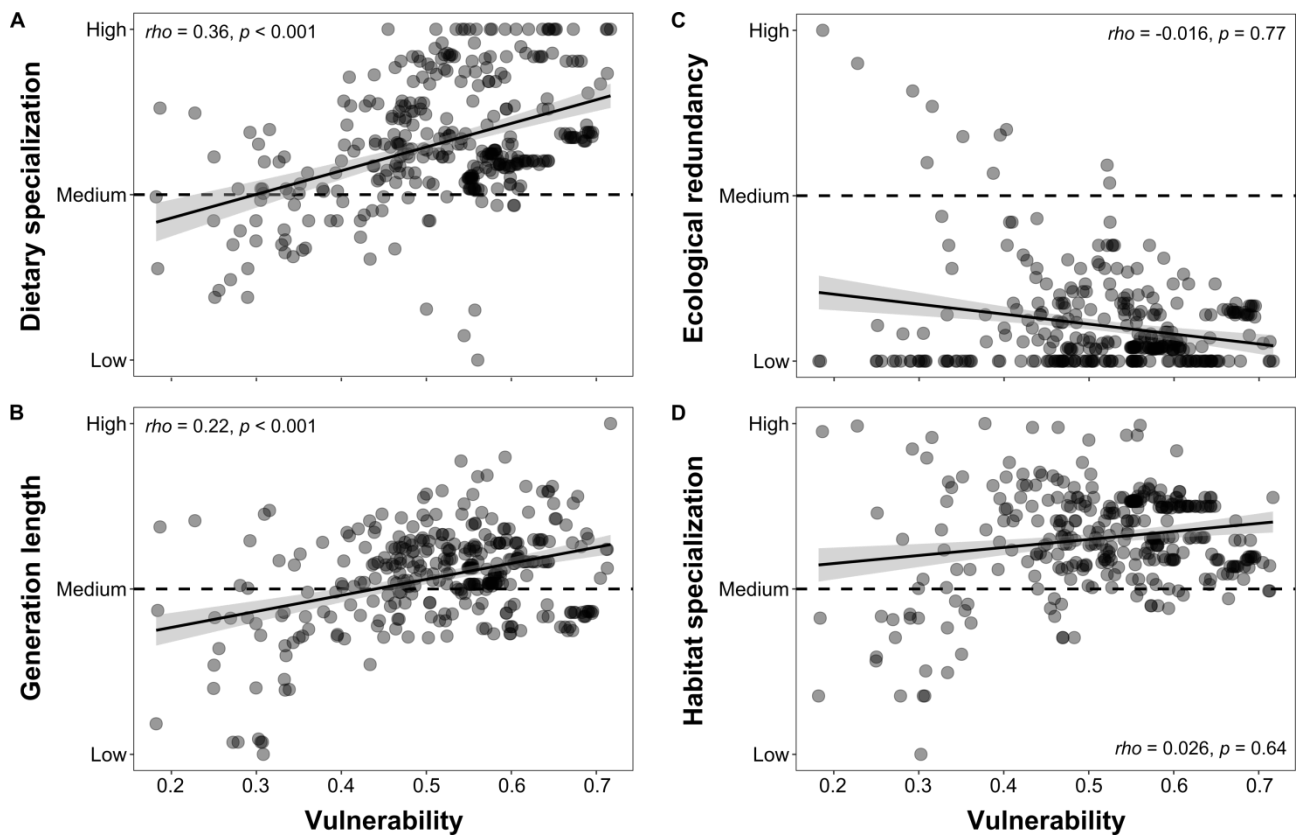


Figure 4: Relationships between the ecological characteristics and vulnerability to climate change of insular endemic mammal pools ($n = 340$). Spearman correlation coefficients and smooth curves performing with a linear method are shown.

Using PCA, we have shown that sensitivity is the only component that is not correlated with vulnerability while this the case for adaptive capacity and exposure. Among the four ecological traits characterizing sensitivity of insular endemic mammal pools, two of them were significantly positively correlated to vulnerability values. Islands vulnerability to climate change increased with both dietary specialization and generation length of mammals (Figure 4A-B). This pattern can differ at the archipelagos scale. For example, the *West Indies* showed a negative relationship for dietary

specialization (rank correlation $\rho = -0.11$, $p = 0.75$) and generation length (rank correlation $\rho = -0.12$, $p = 0.73$) (Figure S7). Conversely, no relationship was found between vulnerability and ecological redundancy or habitat specialization of insular endemic mammal pools (Figure 4C-D) at the archipelagos scale. However, we found different patterns according to the archipelago considered. For the *West Indies*, vulnerability is negatively associated with ecological redundancy and habitat specialization while positive relationships were found for *Japan* (Figure S7).

Discussion

Which are the most vulnerable islands and archipelagos to future climate change?

Our insular climate change vulnerability assessment by 2050 revealed a non-negligible vulnerability of islands (mean \pm s.d. : 0.52 ± 0.11) and of archipelagos (mean \pm s.d. : 0.45 ± 0.13) that is spatially heterogeneous. Particularly, six archipelagos of Pacific Ocean have been highlighted as highly vulnerable with an average vulnerability values of 0.59, which are *Bismarck Archipelago*, *Malay Archipelago*, *New Caledonia*, *New Hebrides*, *Solomon Islands*, and *Sulawesi*. On one hand, *Bismarck Archipelago*, *Malay Archipelago*, and *Solomon Islands* include islands of Papua New Guinea, which is already depicted as an important hotspot of climate change risk for mammals (Pacifi *et al.*, 2018). Particularly, upcoming climate change could possibly lead to the disruption and disaggregation of extant and diversified marsupial communities on a such region (Pacifi *et al.*, 2018). On the other hand, *New Caledonia*, *New Hebrides*, and *Sulawesi* have never been identified as vulnerable archipelagos to climate change based on mammals (Pacifi *et al.*, 2018) or other taxonomic groups (Foden *et al.*, 2013). However, no climate change vulnerability study has focused only on insular endemic species. More attention should be paid to that particular set of unique species that are revealing to be at high risk of extinctions following future climate change. Furthermore, Madagascar has not been identified as the highest climate change vulnerability hotspot but present a non-negligible vulnerability (ca. 0.43). This high place of endemism, with more than 90% endemism among plants, mammals, reptiles and amphibians, has been identified as experiencing the effects of climate change (Hannah *et al.*, 2008). Especially, Madagascar is projected to become climatically unsuitable for more than a quarter of species across different taxonomic groups (Warren *et al.*, 2018). However, climate response is species-dependent. Indeed while more than half lemur species (endemic to Madagascar) expect to a reduction of their ranges (Brown & Yoder, 2015), Madagascar will be likely the region harboring primates that will be least affected by climate change (Carvalho *et al.*, 2019). Nonetheless, climate change will interact with ongoing threats to biodiversity, such as habitat degradation, overexploitation and invasive species, that should not be neglected in vulnerability assessment (Brook *et al.*, 2008).

Which component drives island vulnerability to climate change?

Exposure of islands was positively associated with their vulnerability to future climate change, but was rarely the main driver. Indeed, among the six archipelagos identified as highly vulnerable, only two showed a highly exposure to future climate change, while all were remarkably highly sensitive and with low adaptive capacity. Our study thus confirms that focusing only on the exposure can give a biased view of the vulnerability to climate change, by ignoring the biological characteristics of species that may significantly increase or reduce their vulnerability (Foden *et al.*, 2013; de los Ríos *et al.*, 2018). In addition, archipelagos may have similar climate change vulnerability and components values, yet with important differences within the components driving the vulnerability. A first example is *West Indies* and *Japan* (archipelagos not identified as highly vulnerable), with similar values for adaptive capacity but with differences among variables constituting the adaptive capacity component. *West Indies* was characterized by a higher rate of species extinctions than *Japan*. However, species extinctions in this region has mostly been driven by biological invasions, agri-/aqua-culture and overexploitation, not by climate change (Leclerc *et al.*, 2018). Although previous exposure to a particular threat will render a community more resilient owing to the extinction of most fragile species in the face of this threat (Balmford, 1996), it may not be resilient to novel threats such as climate change. Further investigations need to better evaluate resilience capacity of insular species pools faced with climate change. An another example is *Bismarck Archipelago* and *Sulawesi*, that have similarly low capacity adaptive values but differ in protected area coverage. *Bismarck Archipelago* is characterized by a null protected area coverage while ~10% of *Sulawesi* area is under protection. Protected areas can play a key role in the mitigation and/or adaptation to climate change (Watson *et al.*, 2014) but they may not meet the needs of species in the future, as it was shown for the Azores islands (Ferreira *et al.*, 2019). Overall, to truly assess the vulnerability of a system, all the components characterized by different variables need to be considered and explored.

How species' ecological variables are associated with climate change vulnerability?

The species biological characteristics may significantly influence their own sensitivity and adaptive capacity, as well as their overall vulnerability. In our case, species with a strong dietary specialization and a long generation length were associated with high vulnerability values. Thus, our analyses revealed that species likely to disappear first from climate change in the most vulnerable islands should be diet specialized species with long generation length. Such species extinctions due to climate change could lead to a substantial trophic downgrading of island communities and imply severe consequences for ecosystem processes that depend on specific

interactions (Heinen *et al.*, 2018). These two variables have already been identified to be response factors to climate change (Pacifici *et al.*, 2017). Indeed, species with a narrow diet have low ecological generalization and decreased food availability, and so are less likely to proliferate into new suitable climatic areas (Angert *et al.*, 2011; Estrada *et al.*, 2016; Morrison *et al.*, 2018). In contrast, habitat specialization and ecological redundancy of the insular species pools were not particularly associated with vulnerability to climate change, although they have previously also been identified as such (Parravicini *et al.*, 2014; Pacifici *et al.*, 2017). However, such studies have not focused exclusively on island endemic species, which questions about the similarity of responses to climate change for the island and continental species. Overall, like species with a narrow diet, species that occupy a narrow range of habitat types depend on specific resources and/or habitat structures that lead less opportunity to these species to proliferate into new suitable climatic areas (Angert *et al.*, 2011; Estrada *et al.*, 2018; Morrison *et al.*, 2018). Generally, low ecological redundancy increases the vulnerability of a system to further change (Reich *et al.*, 2012). In our study, ecological redundancy was overall low among islands. Indeed, island ecosystems are often characterized by a low species diversity resulting in low ecological redundancy within communities (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Accordingly, the low variability in terms of ecological redundancy in our study has not allowed to show a pattern associated with vulnerability. However, the global patterns differ at the archipelago scale. Investigating climate change vulnerability at different scale will contribute to better identify the involved factors owing to guide conservation responses.

Caveats of the study

As for any study, some limitations need to be acknowledged. Notably, we based our study on a trait based approach but other approaches are available (i.e. correlative, mechanistic; Pacifici *et al.*, 2015; de los Ríos *et al.*, 2018) and can give markedly different results, limiting the relevance of using a single assessment to inform conservation responses (Pacifici *et al.*, 2015; Wheatley *et al.*, 2017; de los Ríos *et al.*, 2018). However, some of our results were congruent with previous studies by highlighting archipelagos already identified as hotspots of climate change risk for mammals. Similarly, the choice of the traits influencing species vulnerability could explain the wide range of outputs across the different trait-based assessments (Pacifici *et al.*, 2015; Wheatley *et al.*, 2017; Hossain *et al.*, 2019). However, intrinsic traits determine species' sensitivity and adaptive capacity and not including them can produce underestimations or overestimations of vulnerability (Butt *et al.*, 2016; Ofori *et al.*, 2017). Further research is required to identify relevant species traits, and particularly in an island context, owing to characterize sensitivity and adaptive capacity and also

develop a traits-use framework owing to allow comparisons between scientific studies (Hossain *et al.*, 2019). Also, large-scale climate projections do not provide a fine enough resolution for the island-scale, which do not allow to account for geographical and climatic variation within high-elevated oceanic islands for example (Harter *et al.*, 2015). Indeed, many oceanic islands have highly structured landscapes, which can generate numerous micro-climatic conditions (Harter *et al.*, 2015), which can be used as refugia for species and thus reduce their extinction risk from climate change (Hannah *et al.*, 2014; Suggitt *et al.*, 2018). Thus, we may have underestimated the species opportunities to escape from climate change via the use of microclimate conditions. However, large-scale climate projections are necessary for global analysis of island vulnerability to climate change. There is a need to develop appropriate climate data and models at the island scale to examine and identify the micro-refugia available for endemic species faced with climate change. At last, to have a global view of the islands vulnerability to climate change, other taxonomic groups must be considered, as well as other climatic components. Although changes in temperature and precipitation can impact insular biodiversity (Harter *et al.*, 2015), other climate change factors such as rising of sea level (Bellard *et al.*, 2014) or extreme climatic events (Ameca y Juárez *et al.*, 2013) can highly impact insular biodiversity.

Conclusion & Perspective

Despite these limitations, our study allows to identify vulnerable islands and archipelagos to future climate change. Specifically, we argue that appropriate conservation managements and actions must be implemented for *Bismarck Archipelago*, *Malay Archipelago*, *New Caledonia*, *New Hebrides*, *Solomon Islands*, and *Sulawesi*, all highly vulnerable to future climate change, even if the other archipelagos must not be disregarded in a climate change context. Further investigations must focus on climatic micro-refugia to create suitable protected area networks. Because human responses to climate change can influence the ability of species to cope, adjust, or disperse away from climate impacts, we call for further investigations to consider it in vulnerability assessment (Maxwell *et al.*, 2015; Martin & Watson, 2016).

References

- Allan JD, McIntyre PB, Smith SDP et al. (2013) Joint analysis of stressors and ecosystem services to enhance restoration effectiveness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 372–377.
- Ameca y Juárez EI, Mace GM, Cowlshaw G, Pettorelli N (2012) Natural population die-offs: causes and consequences for terrestrial mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 272–277.
- Ameca y Juárez EI, Mace GM, Cowlshaw G, Cornforth WA, Pettorelli N (2013) Assessing exposure to extreme

- climatic events for terrestrial mammals. *Conservation Letters*, **6**, 145–153.
- Angert AL, Crozier LG, Rissler LJ, Gilman SE, Tewksbury JJ, Chuncu AJ (2011) Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters*, **14**, 677–689.
- Balmford A (1996) Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 193–196.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, **15**, 365–377.
- Bellard C, Leclerc C, Courchamp F (2014) Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 203–212.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 453–460.
- Brown JL, Yoder AD (2015) Shifting ranges and conservation challenges for lemurs in the face of climate change. *Ecology and Evolution*, **5**, 1131–1142.
- Butt N, Possingham HP, De Los Rios C, Maggini R, Fuller RA, Maxwell SL, Watson JEM (2016) Challenges in assessing the vulnerability of species to climate change to inform conservation actions. *Biological Conservation*, **199**, 10–15.
- Carvalho JS, Graham B, Rebelo H, Bocksberger G, Meyer CFJ, Wich S, Kühl HS (2019) A global risk assessment of primates under climate and land use/cover scenarios. *Global Change Biology*, gcb.14671.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, **1**, e1400253.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **114**, E6089–E6096.
- Chin A, Kyne PM, Walker TI, McAuley RB (2010) An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Global Change Biology*, **16**, 1936–1953.
- Estrada A, Morales-Castilla I, Caplat P, Early R (2016) Usefulness of species traits in predicting range shifts. *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 190–203.
- Estrada A, Morales-Castilla I, Meireles C, Caplat P, Early R (2018) Equipped to cope with climate change: traits associated with range filling across European taxa. *Ecography*, **41**, 770–781.
- Faurby S, Davis M, Pedersen RØ, Schowanek SD, Antonelli A, Svenning J (2018) PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. *Ecology*, **99**, 2626–2626.
- Ferreira MT, Cardoso P, Borges PAV et al. (2016) Effects of climate change on the distribution of indigenous species in oceanic islands (Azores). *Climatic Change*, **138**, 603–615.
- Ferreira MT, Cardoso P, Borges PAV, Gabriel R, de Azevedo EB, Elias RB (2019) Implications of climate change to the design of protected areas: The case study of small islands (Azores). *PLoS ONE*, **14**, e0218168.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**, 4302–4315.
- Foden WB, Butchart SHM, Stuart SN et al. (2013) Identifying the World's Most Climate Change Vulnerable Species: A Systematic Trait-Based Assessment of all Birds, Amphibians and Corals. *PLoS ONE*, **8**, e65427.
- Foden WB, Young BE, Akçakaya HR et al. (2019) Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, **10**, e551.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.
- Halpern BS, Fujita R (2013) Assumptions, challenges, and future directions in cumulative impact analysis. *Ecosphere*, **4**, art131.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA et al. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, **319**, 948–952.
- Hannah L, Dave R, Lowry PP et al. (2008) Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters*, **4**, 590–594.
- Hannah L, Flint L, Syphard AD, Moritz MA, Buckley LB, McCullough IM (2014) Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 390–397.
- Harter DEV, Irl SDH, Seo B et al. (2015) Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands –

- Projections, implications and current knowledge. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 160–183.
- Heinen JH, van Loon EE, Hansen DM, Kissling WD (2018) Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. *Ecography*, **41**, 1245–1255.
- Hossain MA, Kujala H, Bland LM, Burgman M, Lahoz-Monfort JJ (2019) Assessing the impacts of uncertainty in climate-change vulnerability assessments. *Diversity and Distributions*, **25**, ddi.12936.
- Hwang C-L, Yoon K (1981) *Multiple Attribute Decision Making: Methods and Applications*, Vol. 186. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2007) *Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability*.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge, England/New York, NY: Cambridge University Press.
- Isaac NJB, Turvey ST, Collen B, Waterman C, Baillie JEM (2007) Mammals on the EDGE: Conservation Priorities Based on Threat and Phylogeny. *PLoS ONE*, **2**, e296.
- Işık K (2011) Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turkish Journal of Botany*, **35**, 411–417.
- IUCN (2018) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. <http://www.iucnredlist.org>.
- Kier G, Kreft H, Lee TM et al. (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 9322–9327.
- Leclerc C, Courchamp F, Bellard C (2018) Insular threat associations within taxa worldwide. *Scientific Reports*, **8**, 6393.
- Leclerc C, Villéger S, Marino C, Bellard C (minor revisions) Global changes threaten functional and taxonomic diversity of insular species. *Diversity and Distributions*.
- Li D, Wu S, Liu L, Zhang Y, Li S (2018) Vulnerability of the global terrestrial ecosystems to climate change. *Global Change Biology*, **24**, 4095–4106.
- de los Ríos C, Watson JEM, Butt N (2018) Persistence of methodological, taxonomical, and geographical bias in assessments of species' vulnerability to climate change: A review. *Global Ecology and Conservation*, **15**, e00412.
- Martin TG, Watson JEM (2016) Intact ecosystems provide best defence against climate change. *Nature Climate Change*, **6**, 122–124.
- Maxwell SL, Venter O, Jones KR, Watson JEM (2015) Integrating human responses to climate change into conservation vulnerability assessments and adaptation planning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1355**, 98–116.
- Maxwell SL, Fuller RA, Brooks TM, Watson JEM (2016) Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, **536**, 143–145.
- Morin X, Thuiller W (2009) Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, **90**, 1301–1313.
- Morrison L, Estrada A, Early R (2018) Species traits suggest European mammals facing the greatest climate change are also least able to colonize new locations. *Diversity and Distributions*, **24**, 1321–1332.
- Mouillot D, Villéger S, Parravicini V et al. (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 13757–13762.
- Ofori BY, Stow AJ, Baumgartner JB, Beaumont LJ (2017) Influence of adaptive capacity on the outcome of climate change vulnerability assessment. *Scientific Reports*, **7**, 12979.
- Pacifici M, Santini L, Di Marco M et al. (2013) Generation length for mammals. *Nature Conservation*, **5**, 89–94.
- Pacifici M, Foden WB, Visconti P et al. (2015) Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, **5**, 215–224.
- Pacifici M, Visconti P, Butchart SHM, Watson JEM, Cassola FM, Rondinini C (2017) Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Climate Change*, **7**, 205–208.
- Pacifici M, Visconti P, Rondinini C (2018) A framework for the identification of hotspots of climate change risk for mammals. *Global Change Biology*, **24**, 1626–1636.
- Parravicini V, Villéger S, McClanahan TR et al. (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters*, **17**, 1101–1110.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.
- Pearson RG, Stanton JC, Shoemaker KT et al. (2014) Life history and spatial traits predict extinction risk due to climate

- change. *Nature Climate Change*, **4**, 217–221.
- Pereira HM, Leadley PW, Proença V et al. (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, **330**, 1496–1501.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.*
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn DFB, Eisenhauer N (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, **336**, 589–592.
- Spooner FEB, Pearson RG, Freeman R (2018) Rapid warming is associated with population decline among terrestrial birds and mammals globally. *Global Change Biology*, **24**, 4521–4531.
- Suggitt AJ, Wilson RJ, Isaac NJB et al. (2018) Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, **8**, 713–717.
- Urban MC (2015) Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**, 571–573.
- Veloz SD, Williams JW, Blois JL, He F, Otto-Bliesner B, Liu Z (2012a) No-analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology*, **18**, 1698–1713.
- Veloz S, Williams JW, Lorenz D, Notaro M, Vavrus S, Vimont DJ (2012b) Identifying climatic analogs for Wisconsin under 21st-century climate-change scenarios. *Climatic Change*, **112**, 1037–1058.
- Warren R, Price J, VanDerWal J, Cornelius S, Sohl H (2018) The implications of the United Nations Paris Agreement on climate change for globally significant biodiversity areas. *Climatic Change*, **147**, 395–409.
- Watson JEM, Dudley N, Segan DB, Hockings M (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature*, **515**, 67–73.
- Wheatley CJ, Beale CM, Bradbury RB, Pearce-Higgins JW, Critchlow R, Thomas CD (2017) Climate change vulnerability for species—Assessing the assessments. *Global Change Biology*, **23**, 3704–3715.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) *Island biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, 401 pp.
- Williams JW, Jackson ST, Kutzbach JE (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 5738–5742.
- Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA, Langham G (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLoS Biology*, **6**, e325.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson J, de la Rosa C, Rivadeneira MM, Jetz W (2014) EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, **95**, 2027–2027.
- Winter M, Devictor V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 199–204.

Acknowledgements

This work was supported by grants from the ANR (14-CE02-0021-01) and the Fondation BNP Paribas (INVACOST).

Author Contributions and Competing Interests

CL and CB conceived the idea for this manuscript with input of FC. CL collected the data and performed the analysis. CL wrote the first draft and all authors contributed to writing. The authors declare no conflict of interest.

III.4 Synthèse : résultats clés et portée

La première partie de ce chapitre (section III.2) avait pour objectif de déterminer les régions ayant un fort intérêt pour la conservation au travers des trois facettes de la diversité (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique) des mammifères insulaires endémiques menacés d'extinction et en corrigeant par la superficie. Nos résultats soulignent des régions insulaires clés pour la protection de la diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle des mammifères endémiques, telles que Madagascar et les îles de l'océan Indien ou encore Wallacea. Alors que ces régions abritent une diversité (au travers des trois facettes) plus importante qu'attendue selon leur superficie, ce n'est pas le cas pour l'ensemble des régions. Par exemple, les Philippines sont caractérisées par une diversité fonctionnelle et phylogénétique plus importante qu'attendu selon leur superficie, alors que ce n'est pas le cas pour la dimension taxonomique. Nos résultats révèlent également que le pourcentage de couverture des zones protégées était globalement faible parmi les régions insulaires (~ 10%) mais n'était pas également distribué. Enfin l'importance de la diversité des mammifères endémiques insulaires à risque d'extinction affectée par une menace varie en fonction de la facette de la diversité considérée. Par exemple, au sein de Wallacea, l'importance de la surexploitation était similaire entre les trois facettes de diversité alors que l'importance de la modification d'habitat était plus importante parmi la facette phylogénétique par rapport aux facettes fonctionnelle et taxonomique.

La seconde partie de ce chapitre (section III.3) avait quant à elle pour objectif d'identifier les îles et les archipels les plus vulnérables au changement climatique futur. Nos résultats ont montré que les îles vulnérables se concentraient dans l'océan Pacifique, et plus particulièrement que six archipels hautement vulnérables au changement climatique à venir ont été identifiés : l'archipel de Bismarck, l'archipel de Malaisie, la Nouvelle-Calédonie, les Nouvelles-Hébrides, les Îles Salomon et de la Sulawesi. Parmi ces six archipels, seulement deux d'entre eux étaient identifiés comme très exposés au changement climatique futur, alors que tous étaient identifiés comme remarquablement sensibles et ayant une capacité d'adaptation faible face au changement climatique. Ces deux dernières composantes sont donc particulièrement importantes pour déterminer la vulnérabilité. De plus, les résultats de vulnérabilité de chaque archipel peuvent être liés à certaines variables constituant les composants d'exposition, de sensibilité et de capacité adaptative. Par exemple, le Japon et les Antilles, non identifiés comme des archipels hautement vulnérables, partageaient des valeurs élevées de capacité adaptative, mais les Antilles étaient principalement associées à des valeurs faibles d'isolement géographique et de taux d'extinction, tandis que le Japon était davantage associé à de forte valeur de caractère évolutif distinct parmi les espèces présentes au sein de

l'archipel.

Ces deux études ont permis d'identifier des zones de diversité intéressantes d'un point de vue de la conservation et également des zones vulnérables au changement climatique qui peuvent être chevauchantes comme les îles appartenant à l'archipel de Wallacea. Ces approches peuvent aider à renforcer les stratégies spatiales de conservation des îles dans un contexte de changements globaux actuel et futur.

CHAPITRE IV

DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES



IV.1 Synthèse et implications

La biodiversité mondiale est aujourd'hui extrêmement menacée en raison de la perte d'habitat, de la pollution, de la surexploitation, des invasions biologiques ou encore du changement climatique. Parmi les écosystèmes particulièrement vulnérables aux pressions anthropiques, les îles, abritant une exceptionnelle biodiversité, sont l'un des épicycles actuels de la crise d'extinction. Cependant, l'étude des perturbations anthropiques au sein des îles a été majoritairement faite de manière indépendante, c'est-à-dire qu'une unique menace est généralement considérée, et est communément focalisée sur la diversité taxonomique, omettant d'autres caractéristiques complémentaires de la biodiversité. Ainsi, afin d'avoir une vision plus globale et plus précise des changements globaux au sein des îles, il est important d'examiner de manière plus inclusive les pressions anthropiques sur différentes dimensions de la diversité. C'est dans ce cadre que ce travail de thèse s'est inscrit. En effet, comme mentionné dans l'introduction, l'objectif principal a été de caractériser et de quantifier, à l'échelle mondiale, la diversité endémique insulaire face aux changements globaux. Afin de répondre à cet enjeu, cette thèse a été construite en deux parties dont les objectifs étaient respectivement :

- (i) De décrire l'importance des menaces au travers différentes dimensions de la diversité endémique insulaire ;
- (ii) D'examiner les changements globaux actuels et les changements climatiques futurs dans une perspective de conservation de la biodiversité endémique insulaire.

Dans la suite de ce chapitre, je vais d'abord synthétiser les principaux résultats obtenus dans le cadre de ce travail de thèse, puis je discuterai de certaines limites associées aux données de la Liste rouge des espèces menacées, et également associées à l'utilisation des différentes dimensions de la biodiversité et aux menaces pesant sur elle. Enfin, dans une dernière partie, je discuterai de deux exemples de perspectives à l'issue de ce travail de thèse pour mieux évaluer les effets et impacts des changements globaux sur la biodiversité insulaire.

IV.1.1 Menaces majeures pesant sur la diversité endémique insulaire

Jusqu'ici les études des menaces à l'échelle des îles ont été restreintes à des groupes taxonomiques (p. ex. aux plantes ; Caujapé-Castells *et al.*, 2010), à des régions (p. ex. Madagascar ; Jenkins *et al.*, 2014), ou encore à des menaces spécifiques (p. ex. aux invasions biologiques ; Bellard *et al.*, 2017) et aucune de ces études n'a caractérisé les menaces pesant sur les écosystèmes insulaires à l'échelle globale, et prospecté leurs distributions et importances au sein de différents

groupes taxonomiques. Grâce à la méthode des réseaux, nous avons montré que les invasions biologiques représentent le facteur majeur à l'origine des extinctions au sein des îles, suivit secondairement par la surexploitation et l'agri/aqua-culture, puis par le reste des menaces qui sont d'importance minime. Concernant les facteurs de déclin de populations, nos résultats soulignent pour la première fois que la biodiversité endémique insulaire est principalement menacée par la surexploitation et l'agri/aqua-culture, suivies par les invasions biologiques, l'urbanisation, les modifications d'habitat (p. ex. dû aux incendies), et le changement climatique. Le reste des menaces (p. ex. les évènements géologiques ou la production d'énergie et l'exploitation minière) sont très mineures en tant que facteur de déclin de la biodiversité endémique insulaire. Nous pouvons également noter que nos résultats relatifs aux patrons d'importance des menaces diffèrent selon les groupes taxonomiques. En effet, les invasions biologiques constituent la principale menace pour les invertébrés (arthropodes et gastéropodes) et les poissons d'eau douce, tandis que l'agri/aqua-culture et la surexploitation sont principalement associées aux déclin des plantes et des vertébrés terrestres. Les résultats en termes d'importance globale des facteurs de déclin de populations concordent avec ceux de Maxwell *et al.* (2016) s'appuyant sur la biodiversité mondiale. Cependant, les pourcentages d'espèces affectées par les menaces majeures identifiées dans notre étude varient par rapport à ceux de Maxwell *et al.* (2016), en raison de la méthode employée. En effet, alors qu'à l'échelle mondiale le pourcentage d'espèces sujettes à la surexploitation et à l'agri/aqua-culture est respectivement de 72% et 62% (Maxwell *et al.*, 2016), ces deux menaces représentent chacune dans notre cas plus de 20% des liens du réseau d'association espèces - menaces et permet de mettre en évidence l'importance relative de chaque menace par rapport à l'ensemble des interactions menaces - espèces. À l'inverse des facteurs de déclin de populations, les causes d'extinctions des espèces diffèrent entre les échelles insulaire et globale. Parmi toutes les espèces de plantes et de vertébrés terrestres ayant disparu depuis 1500, 75% d'entre elles ont été victimes de surexploitation et/ou d'activités agricoles (Maxwell *et al.*, 2016) alors que les invasions biologiques sont le facteur dominant des extinctions au sein des îles. L'importance relative des facteurs d'extinctions et de déclin, aux échelles insulaire et mondiale, pourrait être due non seulement aux différences d'exposition des espèces aux menaces, mais également à la sensibilité de celles-ci (Isaac & Cowlshaw, 2004 ; Murray *et al.*, 2014). Par exemple, en raison des caractéristiques insulaires (p. ex. syndrome d'insularité, simples structures de communautés biotiques, faibles tailles de population ; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007) les impacts des invasions semblent en général plus importants au sein des îles par rapport aux continents. Par ailleurs, bien que les facteurs d'extinction et de déclin de la biodiversité soient similaires à l'échelle mondiale (Maxwell *et al.*, 2016), ce n'est pas le cas à l'échelle insulaire. Cette différence d'importance entre les menaces pesant sur les espèces disparues

et menacées pourrait être due aux connaissances historiques, pour lesquelles peu d'informations écrites sont disponibles (Johnson & Stattersfield, 1990) et au fait qu'il est parfois difficile d'attribuer une cause d'extinction et de déclin de populations au sein d'une espèce. Également, cette différence apparente dans l'importance des menaces pourrait être associée à la vulnérabilité des espèces. Plus particulièrement, les espèces les plus vulnérables à certaines menaces sont les premières à disparaître, et ces disparitions d'espèces ont pour conséquence que les assemblages d'espèces deviennent moins vulnérables à ces menaces, comme cela a déjà été démontré pour les oiseaux et les invasions biologiques (Biber, 2002 ; Blackburn *et al.*, 2004). Grâce à la méthode des réseaux nous avons pu voir que les associations entre espèces-menaces diffèrent et sont spécifiques. Une telle spécificité peut être expliquée par le fait que les espèces ne sont pas des entités égales et qu'elles diffèrent par exemple par leurs caractéristiques biologiques qui les rendent plus ou moins vulnérables à certaines menaces. Ainsi, en ajoutant la dimension fonctionnelle, définie par des traits écologiques des espèces, nous avons montré le même ordre d'importance des facteurs de déclin de populations que celui identifié en se basant uniquement sur la diversité taxonomique, mettant de nouveau l'accent sur la surexploitation et l'agri/aqua-culture comme menaces majeures des oiseaux et des mammifères insulaires endémiques. Cependant, nos analyses révèlent également que la diversité taxonomique sous-estime la proportion de diversité fonctionnelle associée aux menaces majeures pour les deux groupes taxonomiques considérés (oiseaux et mammifères). L'importance de multiples menaces pesant sur la biodiversité, insulaire ou non, n'a jamais été explorée en termes de diversité fonctionnelle et souligne que la richesse spécifique ne permet pas de caractériser entièrement l'importance relative des menaces et des potentielles conséquences et qu'il est nécessaire de prendre en compte plusieurs facettes surtout dans un contexte de conservation. Alors que l'indice de richesse fonctionnelle permet d'établir une distinction des menaces pesant sur la diversité endémique insulaire, ce n'est pas le cas pour d'autres indices tels que la spécialisation et l'originalité fonctionnelles. En effet, les valeurs de spécialisation fonctionnelle ou d'originalité fonctionnelles étaient proches pour l'ensemble des menaces. Même si ces deux indices ne permettaient pas d'établir des priorités en termes de menaces, ils nous informent sur le fait que l'ensemble des menaces sont associées à des espèces à forte spécialisation fonctionnelle (c.-à-d. que les espèces possèdent des combinaisons de valeurs de traits extrêmes comparé à l'échantillon total des espèces insulaires : oiseaux et mammifères), et également associées à des espèces à faible originalité fonctionnelle (c.-à-d. que les espèces ne possèdent pas de combinaisons de valeurs de traits uniques comparé à l'ensemble des espèces), même si à l'aide de modèles nuls il a été montré que ces patrons sont globalement dépendants de la richesse spécifique. Par ailleurs, les menaces majeures identifiées (surexploitation, agri/aqua-culture, invasions biologiques) ont tendance à être

associées ensemble et avec d'autres menaces mineures et visent les mêmes groupes d'espèces. Par exemple, environ 87% des oiseaux associés à l'agri/aqua-culture et arborant des combinaisons spécifiques de traits (ou autrement dit, représentant des entités fonctionnelles spécifiques), le sont également à la surexploitation. Ainsi, nos résultats ont montré des similitudes et des différences en termes de patrons d'importance relative des menaces et de valeurs absolues de diversité associées à chaque menace. De tels résultats soulignent l'importance d'explorer différentes facettes de la diversité pour mieux évaluer et caractériser les patrons de menaces pesant sur la biodiversité, et également pour mieux comprendre comment les menaces sont liées les unes aux autres et leurs potentielles conséquences.

IV.1.2 Conséquences des menaces majeures pesant sur la diversité endémique insulaire

La surexploitation, l'agri/aqua-culture, et les invasions biologiques sont les menaces majeures identifiées pesant sur la biodiversité endémique insulaire, et celles-ci peuvent avoir des conséquences non-négligeables sur la diversité taxonomique et également fonctionnelle et donc sur le fonctionnement des écosystèmes. En effet, nous avons montré que les menaces identifiées comme majeures, et plus particulièrement l'agri/aqua-culture et la surexploitation, pourraient entraîner la perte d'au moins 10% de la diversité fonctionnelle des oiseaux et des mammifères endémiques insulaires si les espèces endémiques menacées venaient à disparaître des écosystèmes insulaires. Ces menaces affectent des espèces endémiques menacées supportant des fonctions uniques et extrêmes, c'est-à-dire fonctionnellement irremplaçables, comme il a déjà été montré dans la littérature (Mouillot *et al.*, 2013 ; 2014). Ainsi, la perte potentielle de telles espèces peut réduire l'étendue des fonctions ayant pour conséquence de déprécier et d'homogénéiser les assemblages, c'est-à-dire que les espèces deviennent fonctionnellement plus semblables. Par exemple, il a été montré qu'à Madagascar, les invasions biologiques pourraient avoir des effets d'homogénéisation en cascade sur la diversité phylogénétique et fonctionnelle des communautés végétales et animales qui pourrait altérer le fonctionnement et la productivité des écosystèmes (Park & Razafindratsima, 2019). Nous pouvons alors nous questionner sur les profils des espèces qui peuvent être potentiellement perdues par le biais de ces menaces. À l'aide de modèles nuls (c.-à-d. une randomisation de la composition des espèces indépendamment de la richesse en espèces), il a été montré que globalement l'ensemble des menaces (qu'elles soient identifiées comme majeures ou mineures) sont associées aléatoirement à des espèces d'oiseaux et de mammifères quelles que soient leurs caractéristiques écologiques au sein du groupe global d'espèces considérées. En d'autres

termes, les espèces associées aux menaces représentent un échantillon représentatif des espèces endémiques insulaires mondiales, pour une richesse spécifique donnée. Une exception notable peut cependant être soulignée concernant les menaces de surexploitation et d'agri/aqua-culture impactant les mammifères. Qu'importe le modèle nul utilisé (tenant compte ou non d'information sur les régions biogéographiques), nous avons montrés que ces deux menaces sont associées à des mammifères ayant des caractéristiques écologiques spécifiques. Plus particulièrement, ces deux menaces sont majoritairement associées avec des mammifères herbivores ou frugivores, arboricoles, diurnes, spécialisées en termes d'habitat, et ayant une masse corporelle supérieure à un kilogramme. Ainsi, pour protéger la diversité endémique insulaire, notamment le groupe taxonomique des mammifères face à la surexploitation et à l'agri/aqua-culture, des actions de conservation envers les espèces ayant les caractéristiques écologiques décrites précédemment pourraient être mises en place (p. ex. protection d'habitat spécifique). De plus, bien que nous ayons montré que les menaces de surexploitation et d'agri/aqua-culture sont associées à des mammifères ayant des caractéristiques écologiques particulières, il n'y a cependant pas de différence significative de profils d'espèces entre la surexploitation impactant la survie et l'agri/aqua-culture impactant la disponibilité d'habitat. Pourtant, des études antérieures effectuées à l'échelle mondiale avaient révélé que les menaces impactant la disponibilité d'habitat affectaient des espèces de petite taille et écologiquement spécialisées, tandis que les menaces impactant directement sur la survie menaçaient les espèces de plus grandes tailles avec de petites portées (González-Suárez *et al.*, 2013 ; González-Suárez & Revilla, 2014). Nos résultats ont montré que les menaces affectant directement la survie et celles réduisant la disponibilité de l'habitat, c'est-à-dire la surexploitation et l'agri/aqua-culture, étaient toutes deux davantage associées aux espèces de grandes tailles spécialisées en termes d'habitat ou de régime alimentaire. Les patrons obtenus en termes de profil d'espèces affectées par des menaces impactant la disponibilité d'habitat ou la survie peuvent s'expliquer par le fait que seules les espèces endémiques insulaires ont été considérées. De telles espèces se définissent par leur appartenance à des habitats spécifiques et potentiellement par une dépendance à des ressources spécifiques (Devictor *et al.*, 2010b). Ainsi, nos résultats à l'échelle globale montrent qu'il s'agit des espèces à fortes spécialisations fonctionnelles qui risquent de disparaître en raison de ces deux menaces (surexploitation et agri/aqua-culture), au profit d'espèces plus généralistes. Les conséquences pour les écosystèmes insulaires pourraient être multiples incluant par exemple des co-extinctions entre taxons interdépendants, c'est-à-dire entre mammifères frugivores et les plantes fruitières qui pourraient avoir de graves conséquences sur la régénération de forêt. De plus, dans un contexte d'évolution temporelle de l'intensité des menaces, les caractéristiques écologiques des espèces peuvent permettre d'anticiper la sensibilité et la capacité d'adaptation des espèces, ainsi que leur

vulnérabilité globale surtout dans le cadre du changement climatique et de la protection de la biodiversité. Ainsi, nous avons montré que les espèces de mammifères susceptibles de disparaître en premier en raison du changement climatique dans les îles les plus vulnérables devraient être des espèces spécialisées en terme de régime alimentaire et ayant de longue durée de génération. La disparition de telles espèces peut entraîner une dégradation substantielle du niveau trophique des communautés insulaires et causer davantage d'homogénéisation. Ces résultats impliquent des conséquences graves pour les processus écosystémiques qui dépendent d'interactions spécifiques comme il a été montré pour des communautés frugivores au sein d'îles océaniques qui ont subi de nombreuses extinctions d'espèces (Heinen *et al.*, 2018).

IV.1.3 Zones insulaires d'intérêt en terme de diversité et de vulnérabilité face aux changements globaux

La perte rapide et persistante de la diversité biologique amène à préciser les priorités de conservation et à cibler les fonds limités disponibles pour assurer la survie du plus grand nombre d'espèces différentes possible. Une approche classique de la planification systématique de la conservation consiste à identifier les zones contenant une concentration exceptionnelle de la biodiversité mesurée par la richesse en espèces, l'endémisme des espèces, ou encore le nombre d'espèces menacées (Margules & Pressey, 2000). Dans le cadre de cette thèse, nous avons identifié la Polynésie-Micronésie, Madagascar et les Antilles comme les régions insulaires où a été recensé le plus grand nombre d'extinctions et d'espèces menacées de vertébrés, de plantes, et d'invertébrés, et ces régions sont actuellement sujettes à différentes pressions anthropiques. En effet, les invasions biologiques menacent principalement les régions insulaires du Pacifique et de l'Atlantique telles que la Polynésie-Micronésie et les Antilles, alors que les régions insulaires restantes, principalement situées dans l'océan Indien et près des côtes asiatiques, sont majoritairement menacées par la surexploitation et l'agri/aqua-culture. Cependant, identifier des régions intéressantes d'un point de vue de la diversité et des menaces en se concentrant uniquement sur la diversité taxonomique suppose que l'extinction ou le déclin de toutes les espèces est équivalent alors qu'elles sont le produit de processus écologiques et évolutifs (Vane-Wright *et al.*, 1991 ; Faith, 1992). Par conséquent, la sélection de régions basée uniquement sur la richesse en espèces n'est pas forcément la meilleure stratégie de conservation car elle ne prend pas en compte d'autres facettes de la diversité telles que les diversités fonctionnelle ou phylogénétique (Faith, 1992 ; Mazel *et al.*, 2014) et pourrait identifier des zones prioritaires avec une composition d'assemblage similaire, au prix de la protection d'assemblages uniques. Ce n'est que très récemment que différentes dimensions de

diversité ont été considérées afin de proposer des priorités de conservation plus intégratives (p. ex. Brum *et al.*, 2017 ; Pollock *et al.*, 2017), mais aucune étude ne s'est particulièrement focalisée sur les écosystèmes insulaires. Ainsi, en corrigeant la diversité des régions insulaires par la superficie, nous avons identifiés entre autre Madagascar mais aussi Wallacea comme des zones d'intérêt pour la conservation de la diversité menacée (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique) des mammifères endémiques alors que par exemple Sundaland et la Papouasie-Nouvelle-Guinée, régions de grande superficie et arborant un important nombre d'espèces, n'ont pas identifiées comme telles. L'ensemble de ces régions ont pourtant été identifiées comme des points chauds de biodiversité par Myers *et al.* (2000). Cependant, la méthodologie utilisée pour déterminer les points chauds de biodiversité combine un simple indice de menace (perte de végétation primaire) avec une mesure d'endémisme végétal. Cette mesure d'endémisme végétal se base sur des nombres absolus d'espèces (quelle que soit la superficie des points chauds de biodiversité) et sur des nombres relatifs d'espèces par rapport à l'étendue initiale et restante de la végétation naturelle en supposant implicitement une relation linéaire simple entre surface et diversité alors que ce n'est pas forcément le cas (Rosenzweig, 1995). Par ailleurs, les menaces sont des entités dynamiques dont l'intensité et l'importance peuvent évoluer au cours du temps. Ainsi, il est également important de considérer comment les zones insulaires d'intérêt pour la conservation vont être vulnérables aux changements globaux futurs et particulièrement climatiques. Dans ce cadre, nous avons identifié six archipels hautement vulnérables face au changement climatique à venir en se basant sur les mammifères endémiques : l'archipel de Bismarck, l'archipel de Malaisie, la Nouvelle-Calédonie, les Nouvelles-Hébrides, les Îles Salomon et de la Sulawesi. Ces archipels ont récemment été identifiés comme également vulnérables aux changements climatiques en se basant sur les plantes à fleurs (Véron *et al.*, 2019a). De plus, la perte de ces îles entraînerait une perte de diversité phylogénétique des plantes plus importante que prévu par simple hasard et donc une perte de capacité d'adaptation face aux changements globaux, même si cette perte serait relativement faible (Véron *et al.*, 2019a). En tout cas, même si l'échelle spatiale était différente entre les différentes études présentées au sein de ce manuscrit de thèse, des zones ont été identifiées comme des zones d'intérêt en terme de diversité menacée abritée et également comme des zones vulnérables au changement climatique à venir. C'est par exemple le cas des îles appartenant à l'archipel de Wallacea qui est une zone abritant une diversité (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique) menacée intéressante d'un point de vue de la conservation et qui présente une vulnérabilité importante au changement climatique à venir. Wallacea ne présente pas le plus grand nombre d'extinctions d'espèces insulaires, à l'inverse de Madagascar. Même si Madagascar est le lieu de nombreuses extinctions d'espèces insulaires et abrite une importante diversité (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique) menacée, sa

vulnérabilité au changement climatique à venir reste moindre par rapport à Wallacea en se basant sur les mammifères insulaires endémiques. Bien que nous puissions identifier des priorités parmi les archipels selon la perspective temporelle à laquelle on se place, l'identification des zones d'intérêt pour la conservation diverge suivant les groupes taxonomiques, les variables, les méthodes et l'échelle temporelle utilisés. Il peut ainsi être nécessaire de définir clairement les objectifs et les mesures à considérer afin de maximiser la diversité à protéger. Par exemple, trois dimensions de diversité ont été considérées afin d'identifier les zones d'intérêt pour la conservation de la diversité des mammifères insulaires endémiques, et des différences ont pu être observées concernant les régions insulaires abritant une diversité plus ou moins importante qu'attendue selon leur superficie. C'est le cas des Philippines qui sont caractérisées par une diversité fonctionnelle et phylogénétique plus importante qu'attendue selon leur superficie, alors que ce n'est pas le cas pour la dimension taxonomique. Bien que le choix de l'échelle spatiale puisse grandement modifier le degré de congruence entre les facettes de diversité en modifiant l'importance relative des différents processus évolutifs et écologiques, la tendance a été de rechercher les meilleurs scénarios possibles pour établir des priorités de la conservation par exemple dans lesquels la congruence spatiale de multiples facettes de la diversité permet une protection efficace de multiples priorités de conservation (p. ex. Pollock *et al.*, 2017). Cependant, il se peut qu'il n'existe pas de solutions optimales permettant d'assurer une protection adéquate de toutes les formes de diversité (Cadotte & Tucker, 2018), et des valeurs de chaque dimension (c.-à-d. qu'est-ce que l'on souhaite protéger ?, quelle est l'importance de chaque dimension ?) en tenant compte de la dynamique temporelle. Dans le cadre de cette thèse, nous avons montré au sein des régions insulaires que l'importance relative des menaces peut varier suivant les trois dimensions de la diversité des mammifères endémique insulaires, ce qui peut amener les programmes de conservation à se focaliser sur différentes menaces en fonction de la diversité considérée. Par exemple, neuf menaces affectent la diversité des mammifères endémiques de Wallacea. Bien que les menaces majeures (c.-à-d. la surexploitation et l'agri/aqua-culture) aient une importance relative similaire selon les trois facettes de la diversité, ce n'est pas le cas pour l'urbanisation qui montre une importance plus grande au niveau de la dimension phylogénétique par rapport aux autres facettes (fonctionnelle et taxonomique). Ainsi, les actions de conservation pourraient être amenées à se focaliser sur différentes menaces en fonction de l'aspect de la diversité qu'elles souhaitent conserver, tout en garantissant leurs efficacités de protections de la biodiversité face aux différentes menaces. Par exemple, bien qu'il ait été souligné dans la littérature que les aires protégées pourraient jouer un rôle clé dans l'atténuation et/ou l'adaptation au changement climatique (Watson *et al.*, 2014), elles risquent de ne plus répondre aux besoins des espèces à l'avenir, comme cela a été montré par l'utilisation de modèles de distributions

d'espèces sur les îles des Açores (Ferreira *et al.*, 2019). Étendre les aires protégées pourraient être une solution, surtout qu'au sein des régions insulaires, la couverture des aires protégées est plutôt faible (~10%). Cependant, est-ce que cela serait efficace pour protéger les espèces du déclin ou de l'extinction locale face au changement climatique ? Mesurer l'efficacité des aires protégées comme l'efficacité des différentes actions de conservation (voir Akçakaya *et al.* (2018) pour l'évaluation du succès du rétablissement et de la conservation des espèces - Liste verte des espèces de l'UICN) est nécessaire pour optimiser les impacts des mesures de conservation. Par exemple, dans le cas des aires protégées, il a été montré que l'efficacité des aires protégées dépend des métriques considérées et qu'il est nécessaire de définir clairement les mesures d'efficacité et les contrôles utilisés dans ces évaluations (Cazalis *et al.*, 2019). Si la biodiversité insulaire endémique n'est pas en mesure de s'adapter et à disperser vers des zones favorables et que les aires protégées ne peuvent participer à son maintien, un dernier recours pourrait être l'établissement de mesures de réintroduction voire de translocation (Thomas, 2011) permettant de contribuer à la préservation de la diversité évolutive et écologique des espèces insulaires.

Pour résumé, cette thèse, et les articles qui la composent, constitue une première tentative d'exploration de l'importance relative de multiples menaces pesant sur la biodiversité endémique insulaire et ajoute à notre compréhension de la façon dont les changements globaux menacent la diversité fonctionnelle et taxonomique des îles. Plus particulièrement, trois menaces majeures affectent la biodiversité endémique insulaire et peuvent avoir des conséquences non-négligeables sur les écosystèmes insulaires. Cependant, l'importance des menaces peut varier selon les groupes taxonomiques, les régions insulaires, et les dimensions de la diversité, et certaines menaces peuvent cibler des espèces ayant des caractéristiques écologiques spécifiques. La caractérisation des menaces peut constituer un premier pas vers la clarification des priorités de gestion (Burgman *et al.*, 2007) afin de comprendre comment et où réduire les menaces pesant sur la biodiversité, et donc d'améliorer la persistance des espèces (Salafsky *et al.*, 2002). Par ailleurs, nous avons également montré que l'identification des régions insulaires d'intérêt en termes de diversité et de vulnérabilité face aux changements globaux peut varier suivant les méthodes utilisées, mais que les régions peuvent également être chevauchantes. L'utilisation de diverses approches peut aider à renforcer où les stratégies de conservation des îles doivent être mises en place dans un contexte de changements globaux actuel et futur. Néanmoins, l'identification optimale des sites pour la conservation doit prendre en compte de nombreuses priorités potentiellement concurrentes autres que biologiques, telles que sociologiques ou économiques (Faith & Walker, 2002 ; Bennett *et al.*, 2014). En effet, la

réponse des populations humaines au changement climatique peut influencer sur la capacité des espèces à faire face, à s'ajuster ou à éviter les impacts climatiques (Maxwell *et al.*, 2015 ; Martin & Watson, 2016). Même si nos résultats permettent d'identifier de grandes orientations en terme de priorité des menaces et de régions, il conviendrait cependant d'entreprendre des études plus ciblées, à des échelles locales, afin de définir des politiques de conservation et de gestions efficaces et pertinentes. Néanmoins, les résultats notables énumérés précédemment restent interprétables dans un cadre précis, contraints par diverses limites dont certaines seront abordés dans la partie suivante.

IV.2 Limites et avancées méthodologiques

IV.2.1 Liste rouge mondiale des espèces menacées

Malgré le fait que nous avons essayé d'être le plus exhaustif possible, les études présentées dans ce manuscrit sont contraintes par la disponibilité des données. En particulier, les quatre études utilisent les données de l'UICN. Souvent, les évaluations de la biodiversité présentent des biais temporels, spatiaux et taxonomiques (Pereira *et al.*, 2012 ; McRae *et al.*, 2017) dont l'UICN n'est pas exempte. Sur les 7,4 à 10 millions d'espèces existant sur Terre (Mora *et al.*, 2011), seulement 1,7 millions d'espèces ont été décrites jusqu'à ce jour (Mace *et al.*, 2005). Les taxons décrits sont cependant fortement biaisés vers la mégafaune terrestre et la mégaflore, et également vers les régions tempérées plutôt que tropicales (Mace *et al.*, 2005). Parmi les espèces décrites, moins de 5% ont été évaluées par la Liste rouge mondiale des espèces menacées (IUCN, 2019). Ces évaluations ont été réalisées pour quelques groupes taxonomiques seulement, et la proportion d'espèces évaluées au sein de chaque groupe varie fortement par rapport à sa représentation dans la biodiversité mondiale (Figure 9). Ainsi, l'UICN est fortement biaisée en faveur des vertébrés (où l'évaluation des risques d'extinction a été réalisée de manière exhaustive pour les mammifères et les oiseaux) alors que les invertébrés représentent le groupe taxonomique le plus important du règne animal (~97% de tous les animaux ; Pereira *et al.*, 2012) et que la perte de biodiversité peut être plus prononcée chez ce dernier (Thomas *et al.*, 2004). Ce biais d'évaluation taxonomique est également valable à l'échelle des écosystèmes insulaires. Par exemple, à l'échelle globale environ 70 000 espèces de plantes vasculaires sont endémiques aux îles (Kreft *et al.*, 2008), et il a été estimé qu'entre 3 500 et 6 800 de ces espèces pourraient être fortement menacées (statut UICN en danger et en danger critique d'extinction) même si les auteurs reconnaissent toutefois que leur estimation pourrait être sévèrement sous-estimée (Caujapé-Castells *et al.*, 2010). Dans le cadre de la section II.2 du chapitre II, seulement 4 458 espèces de plantes insulaires (dont 3 131 menacées) ont

été extraites de la Liste rouge de l'UICN. Ceci représente environ 6% des espèces de plantes vasculaires endémiques aux îles qui ont leur statut de conservation évalué. Comparé au taux d'évaluation du risque d'extinction des plantes vasculaires, celui-ci est quasiment de 100% chez les oiseaux à l'échelle globale et également à l'échelle des îles (Baillie *et al.*, 2004). Ainsi la représentativité des oiseaux et plus particulièrement du risque d'extinction et des menaces est robuste pour ce groupe par rapport aux plantes. De ce fait, bien que la section II.2 du chapitre II s'appuie sur différents groupes taxonomiques (vertébrés, invertébrés, plantes) pour mettre en évidence l'importance relative des menaces sur la biodiversité endémique insulaire, les patrons globaux obtenus reflètent principalement les menaces des vertébrés terrestres. De plus, au vu de la mise en évidence de patrons spécifiques entre menaces et groupes taxonomiques, l'impact de certaines menaces à l'échelle globale pourrait être sous-estimé en raison de l'échantillonnage restreint concernant les plantes et les invertébrés, ce qui engendre une vision biaisée des patrons de menaces. Ainsi, à part la section II.2 du chapitre II, les autres sections se sont focalisées sur des groupes taxonomiques qui sont bien représentés (oiseaux et/ou mammifères) en termes de disponibilité de données, même si cela implique que les résultats ne sont pas applicables à tous les groupes taxonomiques. Les données de la Liste rouge de l'UICN donnent un bon aperçu de la situation actuelle des espèces, mais elles ne doivent pas être interprétées comme une évaluation complète de la biodiversité mondiale. À travers un plan stratégique pour la période 2017-2020, l'UICN et les partenaires de la Liste rouge ont travaillé et continuent de travailler à combler les lacunes en matière de couverture taxonomique et géographique concernant les plantes, les invertébrés, les champignons et les espèces d'eau douce et marines (IUCN, 2019). Même si évaluer l'ensemble des espèces présente sur Terre est impossible, une meilleure représentativité de la biodiversité fournirait une base solide pour éclairer les décisions prises au niveau mondial, par exemple en matière de planification de la conservation, d'affectation des ressources, d'études d'impact sur l'environnement, de surveillance des tendances en matière de biodiversité (grâce à l'indice Liste Rouge échantillonné de l'UICN ; Baillie *et al.*, 2008) et de mise au point d'indicateurs de biodiversité (Rodrigues *et al.*, 2006 ; Rodríguez, 2008). Cependant, le rythme et l'ampleur du développement de travaux d'évaluation de la biodiversité sont extrêmement limités par la disponibilité des ressources financières (Stuart *et al.*, 2010).

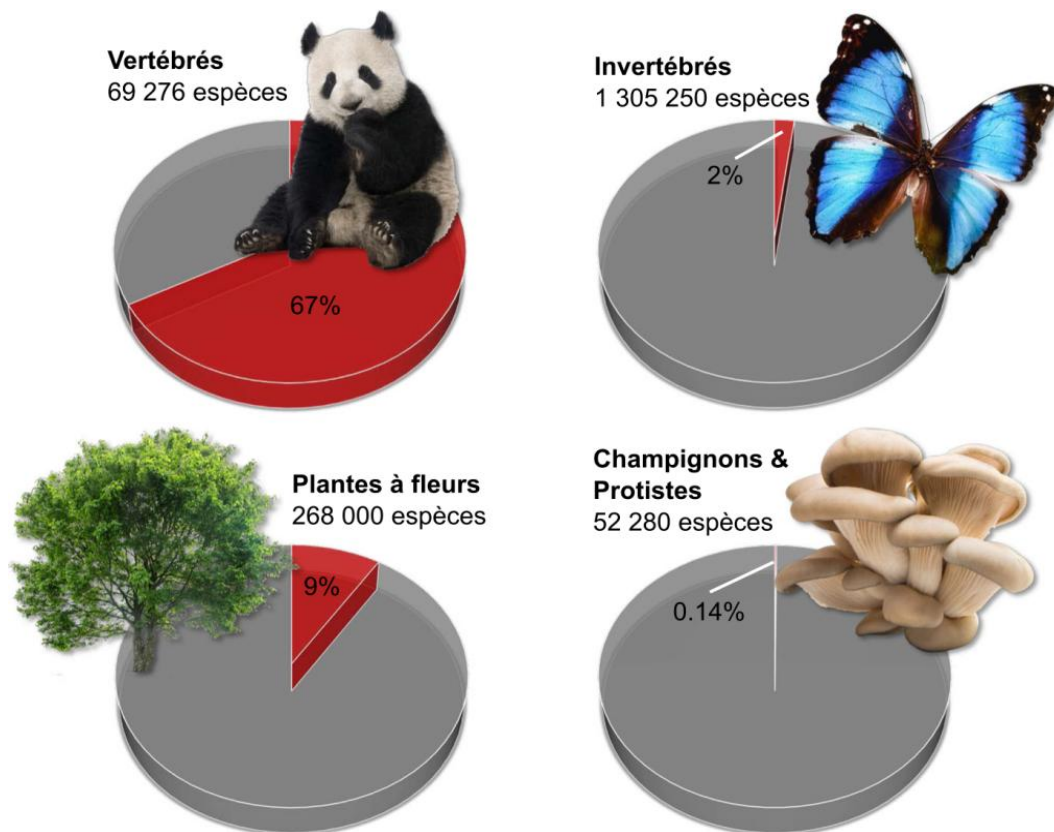


Figure 9 : Exemples de pourcentages d'espèces évaluées par la Liste rouge de l'UICN par rapport au nombre d'espèces décrites (chiffres 2018 ; Eisenhauer *et al.*, 2019). Notamment, le pourcentage d'espèces évaluées au sein des groupes taxonomiques varie fortement.

D'autre part, les menaces peuvent présenter un risque relativement mineur en raison de leurs intensités par rapport à d'autres. De même que la sous-évaluation de certains groupes taxonomiques, l'absence d'information et de considération sur l'intensité des menaces peut également biaiser les patrons d'importance relative des menaces sur la biodiversité endémique insulaire obtenus dans le cadre de la section II.2 du chapitre II, et peut rendre les stratégies de conservation difficiles à hiérarchiser afin d'en assurer leur réussite (Salafsky *et al.*, 2008 ; Hayward, 2009). Même si l'UICN fournit des informations sur l'étendue (proportion de la population totale impactée par une menace) et la sévérité des menaces (information sur les déclinés de population causés par une menace) aidant à mieux cerner les menaces principales et secondaires, ces informations sont disponibles pour peu d'espèces et il n'existe pas à ma connaissance d'autres sources de données sur l'intensité de multiples menaces. En effet, seulement 30% des espèces menacées d'extinction avaient des informations sur l'étendue et la sévérité de menaces (partie II.2 du chapitre II). Cependant, le patron d'importance relative des menaces pesant sur la biodiversité insulaire était similaire lorsqu'il a été restreint aux espèces identifiées comme considérablement et durement impactées par des menaces (c.-à-d. étendue de la menace : proportion totale (> 90%) et majoritaire (50-90%) de la population touchée ;

sévérité de la menace : très rapide, rapide et lent déclin de la population, mais significatif). De plus, de nombreuses espèces n'ont pu être considérées dans cette analyse en l'absence d'information sur les menaces. Le manque d'évaluation des processus menaçants, en raison de sous-détection ou sous-documentation, est également un facteur pouvant créer des incertitudes sur les patrons obtenus. Pour de nombreuses espèces, la connaissance de ce qui les menace est insuffisante, et l'absence de menaces indiquée par le schéma de classification de l'UICN n'implique pas nécessairement qu'elles en sont complètement exemptes. Par exemple, dans le cadre de la partie II.2 du chapitre II, 6 026 espèces menacées endémiques insulaires de tout taxon ont été extraites de la base de données de l'UICN, dont une menace au moins a été recensée pour seulement 4 127 espèces d'entre elles. Pour les espèces sans indications de menaces, il pourrait être justifié d'utiliser des espèces écologiquement ou géographiquement équivalentes pour établir une liste de menaces potentielles (Hayward, 2009) pour combler cette lacune en absence d'autres alternatives. En effet, il a été montré que les traits d'histoire de vie des espèces influencent la réponse des taxons aux menaces (p. ex. González-Suárez *et al.*, 2013 ; Pacifici *et al.*, 2017). Cela est également vrai à l'échelle insulaire comme nous l'avons montré pour les menaces de surexploitation et d'agri/aqua-culture qui sont associées à des mammifères ayant des caractéristiques écologiques spécifiques (c.-à-d. herbivores ou frugivores, arboricoles, diurnes, spécialisées en termes d'habitat, et ayant une masse corporelle supérieure à un kilogramme ; section II.3 du chapitre II). De ce fait, des techniques d'inférence de données manquantes, telles que celles utilisées dans le cas de données manquantes de traits d'histoire de vie des espèces (Penone *et al.*, 2014) et de risques d'extinction (p. ex Bland *et al.*, 2015), ou des modèles multi-états avec état non-observable (utilisés dans le cadre de CMR ; Weiss-Lehman *et al.*, 2017) afin d'estimer des probabilités associées aux menaces non documentés pourraient être appliquées dans cette perspective. Toutefois, comme le risque d'extinction, il serait vain d'énumérer l'ensemble des menaces pesant sur chaque espèce évaluée par la Liste rouge de l'UICN, car les actions de conservation pour faire face aux diverses menaces se refléteront dans des plans de rétablissement à l'échelle populationnelle ou à des sites spécifiques comme les aires protégées (Hayward, 2009). L'énumération des menaces est donc plus pertinente aux échelles régionales et locales. À l'échelle globale, il serait intéressant d'appliquer un système similaire que celui développé pour les statuts de conservation : l'indice Liste Rouge échantillonné (SRLI ; Baillie *et al.*, 2008). Cela pourrait permettre d'avoir une vision globale des menaces pesant sur différents taxons, plus ou moins évalués, sans pour autant identifier chaque menace de chaque espèce.

IV.2.2 Indicateurs pour évaluer la biodiversité

En réponse aux préoccupations croissantes concernant l'avenir de la biodiversité, différentes facettes de la biodiversité autres que le nombre d'espèces sont de plus en plus considérées dans les approches de conservation (Cadotte & Tucker, 2018) pour, par exemple, identifier des zones revêtant une importance particulière pour la biodiversité et les services écosystémiques (p. ex. Albouy *et al.*, 2017 ; Brum *et al.*, 2017 ; Pollock *et al.*, 2017). Dès lors de multiples métriques ont été élaborés pour définir la diversité fonctionnelle (Mouchet *et al.*, 2010) et phylogénétique (Tucker *et al.*, 2017). Même s'il existe une multitude d'indices reflétant différentes dimensions de diversité et des équivalents entre diversité taxonomique, phylogénétique, et fonctionnelle, cela soulève la question de comparaison des indices de diversité. Par exemple, dans le cadre de la section III.2 du chapitre III, l'indice de Faith (Faith, 1992) a été utilisé pour caractériser la diversité phylogénétique et l'indice de richesse fonctionnelle (Villéger *et al.*, 2008) pour la diversité fonctionnelle. Bien que ces deux indices caractérisent une richesse, ils ne se basent pas sur une même approche. En effet, le calcul de l'indice de Faith se base sur une approche par dendrogramme (somme des longueurs de toutes les branches phylogénétiques couvertes par l'ensemble des espèces considérées) alors que celui de la richesse fonctionnelle se base sur un espace multidimensionnel (quantité d'espace de niche fonctionnelle rempli par l'ensemble des espèces considérées suivant leurs positions dans l'espace de traits fonctionnels). L'approche par dendrogramme pour caractériser la diversité fonctionnelle est possible (Petchey & Gaston, 2002), cependant cette approche a tendance à moins bien représenter les valeurs de traits initiales par rapport à l'approche par espace multidimensionnel et peut influencer sur les résultats obtenus (Maire *et al.*, 2015). Ainsi, des espaces multidimensionnels ont été utilisés pour représenter la diversité fonctionnelle des oiseaux et de mammifères endémiques qui représentent un taux d'erreur de moins de 8% entre les distances fonctionnelles initiales et finales (section II.3 du chapitre II). Même si le choix de l'indice est avant tout guidé par la composante d'intérêt de la diversité considérée, plusieurs indices existent pour décrire une composante particulière (p. ex. la richesse) d'une dimension de diversité. Cependant, les revues existantes ne fournissent que des indications individuelles sur les avantages et les inconvénients des métriques de facette de diversité sans comparaisons entre les métriques d'une même dimension de diversité ou de différentes dimensions de diversité (Mouchet *et al.*, 2010 ; Tucker *et al.*, 2017). Ainsi, une réflexion est à mener concernant la sélection des indices et plus particulièrement le compromis entre la cohérence des indicateurs et la fiabilité des indices à bien représenter chaque diversité. D'autant plus qu'il a été constaté que l'ampleur des congruences et des inadéquations le long des trois facettes de diversité dépend des indices considérés (Mazel *et al.*, 2014 ; Daru *et al.*, 2019). De plus, pour un professionnel issu du milieu de la conservation, il est très difficile de savoir

quelle métrique il faut appliquer ou ce qu'il faut privilégier en terme de diversité et composante associée (p. ex. richesse, divergence, régularité). Par exemple, nous avons utilisé plusieurs indices fonctionnels (richesse, spécialisation, et originalité) pour décrire l'importance des menaces (section II.3 du chapitre II). Normalement, l'ensemble de métriques utilisées permet de détecter les effets des menaces sur les assemblages d'espèces (Buisson *et al.*, 2013 ; Richardson *et al.*, 2018), mais dans notre cas seule l'indice de richesse fonctionnelle permet d'établir une hiérarchisation des menaces pesant sur la diversité endémique insulaire. Même si les indices de spécialisation et d'originalité fonctionnelle ne permettaient pas d'établir des priorités en termes de menaces, ils nous informent sur le fait que l'ensemble des menaces sont associées à des espèces à forte spécialisation fonctionnelle et à faible originalité fonctionnelle. Cependant, malgré la valeur potentielle de tenir compte des différences évolutives et fonctionnelles des espèces, la plupart des travaux sont restés dans la littérature scientifique et sont rarement appliqués aux activités de conservation existantes ou nouvelles (Tucker *et al.*, 2019). Cet écart entre concept et application a déjà été noté (Winter *et al.*, 2013), et reste toujours à combler. Une exception notable est le programme *EDGE of Existence* de la *Zoological Society of London*, qui utilise une mesure composée du caractère distinctif évolutif (soulignant les espèces sans parents proches) et de l'état de conservation pour développer des listes identifiant des espèces prioritaires (Isaac *et al.*, 2007). Bien que la mesure d'originalité évolutive soit largement utilisée en biologie de la conservation (Konratyeva *et al.*, 2019), l'ordre de hiérarchisation des espèces basé sur cet indice n'est pas aussi efficace que le calcul de la diversité phylogénétique (Faith, 1992) pour saisir les variations des caractéristiques. Ceci est principalement dû au fait que les mesures d'originalité évolutive ne tiennent pas compte de la complémentarité phylogénétique entre les espèces, c'est-à-dire qu'en conservant les espèces avec les plus fortes valeurs d'originalité évolutive, certaines branches profondes seront probablement représentées plusieurs fois, tandis que d'autres pourraient ne pas l'être du tout (Véron *et al.*, 2019b). La variation des caractéristiques n'est donc pas correctement capturée et maximisée, mais cette mesure reste utile pour la biologie de la conservation car elle propose de protéger les espèces qui peuvent représenter de longues branches capturant des caractéristiques anciennes partagées par très peu d'espèces (Isaac *et al.*, 2007 ; Véron *et al.*, 2019b). Ainsi, même si des applications de métriques autres que taxonomiques existent dans un contexte de conservation, il reste encore des réflexions à mener sur les métriques à utiliser et leurs buts sous-jacents (c.-à-d. qu'est-ce que l'on protège).

Par ailleurs, les différentes facettes de diversité sont caractérisées par diverses limites, mais je me contenterai tout au long de ce paragraphe de discuter de certaines d'entre elles dans le cadre de la diversité fonctionnelle uniquement car cette facette est utilisée dans deux des quatre articles scientifiques présentés au cours du manuscrit de thèse (section II.3 du chapitre II et les sections III.2

du chapitre III). Cette diversité est généralement définie comme une composante de la biodiversité qui concerne généralement la gamme de choses que font les organismes dans les communautés et les écosystèmes, et est l'une des meilleures métriques du fonctionnement des écosystèmes actuellement disponible (Petchey *et al.*, 2004 ; Petchey & Gaston, 2006; Cadotte *et al.*, 2009 ; Flynn *et al.*, 2011). Dans le cadre de cette thèse, les travaux menés utilisant des informations sur des traits d'espèces visés plutôt à quantifier la distribution des traits de groupements d'espèces affectées par une même menace (partie II.3 - chapitre II) ou localisées dans une même région (partie III.2 - chapitre III). Ainsi parler de diversité de « traits » semble plus adéquat que de parler de diversité fonctionnelle même si le terme de diversité fonctionnelle est largement privilégié dans la littérature. Les estimations correctes de la diversité fonctionnelle dépendent principalement du choix des traits écologiques et des questions scientifiques soulevées. Concernant le choix de traits vraiment fonctionnels, il peut représenter une tâche difficile car les traits utilisés pour décrire la diversité fonctionnelle sont très variables selon les études, même au sein d'un même taxon, reflétant l'hétérogénéité des informations disponibles sur les caractéristiques des espèces (Luck *et al.*, 2012 ; Hevia *et al.*, 2017). Plus particulièrement, la sélection des traits est parfois mal effectuée pour les études portant sur les vertébrés dont les associations entre traits et services sont moins documentées par rapport aux plantes ou encore aux invertébrés (de Bello *et al.*, 2010 ; Luck *et al.*, 2012 ; Figure 10A). Ainsi, des cadres théoriques ont été développés pour sélectionner les traits fonctionnels chez les vertébrés (Sekercioglu, 2006 ; Luck *et al.*, 2012 ; Hevia *et al.*, 2017). Même si les traits utilisés chez les mammifères et les oiseaux (c-à-d. le régime, la strate et la période d'alimentation, le nombre d'habitats occupé et la masse corporelle) dans les différentes études (partie II.3 du chapitre II ; partie III.2 du chapitre III) ont été identifiés comme des traits pertinents pour examiner un changement environnemental d'intérêt (traits de réponse) ou la fonction de l'écosystème (traits d'effet) (Luck *et al.*, 2012 ; Hevia *et al.*, 2017 ; Figure 10B), ils n'ont pas été analysés pour comprendre comment un processus d'intérêt fonctionne, quels organismes et traits sont plus influencés par ce processus ou pour comprendre les interactions et les performances des espèces (Petchey & Gaston, 2006). De plus, les travaux présentés dans ce manuscrit de thèse considérant des traits d'oiseaux et de mammifères se sont basés sur une unique source de données pour définir leurs valeurs : Elton Traits (Wilman *et al.*, 2014) pour caractériser le régime, la strate et la période d'alimentation et la masse corporelle, et l'UICN pour caractériser le nombre d'habitats occupé. Même si cette démarche est généralement effectuée dans la littérature, elle suppose implicitement l'exactitude des données utilisées. Toutefois, il a été montré que les valeurs de traits varient considérablement entre les sources remettant en question la fiabilité d'une recherche reposant sur une source unique de données pour caractériser les traits (Fitzsimmons, 2013). Cependant combiner

plusieurs sources de données n'est parfois pas aisé en raison, par exemple, de problème de concordance entre noms d'espèces. En tout cas, les différences entre les sources peuvent être expliquées par diverses raisons telles que des changements dans notre connaissance au fil du temps ou encore refléter une variation intra-spécifique réelle (Fitzsimmons, 2013). En effet, les caractéristiques morphologiques peuvent être variables entre les individus et il serait nécessaire de plus souvent quantifier le rapport entre variabilité intra- et inter-spécifiques. D'autant plus qu'un nombre croissant d'études semblent montrer que la variabilité intra-spécifique n'est pas négligeable (Albert *et al.*, 2010 ; Violle *et al.*, 2012) et qu'elle peut représenter jusqu'à 25% de la variation des traits au sein d'une communauté (Jung *et al.*, 2010). Ainsi inclure diverses sources de données de traits pourrait permettre de tenir compte des variations intra-spécifiques d'autant plus que récemment un cadre de normalisation et d'harmonisation des jeux de données de traits a été proposé (Schneider *et al.*, 2019). Cependant, les estimations des valeurs de traits basées sur de multiples sources doivent sûrement sous-estimer la variation intra-spécifique réelle et devront être interprétées avec prudence (Fitzsimmons, 2013).

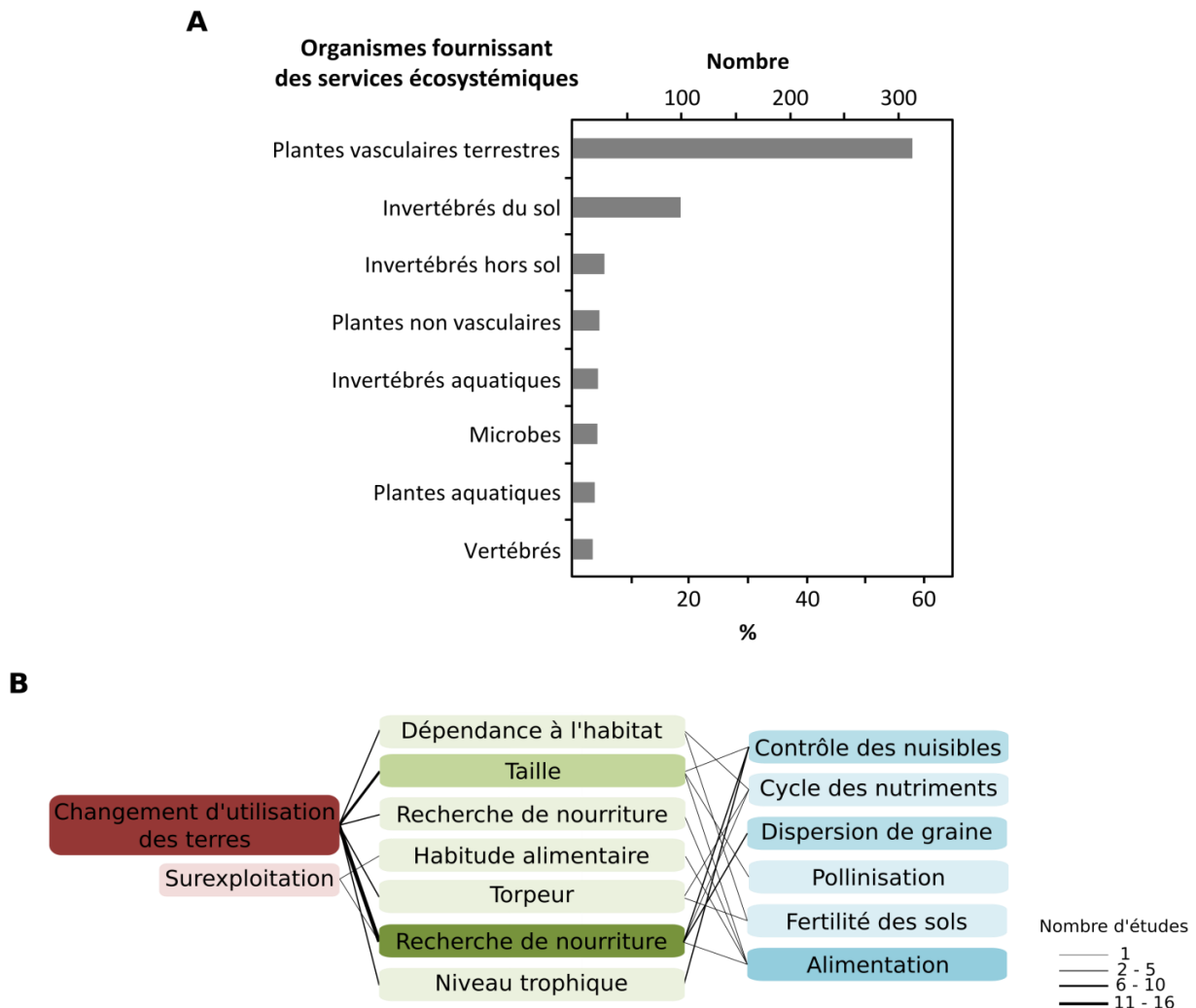


Figure 10 : (A) Classement des organismes fournissant des services écosystémiques établi dans la littérature (de Bello

et al., 2010). La répartition des informations sur les relations trait-service par type d'organisme est indiquée par le nombre et le pourcentage d'entrées dans la base de données telles que trouvées dans la littérature. À noter que chaque étude enregistrée peut générer plus d'une entrée dans la base de données. **(B)** Caractéristiques fonctionnelles des vertébrés pour lesquelles des preuves empiriques ont été trouvées de liens avec les facteurs de changement (agissant en tant que traits de réponse) et avec les services écosystémiques (agissant en tant que traits d'effet) (Hevia *et al.*, 2017). La largeur de trait indique le nombre d'études rapportant des résultats significatifs pour cette relation. Les cases rouges désignent les facteurs de changement, les cases vertes les traits fonctionnels et les cases bleues les services écosystémiques. L'intensité de la couleur de la boîte augmente en fonction du nombre d'études signalant des liens significatifs avec cette variable.

IV.2.3 Effets cumulatifs des menaces sur la biodiversité

Connaître l'importance des facteurs de changements globaux pesant sur la biodiversité et les systèmes écologiques est important non seulement en termes de compréhension des pressions environnementales et du déclin de la biodiversité mais également pour promouvoir la mise en œuvre de stratégies de conservation intégrant de multiples menaces pour la biodiversité (Titeux *et al.*, 2016a-b ; Titeux *et al.*, 2019). Dans le cadre de cette thèse, la plupart des études présentées intègrent plusieurs menaces directes qui sont des activités ou des processus anthropiques ayant une incidence sur le statut des taxons évalués (Salafsky *et al.*, 2008), à l'exception de l'étude qui se focalise sur la vulnérabilité de la biodiversité insulaire face au changement climatique à venir (partie III.3 du chapitre III). Cependant, même si les travaux de cette thèse tiennent globalement compte de multiples menaces, les études menées ne s'intéressent pas aux différents types d'effets des menaces combinées (p. ex. additive, synergique, et antagoniste) mais cela reste à ce jour complexe à appréhender via des approches de macro-écologie/cartographie. Nous montrons néanmoins des associations fortes entre les trois menaces identifiées comme majeures (c.-à-d. invasions biologiques, surexploitation et agri/aqua-culture ; section II.2 du chapitre II) et qu'elles peuvent également avoir un recouvrement important en termes d'entités fonctionnels menacés (section II.3 du chapitre II). Bien que nous ne soyons pas en mesure d'identifier la nature des effets combinés, nos résultats suggèrent au minimum que ces menaces sont susceptibles d'affecter les mêmes assemblages d'espèces. Malgré tout identifier les combinaisons entre les facteurs de stress et leurs effets respectifs est important pour hiérarchiser les actions de conservation car cela peut permettre de déterminer le(s) facteur(s) de stress sur lequel/lesquels agir et quand et où intervenir. En effet, en cas d'effets additifs ou d'interactions synergiques entre plusieurs facteurs de changements biologiques, l'atténuation d'un ou des facteurs conduit à une réduction de la pression. En revanche, les interactions antagonistes sont complexes à gérer, puisque l'atténuation d'un facteur peut conduire à l'augmentation de la pression (Brown *et al.*, 2013). Ainsi, si les effets cumulés de plusieurs facteurs de stress ne sont pas bien identifiés, les mesures de gestion peuvent échouer (Brown *et al.*, 2013) surtout que la capacité de gestion étant limitée par le temps et les ressources,

les actions prioritaires doivent être celles qui apportent les avantages les plus importants pour la biodiversité (Wilson *et al.*, 2006). Toutefois, il existe tout simplement trop de facteurs de stress agissant sur la biodiversité pour pouvoir mesurer toutes les interactions potentielles entre chaque combinaison de facteurs de stress. À titre d'exemple, sur les onze grandes menaces étudiées au cours de cette thèse, plus de 400 combinaisons de menaces ont été recensées sur les espèces endémiques insulaires (partie II.2 du chapitre II). D'autre part, suivant la combinaison de menaces, le type d'interaction différera selon les organismes et les paramètres de réponse, et pourrait même changer avec le temps ou avec l'intensité des facteurs de stress (Côté *et al.*, 2016). Ainsi au lieu d'identifier le résultat de chaque combinaison de menaces possible, identifier les généralités relatives aux facteurs de stress et aux réponses écologiques constitue un objectif plus réaliste et pourrait véritablement guider les scientifiques et les gestionnaires de la conservation (Côté *et al.*, 2016). Pour cela, il existe plusieurs méthodes d'évaluation des effets cumulatifs des menaces dont l'utilisation n'a cessé d'augmenter depuis les années 1990 surtout sur les écosystèmes aquatiques (Hodgson & Halpern, 2019 ; Figure 11A-B). Ce travail de synthèse mené par Hodgson & Halpern (2019) présente six méthodes d'évaluation des effets cumulatifs des menaces qui peuvent être appliquées à différents niveaux de réponses et de complexités écologiques (Figure 11C), et certaines méthodes pourraient être appliquées dans le cadre des écosystèmes insulaires (p. ex. les modèles mono-espèces ou les approches cartographiques selon la disponibilité des données). Cependant, aucune méthode unique ne couvre tous les niveaux de réponse et de complexité écologique comme montré par la Figure 11C, et des réflexions autour d'approches intégratrices devraient être menées afin d'améliorer la compréhension des combinaisons et des effets entre les facteurs de stress (Hodgson & Halpern, 2019).

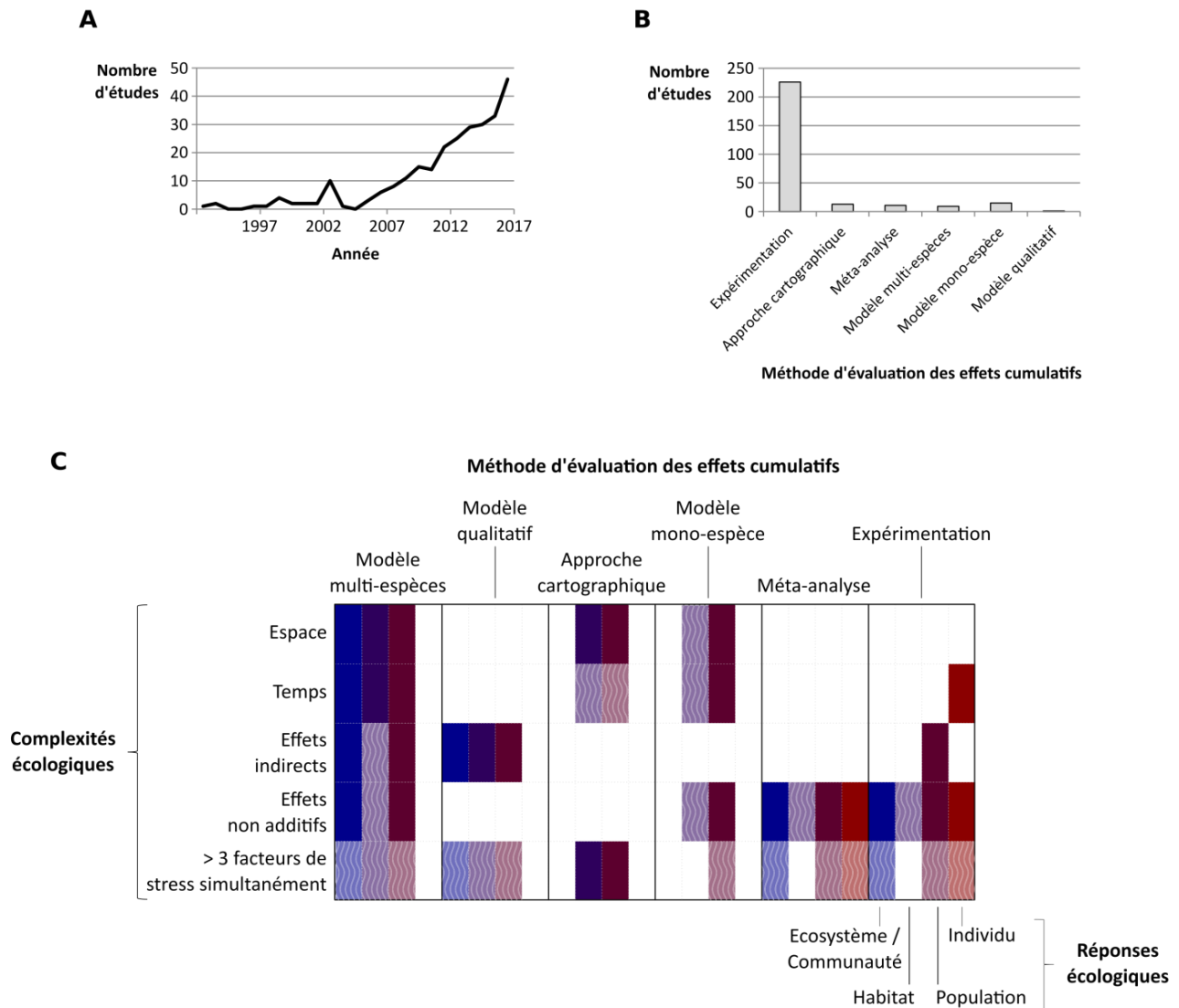


Figure 11 : (A) Évolution temporelle entre 1993 et 2017 du nombre d'études examinant une réponse biotique (positive ou négative) face à deux ou plusieurs facteurs de stress anthropiques combinés. (B) Nombre d'études utilisant les diverses méthodes d'évaluation des effets cumulatifs entre 1993 et 2017. (C) Méthodes d'évaluation des effets cumulatifs et les réponses et complexités écologiques qu'elles peuvent traiter. Regroupée par méthode, chaque mesure de réponse écologique est caractérisée par une couleur et l'ordre (d'individu à écosystème/communauté) reste le même pour toutes les méthodes. Une cellule colorée indique que la méthode prend en compte le niveau de complexité d'une réponse écologique ; une cellule présentant un motif en vague indique que la méthode pourrait être développée et a commencé à se développer pour traiter cette complexité et cette réponse écologique, mais n'est pas encore commune. D'après Hodgson & Halpern, (2019).

Pour conclure, les limites abordées dans cette partie soulignent que même si les travaux issus de cette thèse permettent de donner un état des lieux dans un contexte de conservation de la biodiversité insulaire face aux changements globaux, finalement ils se focalisent majoritairement sur des groupes taxonomiques (mammifères et oiseaux) bien connus et bien renseignés en termes de données écologiques et de menaces, sur de multiples menaces sans prendre en compte la complexité des combinaisons et enfin sur diverses facettes de diversité (taxonomique, « de traits », et phylogénétique) caractérisées dans l'ensemble par leur richesse.

IV.3 Perspectives

Bien que différentes perspectives aie été énoncées dans les discussions de chaque étude présentée dans ce manuscrit de thèse, je me contenterais dans cette partie de discuter de deux exemples de perspectives à l'issue de l'ensemble de ce travail de thèse. Ces deux exemples semblent pertinents dans un contexte de conservation et méritent une attention particulière pour mieux évaluer les effets et impacts des changements globaux sur la biodiversité insulaire.

IV.3.1 Biodiversité insulaire : espèces endémiques, natives et introduites

La biodiversité endémique insulaire a été considérée dans le cadre de cette thèse pour décrire les changements globaux et mettre en évidence des priorités éventuelles de conservation. Dans un premier temps, il est important de mentionner que les analyses s'interprètent uniquement dans ce cadre et que les espèces natives (dont la distribution est aussi continentale) ou exotiques ont été volontairement exclues des analyses. Parmi les espèces que nous avons considérées, il convient de préciser que l'endémisme peut être de deux types : néo- ou paléo-endémisme (Cronk, 1992 ; Figure 12A). Le néo-endémisme fait référence à des espèces récemment apparues via des processus de spéciation liée à l'isolement géographique (divergence progressive des caractéristiques génétiques et/ou morphologiques). Un exemple notoire de néo-endémisme est celui des pinsons des Galápagos (Darwin, 1841). Il y a plusieurs milliers d'années, une seule espèce de pinson est arrivée sur une des îles de l'archipel des Galápagos. Au début, les individus se sont répandus à travers l'archipel comme une seule espèce, mais au cours du temps, l'évolution a tellement séparé les individus qu'ils représentent désormais différentes espèces. D'autre part, une espèce peut également être considérée comme endémique sur une aire géographique restreinte et isolée si elle a disparu partout ailleurs sur son ancienne aire de répartition ; on parle alors dans ce cas d'espèces paléo-endémiques. Par exemple, les îles d'origine continentale et isolées depuis longtemps telles que la Nouvelle-Zélande ou les îles Canaries, sont propices à ce type d'endémisme. La distinction des types d'endémisme dans un contexte de conservation a été largement débattue par la communauté scientifique : Quel type d'endémisme devrait revêtir une importance particulière en termes de conservation ?, Faut-il préserver des zones abritant l'héritage phylogénétique de lignées anciennes en tant que « musées naturels » de la biodiversité (paléo-endémisme) ou abritant de nouvelles lignées issues de spéciation récente en tant que « berceaux » de la biodiversité (néo-endémisme) ?. Au lieu de faire la distinction et mettre en opposition les deux types d'endémisme dans une perspective de conservation, un autre point de vue serait de regarder leur complémentarité en termes d'information phylogénétique, et protéger à la fois des espèces néo- et paléo-endémiques. Également, il a été montré que les facteurs

d'extinction différaient suivant l'origine des îles qui est liée au type d'endémisme (Szabo *et al.*, 2012 ; Figure 12B). Le néo-endémisme est plutôt associé aux îles océaniques, c'est-à-dire aux îles formées de novo, alors que le paléo-endémisme est lié aux îles continentales, c'est-à-dire aux îles formées par fragmentation (Gillespie & Roderick, 2002). Ainsi, faire la distinction du type d'endémisme aiderait à mieux caractériser les changements globaux pesant sur la diversité insulaire et à apporter des éléments complémentaires concernant les priorités éventuelles de conservation en termes de menaces et de diversité endémique insulaire. Par ailleurs, bien que les îles présentent des taux d'endémisme important, elles abritent également des espèces natives (non-endémiques) et introduites qui contribuent à la diversité de ces lieux à la fois sur le plan taxonomique, fonctionnel et phylogénétique. Par exemple, plusieurs études ont étudié la capacité des espèces introduites à remplacer les rôles écologiques et l'histoire évolutive des espèces éteintes (Sobral *et al.*, 2016 ; Carvallo & Castro, 2017 ; Baiser *et al.*, 2018). Il a été constaté que les espèces éteintes et introduites ont une diversité alpha fonctionnelle et phylogénétique comparable mais que cette diversité est distribuée à différentes positions dans l'espace fonctionnel et dans la phylogénie, indiquant une « fausse compensation » (Sobral *et al.*, 2016). Par conséquent tenir compte de l'ensemble de la diversité insulaire, pas uniquement endémique, permettrait de mieux caractériser les pertes potentielles de diversité (taxonomique, fonctionnel, et phylogénétique) en raison des changements globaux, tout en évaluant simultanément les changements de diversité alpha et bêta pour qualifier les compensations potentielles des espèces endémiques, natives et introduites.

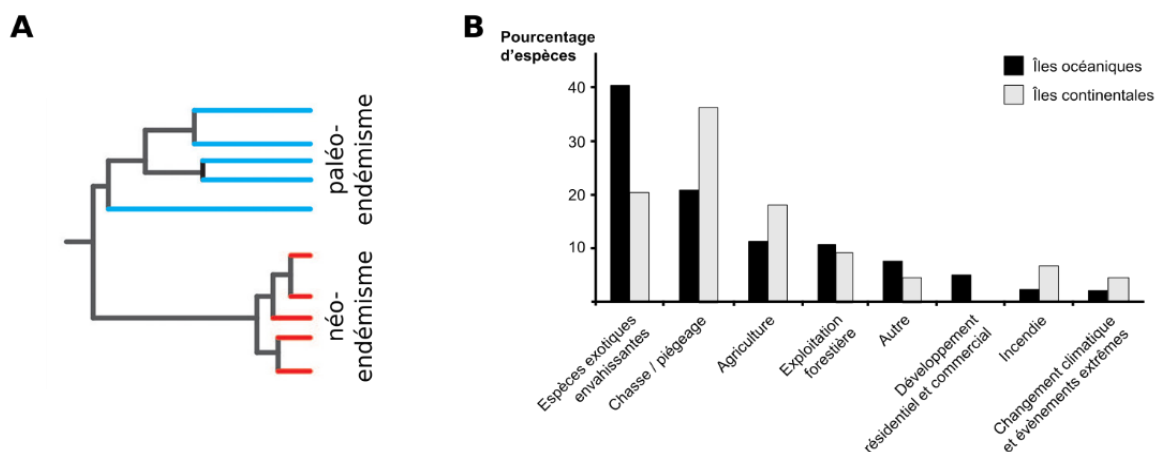


Figure 12: (A) Illustration d'espèces paléo-endémiques et néo-endémiques au sein d'une phylogénie (Garcia-R *et al.*, 2019). Le paléo-endémisme est lié à la disparition des espèces. Une espèce peut devenir endémique d'une zone géographique spécifique lorsque son aire géographique originelle s'y trouve réduite. Les endémiques « reliques » appartiennent à de très anciennes lignées et sont représentées par de longues branches au sein d'une phylogénie. Le néo-endémisme est lié au processus de spéciation. Les réponses et l'adaptation à l'environnement conditionnent l'apparition de nouvelles espèces par divergence progressive des caractéristiques génétiques et/ou morphologiques, et sont représentées par des branches courtes dans une phylogénie. (B) Facteurs d'extinction des espèces aviaires au sein des îles océaniques et des îles continentales (Szabo *et al.*, 2012). «Autres» comprend: la production d'énergie et les exploitations minières, les corridors de transport et de service, la cueillette de plantes terrestres, l'exploitation des ressources aquatiques, les intrusions et perturbations humaines, la gestion / utilisation de l'eau, les autres modifications de l'écosystème, le matériel génétique introduit, la pollution et les événements géologiques.

IV.3.2 Multiples menaces de la biodiversité : caractérisation des effets cumulatifs et exploration temporelle

Considérer et caractériser de multiples facteurs de changements globaux pesant sur la biodiversité est important dans l'optique de promouvoir la mise en œuvre de stratégies de conservation adéquates. Dans le cadre de cette thèse, l'intégration de multiples menaces a permis de souligner leur importance relative sur différentes facettes de la diversité endémique insulaire. Une perspective est à moyen terme d'examiner et de déterminer les effets des menaces combinées (p. ex. additive, synergique, et antagoniste). Généralement, les impacts de multiples facteurs de stress sur des variables biologiques sont testés à l'aide d'expériences en laboratoire, en mésocosme ou sur le terrain dont les résultats peuvent être par la suite synthétisés à l'aide de méta-analyse (Côté *et al.*, 2016 ; Hodgson & Halpern, 2019). Cependant ces approches peuvent avoir une applicabilité limitée. Un cadre conceptuel a été récemment établi afin d'analyser de multiples facteurs de stress sur des données de suivi au sein des écosystèmes aquatiques (Feld *et al.*, 2016), toutefois applicable à d'autres systèmes tels que terrestre, et est organisée en deux étapes analytiques: (i) recherche de l'importance des facteurs de stress afin de déterminer leurs hiérarchies et (ii) identification des interactions entre les facteurs de stress afin de déterminer leur nature (antagoniste ou synergique), leur force (taille d'effet normalisée) et leur significativité (variance expliquée, valeur-p). Une telle méthode pourrait être applicable à des données simulées mais également issues de large base de données recensant des informations sur des écosystèmes et leur biodiversité (p. ex. la base de données *BioTIME* qui contient des données temporelles sur l'identité et l'abondance des espèces au sein d'assemblages écologiques dont certains sont localisés sur des îles ; Dornelas *et al.*, 2018) et combinée à des données de facteurs de stress anthropique (Joppa *et al.*, 2016). De telles applications et investigations pourraient permettre d'établir si certaines caractéristiques biologiques et biogéographiques favorisent certaines combinaisons et interactions de menaces au sein d'assemblage d'espèces. Également, bien qu'il soit important de considérer et de caractériser de multiples menaces pour la période actuelle, il l'est tout autant pour l'élaboration de scénarios futurs (Titeux *et al.*, 2016b). Dans le cadre de cette thèse, le changement climatique seul (grâce à des modèles globaux) a été considéré pour examiner la vulnérabilité future des assemblages de mammifères endémiques insulaires (section III.3 du chapitre III). L'étude de l'effet du changement climatique au sein des écosystèmes insulaires gagnera à être poursuivie et complétée avec l'amélioration de la résolution spatiale des données afin de mieux prendre en compte les microclimats et par conséquent les refuges disponibles pour les espèces endémiques confrontées au changement climatique (Hannah *et al.*, 2014 ; Harter *et al.*, 2015 ; Suggitt *et al.*, 2018). Même si les

conséquences imputables au changement climatique ne devraient cesser d'augmenter aux cours des années à venir (Urban, 2015), d'autres menaces continueront également de peser sur la biodiversité et les écosystèmes. Par exemple, la destruction et la modification des habitats naturels résultant du changement d'affectation des sols comptent parmi les menaces les plus importantes et les plus immédiates pour la biodiversité et leur impact devrait encore augmenter au cours de ce siècle (Newbold *et al.*, 2015 ; Visconti *et al.*, 2016). Les résultats de mes travaux donnent uniquement une image figée et actuelle des pressions que subissent la biodiversité endémique insulaire (en dehors du changement climatique) alors que les menaces et leurs impacts peuvent varier temporellement et spatialement. Ainsi, intégrer divers modèles de projections en plus des changements climatiques dans des scénarios de biodiversité permettrait d'améliorer les conclusions concernant l'importance relative des différents moteurs de futurs changements qui affecteront la biodiversité et permettrait également d'identifier les mesures à mettre en oeuvre pour protéger la biodiversité ou d'examiner l'efficacité des mesures actuelles (Titeux *et al.*, 2016b).

IV.4 Conclusion générale

L'objectif général de ce travail de thèse était d'améliorer la connaissance sur les changements globaux affectant la biodiversité endémique insulaire en explorant les patrons de diversité face aux changements globaux à l'aide de différentes facettes de diversité à la fois taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique. Ainsi, il a pu être montré que les menaces sont multiples, mais que trois menaces majeures ont pu être identifiées (surexploitation, agri-/aqua-culture, invasions biologiques) et qu'elles peuvent avoir des conséquences non-négligeables sur les écosystèmes insulaires. Cependant, leurs importances varient suivant les groupes taxonomiques, les régions insulaires et également les dimensions de biodiversité considérées, et certaines menaces peuvent cibler des espèces ayant des caractéristiques écologiques spécifiques. Également, l'identification des régions insulaires d'intérêt en termes de diversité et de vulnérabilité face aux changements globaux peut varier suivant les méthodes utilisées, mais les régions peuvent également être chevauchantes, comme c'est le cas des îles appartenant à l'archipel de Wallacea ou encore de Madagascar. Ainsi, de grandes orientations en terme de priorité des menaces et de zones insulaires ont pu être identifiées, mais de plus amples études à des échelles locales et intégrant des facteurs sociétaux ou biologiques plus complexes (tels que les effets cumulatifs des menaces) devront être menées pour définir des politiques de conservation et de gestions efficaces des îles dans le cadre des changements globaux en cours et à venir.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES



- Akçakaya, H.R., *et al.* (2000). Making consistent IUCN classifications under uncertainty. *Conservation Biology*, 14, 1001-1013.
- Akçakaya, H.R., *et al.* (2018). Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species. *Conservation Biology*, 32, 1128-1138.
- Albert, C.H., *et al.* (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604-613.
- Albouy, C., *et al.* (2017). Multifaceted biodiversity hotspots of marine mammals for conservation priorities. *Diversity and Distributions*, 23, 615-626.
- Anderson, L.G., *et al.* (2015). The role of tourism and recreation in the spread of non-native species: a systematic review and meta-analysis. *PLoS ONE*, 10, e0140833.
- Archibald, J.D., *et al.* (2010). Cretaceous extinctions: multiple causes. *Science*, 328, 973.
- Aslan, C.E., *et al.* (2013). Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. *PLoS ONE*, 8, e66993.
- Baillie, J.E.M., *et al.* (2004). *2004 IUCN Red List of threatened species: a global species assessment*. Gland, Switzerland: IUCN.
- Baillie, J.E.M., *et al.* (2008). Toward monitoring global biodiversity. *Conservation Letters*, 1, 18-26.
- Baiser, B., *et al.* (2018). Non-random patterns of invasion and extinction reduce phylogenetic diversity in island bird assemblages. *Ecography*, 41, 361-374.
- Barnosky, A.D., *et al.* (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51-57.
- Beck, J., *et al.* (2012). What's on the horizon for macroecology? *Ecography*, 35, 673-683.
- Bellard, C., *et al.* (2017). A global picture of biological invasion threat on islands. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1862-1869.
- Bellard, C., *et al.* (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365-377.
- Benítez-López, A., *et al.* (2017). The impact of hunting on tropical mammal and bird populations. *Science*, 356, 180-183.
- Bennett, J.R., *et al.* (2014). Balancing phylogenetic diversity and species numbers in conservation prioritization, using a case study of threatened species in New Zealand. *Biological Conservation*, 174, 47-54.
- Biber, E. (2002). Patterns of endemic extinctions among island bird species. *Ecography*, 25, 661-676.
- BirdLife International (2004). *Most Endemic Bird Areas are in the tropics and important for other biodiversity too*. <http://datazone.birdlife.org/sowb/casestudy/most-endemic-bird-areas-are-in-the-tropics-and-important-for-other-biodiversity-too>
- Blackburn, T.M., *et al.* (2004). Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science*, 305, 1955-1958.
- Blackwell, G.L. (2005). Another world: the composition and consequences of the introduced mammal fauna of New Zealand. *Australian Zoologist*, 33, 108-118.
- Bland, L.M., *et al.* (2015). Predicting the conservation status of data-deficient species. *Conservation Biology*, 29, 250-259.
- Blumstein, D.T., & Daniel, J.C. (2005). The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1663-1668.
- Bouwman, A.F., *et al.* (2005). Exploring changes in river nitrogen export to the world's oceans. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, GB1002.
- Bowen, L., & Van Vuren, D. (1997). Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Conservation Biology*, 11, 1249-1254.
- Brook, B.W., *et al.* (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 453-460.
- Brooks, T., *et al.* (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313, 58-61.
- Brown, C.J., *et al.* (2013). Managing for interactions between local and global stressors of ecosystems. *PLoS ONE*, 8, e65765.
- Brown, C.J., *et al.* (2015). Effective conservation requires clear objectives and prioritizing actions, not places or species.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, E4342.
- Brum, F.T., *et al.* (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 7641-7646.
- Buisson, L., *et al.* (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19, 387-400.
- Burgman, M.A., *et al.* (2007). Threat syndromes and conservation of the Australian flora. *Biological Conservation*, 134, 73-82.
- Butchart, S.H.M., *et al.* (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164-1168.
- Butterfield, B.J., & Suding, K.N. (2013). Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology*, 101, 9-17.
- Cadotte, M.W., *et al.* (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Cadotte, M.W., *et al.* (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079-1087.
- Cadotte, M.W., & Tucker, C.M. (2018). Difficult decisions: strategies for conservation prioritization when taxonomic, phylogenetic and functional diversity are not spatially congruent. *Biological Conservation*, 225, 128-133.
- Capinha, C., *et al.* (2015). The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348, 1248-1251.
- Carlquist, S.J. (1974). *Island biology*. New York & London: Columbia University Press.
- Carvalho, G.O., & Castro, S.A. (2017). Invasions but not extinctions change phylogenetic diversity of angiosperm assemblage on southeastern Pacific Oceanic islands. *PLoS ONE*, 12, e0182105.
- Caujapé-Castells, J., *et al.* (2010). Conservation of oceanic island floras: present and future global challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 107-129.
- Cazalis, V., *et al.* (2019). Using a large-scale biodiversity monitoring dataset to test the effectiveness of protected areas at conserving North-American breeding birds. *bioRxiv*, 433037.
- Ceballos, G., *et al.* (2015). Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1, e1400253.
- Ceballos, G., *et al.* (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, E6089-E6096.
- CEPF (2019). *Biodiversity hotspots defined*. <https://www.cepf.net/our-work/biodiversity-hotspots/hotspots-defined>
- Chapman, D., *et al.* (2017). Global trade networks determine the distribution of invasive non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 907-917.
- Chiarucci, A., *et al.* (2011). Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 66, 2426-2437.
- Collar, N.J. (1996). The reasons for Red Data Books. *Oryx*, 30, 121-130.
- Convention on Biological Diversity (2019). *Madagascar - Country Profile*. <https://www.cbd.int/countries/profile/default.shtml?country=mg>
- Cornwell, W.K., *et al.* (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465-1471.
- Côté, I.M., *et al.* (2016). Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20152592.
- Cronk, Q.C.B. (1992). Relict floras of Atlantic islands: patterns assessed. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91-103.
- Cronk, Q.C.B., & Fuller, J.L. (1995). *Plant invaders*. London: Chapman & Hall.
- D'Antonio, C.M., & Dudley, T.L. (1995). Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. Dans *Islands: biological diversity and ecosystem function* (pp. 103-121). Berlin: Springer-Verlag.
- Daru, B.H., *et al.* (2019). Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Global Ecology & Biogeography*, 28, 757-766.
- Darwin, C.R. (1841). *Birds Part 3 of The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, by John Gould*. Edited and superintended by Charles Darwin. London: Smith Elder and Co.

- de Bello, F., *et al.* (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- Derraik, J.G.B. (2002). The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Marine Pollution Bulletin*, 44, 842-852.
- Devictor, V., *et al.* (2010a). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030-1040.
- Devictor, V., *et al.* (2010b). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15-25.
- Díaz, S., *et al.* (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*, 359, 270-272.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Dirzo, R., *et al.* (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345, 401-406.
- Dornelas, M., *et al.* (2018). BioTIME: A database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecology & Biogeography*, 27, 760-786.
- Eisenhauer, N., *et al.* (2019). Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nature Communications*, 10, 50.
- Ellis, E.C., *et al.* (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 589-606.
- Erwin, T.L. (1991). An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, 253, 750-752.
- Faith, D.P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- Faith, D.P. (2006). The role of the Phylogenetic Diversity measure, PD, in bio-informatics: getting the definition right. *Evolutionary Bioinformatics*, 2, 277-283.
- Faith, D.P., & Walker, P.A. (2002). The role of trade-offs in biodiversity conservation planning: linking local management, regional planning and global conservation efforts. *Journal of Biosciences*, 27, 393-407.
- Feld, C.K., *et al.* (2016). Analysing the impact of multiple stressors in aquatic biomonitoring data: a 'cookbook' with applications in R. *Science of the Total Environment*, 573, 1320-1339.
- Ferreira, M.T., *et al.* (2019). Implications of climate change to the design of protected areas: the case study of small islands (Azores). *PLoS ONE*, 14, e0218168.
- Fitzsimmons, J.M. (2013). How consistent are trait data between sources? a quantitative assessment. *Oikos*, 122, 1350-1356.
- Flynn, D.F.B., *et al.* (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573-1581.
- Folt, C.L., *et al.* (1999). Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnology and Oceanography*, 44, 864-877.
- García-R, J.C., *et al.* (2019). Contrasting patterns of diversification in a bird family (Aves: Gruiformes: Rallidae) are revealed by analysis of geospatial distribution of species and phylogenetic diversity. *Ecography*, 42, 500-510.
- Garnier, E., *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Gaston, K.J., *et al.* (2013). The ecological impacts of nighttime light pollution: A mechanistic appraisal. *Biological Reviews*, 88, 912-927.
- Gaston, K.J., & Bennie, J. (2014). Demographic effects of artificial nighttime lighting on animal populations. *Environmental Reviews*, 22, 323-330.
- Gaston, K.J., & Blackburn, T.M. (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science Ltd.
- Gérard, A. (2015). *Naïveté, nouveauté et indigénisation : vers une meilleure compréhension de l'impact des espèces animales invasives sur les faunes natives*. Aix Marseille Université: Thèse.
- Gillespie, R.G., & Roderick, G.K. (2002). Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annual Review of Entomology*, 47, 595-632.
- González-Suárez, M., *et al.* (2013). Which intrinsic traits predict vulnerability to extinction depends on the actual threatening processes. *Ecosphere*, 4, 1-16.
- González-Suárez, M., & Revilla, E. (2014). Generalized drivers in the mammalian endangerment process. *PLoS one*, 9, e90292.

- Groom, M.J., *et al.* (2006). *Principles of conservation biology*. Sunderland, MA: Sinauer. 3rd ed.
- Groombridge, B. (1992). *Global biodiversity: status of the Earth's living resources*. London: Chapman & Hall.
- Hamilton, A.J. (2005). Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management*, 75, 89-92.
- Hannah, L., *et al.* (2014). Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 390-397.
- Harter, D.E.V., *et al.* (2015). Impacts of global climate change on the floras of oceanic islands - Projections, implications and current knowledge. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 160-183.
- Hayward, M.W. (2009). The need to rationalize and prioritize threatening processes used to determine threat status in the IUCN Red List. *Conservation Biology*, 23, 1568-1576.
- Heinen, J.H., *et al.* (2018). Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. *Ecography*, 41, 1245-1255.
- Helmus, M.R., *et al.* (2007). Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68-E83.
- Herrera, J.P. (2017). Prioritizing protected areas in Madagascar for lemur diversity using a multidimensional perspective. *Biological Conservation*, 207, 1-8.
- Hesselbo, S.P., *et al.* (2007). Triassic–Jurassic boundary events: problems, progress, possibilities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 244, 1-10.
- Hevia, V., *et al.* (2017). Trait-based approaches to analyze links between the drivers of change and ecosystem services: synthesizing existing evidence and future challenges. *Ecology and Evolution*, 7, 831-844.
- Hodgson, E., & Halpern, B. (2019). Investigating cumulative effects across ecological scales. *Conservation Biology*, 33, 22-32.
- Hoffmann, M., *et al.* (2008). Conservation planning and the IUCN Red List. *Endangered Species Research*, 6, 113-125.
- Hooke, R.L.B., & Martín-Duque, J.F. (2012). Land transformation by humans: A review. *GSA Today*, 12, 4-10.
- IPBES (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- IPCC (2013). *Climate change 2013: The physical science basis*. Cambridge, England/New York, NY: Cambridge University Press.
- Isaac, N.J.B., *et al.* (2007). Mammals on the EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. *PLoS ONE*, 2, e296.
- Isaac, N.J.B., & Cowlishaw, G. (2004). How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 1135-1141.
- İşik, K. (2011). Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turkish Journal of Botany*, 35, 411-417.
- IUCN ISSG (2008). *About invasive species - What are they?* http://www.issg.org/is_what_are_they.htm
- IUCN (2019). *The IUCN Red List of Threatened Species - version 2019.1*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jablonski, D. (1994). Extinctions in the fossil record. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 344, 11-17.
- Jenkins, C.N., *et al.* (2013). Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, E2602-E2610.
- Jenkins, R.K.B., *et al.* (2014). Extinction risks and the conservation of Madagascar's reptiles. *PLoS ONE*, 9, e100173.
- Johnson, T.H., & Stattersfield, A.J. (1990). A global review of island endemic birds. *Ibis*, 132, 167-180.
- Joppa, L.N., *et al.* (2016). Filling in biodiversity threat gaps. *Science*, 352, 416-418.
- Jung, V., *et al.* (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134-1140.
- Keith, S.A., *et al.* (2012). What is macroecology? *Biology Letters*, 8, 904-906.
- Kier, G., *et al.* (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 9322-9327.
- Kondratyeva, A., *et al.* (2019). Reconciling the concepts and measures of diversity, rarity and originality in ecology and evolution. *Biological Reviews*, 94, 1317-1337.
- Kreft, H., *et al.* (2008). Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, 11, 116-127.

- Kukkala, A.S., & Moilanen, A. (2013). Core concepts of spatial prioritisation in systematic conservation planning. *Biological Reviews*, 88, 443-464.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556.
- Lecointre, G. (2011). La biodiversité : au pays des aveugles le borgne est roi. *Comptes Rendus Palevol*, 10, 331-334.
- Lee, T.M., & Jetz, W. (2011). Unravelling the structure of species extinction risk for predictive conservation science. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1329-1338.
- Lefcheck, J.S., et al. (2015). Choosing and using multiple traits in functional diversity research. *Environmental Conservation*, 42, 104-107.
- Luck, G.W., et al. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81, 1065-1076.
- Mace, G.M., et al. (1992). The development of new criteria for listing species on the IUCN Red List. *Species*, 19, 16-22.
- Mace, G.M., et al. (2005). *Ecosystems and human well-being : Current state and trends, volume 1. Findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment*. Washington, D.C.: Island Press.
- Mace, G.M., et al. (2006). Prioritizing choices in conservation. Dans *Key Topics in Conservation Biology* (pp. 17-34). Wiley-Blackwell.
- Mace, G.M., & Lande, R. (1991). Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology*, 5, 148-157.
- Maire, E., et al. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? a pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology & Biogeography*, 24, 728-740.
- Mallet, J. (1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 294-299.
- Margules, C.R., & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243-253.
- Martin, T.G., & Watson, J.E.M. (2016). Intact ecosystems provide best defence against climate change. *Nature Climate Change*, 6, 122-124.
- Mason, N.W.H., et al. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- Maxwell, S.L., et al. (2015). Integrating human responses to climate change into conservation vulnerability assessments and adaptation planning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1355, 98-116.
- Maxwell, S.L., et al. (2016). Biodiversity: the ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536, 143-145.
- May, R.M. (2002). The future of biological diversity in a crowded world. *Current Science*, 82, 1325-1331.
- Mayr, E. (1996). What is a species, and what is not? *Philosophy of Science*, 63, 262-277.
- Mazel, F., et al. (2014). Multifaceted diversity–area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global Ecology & Biogeography*, 23, 836-847.
- Mazor, T., et al. (2018). Global mismatch of policy and research on drivers of biodiversity loss. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1071-1074.
- McCullough, D.G., et al. (2006). Interceptions of nonindigenous plant pests at US ports of entry and border crossings over a 17-year period. *Biological Invasions*, 8, 611-630.
- McGill, B.J., et al. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- McRae, L., et al. (2017). The diversity-weighted living planet index: controlling for taxonomic bias in a global biodiversity indicator. *PLoS ONE*, 12, e0169156.
- Mittermeier, R.A., et al. (1998). Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, 12, 516-520.
- Mora, C., et al. (2011). How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9, e1001127.
- Mouchet, M.A., et al. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Mouillot, D., et al. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11, e1001569.
- Mouillot, D., et al. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on

- tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13757-13762.
- Murray, K.A., *et al.* (2014). Threat to the point: improving the value of comparative extinction risk analysis for conservation action. *Global Change Biology*, 20, 483-494.
- Myers, N., *et al.* (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Newbold, T., *et al.* (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45-50.
- Novacek, M.J. (2001). *The biodiversity crisis: losing what counts*. The New Press.
- Pacifici, M., *et al.* (2017). Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Climate Change*, 7, 205-208.
- Park, D.S., & Razafindratsima, O.H. (2019). Anthropogenic threats can have cascading homogenizing effects on the phylogenetic and functional diversity of tropical ecosystems. *Ecography*, 42, 148-161.
- Pascual, U., *et al.* (2017). Valuing nature's contributions to people: the IPBES approach. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 26-27, 7-16.
- Pellens, R., & Grandcolas, P. (2016). *Biodiversity conservation and phylogenetic systematics: preserving our evolutionary heritage in an extinction crisis*. Switzerland: Springer International Publishing AG.
- Penone, C., *et al.* (2014). Imputation of missing data in life-history trait datasets: which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 961-970.
- Pereira, H.M., *et al.* (2012). Global biodiversity change: The bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37, 25-50.
- Pereira, H.M., *et al.* (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330, 1496-1501.
- Petchey, O.L., *et al.* (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85, 847-857.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O.L., & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Piggott, J.J., *et al.* (2015). Reconceptualizing synergism and antagonism. *Ecology and Evolution*, 5, 1538-1547.
- Pimm, S.L., *et al.* (1995). The future of biodiversity. *Science*, 269, 347-350.
- Pollock, L.J., *et al.* (2017). Large conservation gains possible for global biodiversity facets. *Nature*, 546, 141-144.
- Pressey, R.L., *et al.* (2007). Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 583-592.
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24-43.
- Raup, D.M., & Sepkoski Jr., J.J. (1982). Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215, 1501-1503.
- Richardson, L.E., *et al.* (2018). Mass coral bleaching causes biotic homogenization of reef fish assemblages. *Global Change Biology*, 24, 3117-3129.
- Rodrigues, A.S.L., *et al.* (2006). The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 71-76.
- Rodríguez, J.P. (2008). National red lists: the largest global market for IUCN red list categories and criteria. *Endangered Species Research*, 6, 193-198.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University.
- Ruggiero, A., & Hawkins, B.A. (2006). Mapping macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 433-437.
- Salafsky, N., *et al.* (2008). A standard lexicon for biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22, 897-911.
- Salafsky, N., *et al.* (2002). Improving the practice of conservation: a conceptual framework and research agenda for conservation science. *Conservation Biology*, 16, 1469-1479.
- Sax, D.F., & Gaines, S.D. (2008). Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11490-11497.
- Scheffers, B.R., *et al.* (2016). The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354, aaf7671.
- Schleuter, D., *et al.* (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monograph*, 80, 469-484.

- Schneider, F.D., *et al.* (2019). Towards an ecological trait-data standard. *Methods in Ecology and Evolution*, Online Version.
- Schweiger, O., *et al.* (2008). A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia*, 157, 485-495.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity and the Scientific and Technical (2012). *Impacts of marine debris on biodiversity: current status and potential solutions*. Montreal: CBD Technical Series No. 67.
- Sekercioglu, C.H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 464-471.
- Sheehan, P.M. (2001). The late Ordovician mass extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29, 331-364.
- Simberloff, D. (1995). Why do introduced species appear to devastate islands. *Pacific Science*, 49, 87-97.
- Sobral, F.L., *et al.* (2016). Introductions do not compensate for functional and phylogenetic losses following extinctions in insular bird assemblages. *Ecology Letters*, 19, 1091-1100.
- Steadman, D.W. (1997). Human-caused extinctions of birds. Dans *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources* (pp. 139-161). Washington, DC: Joseph Henry Press.
- Steffen, W., *et al.* (2015). The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review*, 2, 81-98.
- Stuart, S.N., *et al.* (2010). The barometer of life. *Science*, 328, 177.
- Suggitt, A.J., *et al.* (2018). Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Climate Change*, 8, 713-717.
- Szabo, J.K., *et al.* (2012). Global patterns and drivers of avian extinctions at the species and subspecies level. *PLoS ONE*, 7, e47080.
- Thomas, C.D. (2011). Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 216-221.
- Thomas, J.A., *et al.* (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303, 1879-1881.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. Dans *Encyclopaedia of biodiversity* (pp. 109-120). San Diego, CA: Academic Press.
- Titeux, N., *et al.* (2016a). Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. *Global Change Biology*, 22, 2505-2515.
- Titeux, N., *et al.* (2016b). Climate change distracts us from other threats to biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14, 291-291.
- Titeux, N., *et al.* (2019). IPBES promotes integration of multiple threats to biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2584.
- Tucker, C.M., *et al.* (2019). Assessing the utility of conserving evolutionary history. *Biological Reviews*, 94, 1740-1760.
- Tucker, C.M., *et al.* (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92, 698-715.
- Urban, M.C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348, 571-573.
- Vane-Wright, R.I., *et al.* (1991). What to protect? systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235-254.
- Véron, S., *et al.* (2019a). Vulnerability to climate change of islands worldwide and its impact on the tree of life. *Scientific Reports*, 9, 14471.
- Véron, S., *et al.* (2019b). The use of phylogenetic diversity in conservation biology and community ecology: a common base but different approaches. *The Quarterly Review of Biology*, 94, 123-148.
- Villéger, S., *et al.* (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle, C., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Violle, C., *et al.* (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244-252.
- Visconti, P., *et al.* (2016). Projecting global biodiversity indicators under future development scenarios. *Conservation Letters*, 9, 5-13.

- Vitousek, P.M., *et al.* (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Watson, J.E.M., *et al.* (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515, 67-73.
- Weigelt, P., *et al.* (2013). Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 15307-15312.
- Weinhold, B. (2010). Invasive species: do Noxious Neighbors Spread Disease? *Environmental Health Perspectives*, 118, a524.
- Weiss-Lehman, C., *et al.* (2017). Estimating extinction risk with minimal data. *Biological Conservation*, 213, 194-202.
- Whittaker, R.J., *et al.* (2017). Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. *Science*, 357, eaam8326.
- Whittaker, R.J., & Fernández-Palacios, J.M. (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation (2nd edition)*. Oxford, University Press: Oxford University Press.
- Wilman, H., *et al.* (2014). EltonTraits 1.0: species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95, 2027-2027.
- Wilson, E.O. (1996). *Chapter I in Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Washington D.C.: Joseph Henry Press.
- Wilson, K.A., *et al.* (2006). Prioritizing global conservation efforts. *Nature*, 440, 337-340.
- Wilson, M.C., *et al.* (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: Key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31, 219-227.
- Winter, M., *et al.* (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 199-204.
- Wu, H., *et al.* (2013). Time-calibrated Milankovitch cycles for the late Permian. *Nature Communications*, 4, 2452.
- WWF (2018). *Living planet report - 2018: aiming higher*. WWF, Gland, Switzerland.

ANNEXES



V.1 Annexe I - Matériel supplémentaire de la partie II.2 du Chapitre II

Supplementary materials – Insular threat associations within taxa worldwide

Leclerc, C., Courchamp, F. & Bellard, C.

Supplementary Information contains:

- Four Supplementary Tables:

- Table S1.** Number (and percentage) of species associated to each threat according to extinct and threatened species networks
- Table S2.** Mean and standard deviation of the number of species associated to each threat and of the number of threat per species
- Table S3.** Number of extinct and threatened species recorded by IUCN Red List having information about threats
- Table S4.** The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition

- Three Supplementary Figures:

- Figure S1.** Violin plot of threats' number according vulnerable, endangered and critically endangered species
- Figure S2.** Map of the 15 large insular regions used in this study
- Figure S3.** Graphical representation of threatened species–threats interactions

Table S1 | Number (and percentage in brackets) of species associated to each threat according to extinct and threatened species networks (see Figure 1 and Figure 2).

	Extinct species–threats network									Threatened species–threats network								
	Global	Birds	Mammals	Amphibians	Reptiles	Freshwater fishes	Plants	Arthropods	Gastropods	Global	Birds	Mammals	Amphibians	Reptiles	Freshwater fishes	Plants	Arthropods	Gastropods
<i>Cultivation</i>	48 (12.6)	19 (9.7)	6 (18.2)	2 (100)	1 (9.1)	1 (25.0)	12 (24.0)	5 (21.8)	2 (3.1)	2,345 (22.3)	369 (21.0)	297 (28.0)	313 (25.4)	243 (26.5)	18 (8.1)	832 (21.6)	172 (17.8)	101 (18.9)
<i>Wildlife exploitation</i>	92 (24.1)	77 (39.5)	3 (9.1)	--	3 (27.3)	1 (25.0)	7 (14.0)	--	1 (1.6)	2,356 (22.4)	404 (23.0)	332 (31.3)	300 (24.4)	224 (24.4)	57 (25.8)	822 (21.4)	110 (11.4)	107 (20.1)
<i>Climate change</i>	12 (3.1)	6 (3.1)	1 (3.0)	--	1 (9.1)	--	--	2 (8.7)	2 (3.1)	702 (6.7)	210 (12.0)	44 (4.1)	48 (3.9)	37 (4.0)	3 (1.4)	210 (5.5)	137 (14.2)	13 (2.4)
<i>Energy production & Mining</i>	1 (0.3)	--	--	--	--	--	1 (2.0)	--	--	428 (4.0)	93 (5.3)	46 (4.3)	43 (3.5)	66 (7.2)	15 (6.8)	127 (3.3)	35 (3.6)	3 (0.6)
<i>Geological events</i>	3 (0.8)	--	1 (3.0)	--	--	--	2 (4)	--	--	158 (1.5)	14 (0.8)	14 (1.3)	5 (0.4)	8 (0.9)	--	117 (3.0)	--	--
<i>Human intrusions / disturbance</i>	5 (1.3)	4 (2.1)	--	--	--	--	--	1 (4.3)	--	359 (3.4)	48 (2.7)	34 (3.2)	52 (4.2)	15 (1.6)	2 (0.9)	155 (4.0)	35 (3.6)	18 (3.4)
<i>Biological invasions</i>	192 (50.2)	79 (40.5)	22 (66.7)	--	4 (36.3)	2 (50.0)	16 (32.0)	13 (56.6)	56 (87.5)	1,684 (16.0)	313 (17.8)	95 (9.0)	95 (7.7)	136 (14.8)	60 (27.1)	613 (15.9)	227 (23.5)	145 (27.2)
<i>Habitat modifications</i>	15 (3.9)	8 (4.1)	--	--	--	--	4 (8.0)	1 (4.3)	2 (3.1)	923 (8.8)	93 (5.3)	69 (6.5)	62 (5.0)	104 (11.3)	24 (10.9)	495 (12.9)	30 (3.1)	45 (8.6)
<i>Pollution</i>	2 (0.5)	1 (0.5)	--	--	1 (9.1)	--	--	--	--	372 (3.5)	37 (2.1)	16 (1.5)	93 (7.5)	9 (1.0)	29 (13.1)	28 (0.7)	131 (13.6)	29 (5.4)
<i>Urbanization</i>	11 (2.9)	1 (0.5)	--	--	1 (9.1)	--	7 (14.0)	1 (4.3)	1 (1.6)	986 (9.4)	123 (7.0)	98 (9.2)	192 (15.6)	65 (7.1)	12 (5.4)	352 (9.2)	84 (8.7)	60 (11.3)
<i>Transport corridors</i>	1 (0.3)	--	--	--	--	--	1 (2.0)	--	--	217 (2.0)	52 (3.0)	16 (1.5)	29 (2.4)	10 (1.1)	1 (0.4)	95 (2.5)	3 (0.3)	11 (2.1)

Table S2 | Mean and standard deviation of the number of species associated to each threat and of the number of threat per species according three scales: Global (Figure 1), Taxonomic (Figure 2) and Geographic (Figure 3).

	Extinct		Threatened	
	<i>Number of species associated to each threat (mean ± sd)</i>	<i>Number of threats per species (mean ± sd)</i>	<i>Number of species associated to each threat (mean ± sd)</i>	<i>Number of threats per species (mean ± sd)</i>
Global	34.7 ± 41.4	1.5 ± 0.6	957.3 ± 644.0	2.6 ± 1.0
Invertebrates	12.4 ± 16.2	1.2 ± 0.3	149.7 ± 84.7	2.2 ± 0.8
Arthropods	3.8 ± 4.7	1.5 ± 0.7	96.4 ± 71.9	2.2 ± 1.0
Gastropods	10.6 ± 22.2	1.0 ± 0.3	53.3 ± 48.8	2.2 ± 0.9
Freshwater fishes	1.3 ± 0.4	1.3 ± 0.4	22.1 ± 16.3	2.5 ± 1.1
Plants	6.3 ± 4.3	1.9 ± 0.6	349.6 ± 248.3	2.3 ± 1.0
Terrestrial Vertebrates	26.8 ± 30.1	1.7 ± 0.6	451.5 ± 326.0	2.9 ± 1.0
Birds	24.3 ± 33.5	1.6 ± 0.7	159.6 ± 141.4	3.2 ± 1.3
Mammals	6.6 ± 8.8	1.4 ± 0.5	96.4 ± 111.9	2.4 ± 1.1
Amphibians	2 ± 0.0	1 ± 0.0	112.0 ± 107.7	3.0 ± 1.2
Reptiles	1.8 ± 1.3	2.2 ± 0.8	83.3 ± 85.1	2.5 ± 1.1
Africa Atlantic	4.3 ± 3.1	1.7 ± 0.6	20.9 ± 13.0	2.4 ± 1.1
Asian Coast	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	18.0 ± 15.6	2.2 ± 0.9
East-Indies	1.0 ± 0.0	2.0 ± 0.0	100.2 ± 82.6	2.6 ± 1.0
Indo-Burma	2.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	48.9 ± 42.1	3.0 ± 1.1
Japan (and the East Sea Islands)	3.5 ± 0.5	1.8 ± 0.4	22.7 ± 10.7	3.0 ± 1.2
Madagascar (and the Indian Ocean Islands)	10.5 ± 10.1	1.5 ± 0.7	252.7 ± 225.3	2.3 ± 0.9
Mediterranean Basin	1.8 ± 0.8	2.3 ± 0.9	69.8 ± 25.7	2.9 ± 1.1
New Caledonia	1.3 ± 0.4	2.5 ± 0.5	57.1 ± 44.3	3.3 ± 0.8
New Zealand	7.7 ± 4.9	2.0 ± 0.5	25.1 ± 14.6	2.7 ± 1.0
North America Pacific	2.6 ± 1.6	1.3 ± 0.4	6.6 ± 5.8	1.5 ± 0.7
Papua New Guinea	1.3 ± 0.4	2.0 ± 1.0	30.0 ± 26.7	2.2 ± 0.9
Philippines	--	--	77.9 ± 63.3	2.8 ± 0.9
Polynesia and Micronesia	18.8 ± 21.9	1.4 ± 0.5	108 ± 88.4	2.5 ± 1.0
South America Pacific	2.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	17.1 ± 14.8	2.3 ± 0.7
West Indies	5.4 ± 4.5	1.5 ± 0.5	127.9 ± 86.1	2.5 ± 1.0

Table S3 | Number of extinct and threatened species recorded by IUCN Red List having information about threats.

	Extinct species	Threatened species
Terrestrial Vertebrates	146	1,728
Amphibians	2	400
Birds	116	539
Mammals	23	426
Reptiles	5	363
Plants	26	1,639
Invertebrates	74	670
Arthropods	15	436
Gastropods	59	234
Freshwater fishes	3	90
Total	249	4,127

Table S4 | The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition. In brackets, the original threat names from Salafsky *et al.* (2008).

IUCN - CMP Unified Classification of Direct Threats	
<i>Cultivation</i> (agriculture & aquaculture)	Threats from farming and ranching as a result of agricultural expansion and intensification, including silviculture, mariculture and aquaculture (includes the impacts of any fencing around farmed areas).
<i>Wildlife exploitation</i> (biological resource use)	Threats from consumptive use of "wild" biological resources including both deliberate and unintentional harvesting effects; also persecution or control of specific species.
<i>Climate change</i> (climate change & severe weather)	Threats from long-term climatic changes, which may be linked to global warming and other severe climatic/weather events that are outside of the natural range of variation, or potentially can wipe out a vulnerable species or habitat.
<i>Energy production & Mining</i>	Threats from production of non-biological resources.
<i>Geological events</i>	Threats from catastrophic geological events.
<i>Human intrusions & disturbance</i>	Threats from human activities that alter, destroy and disturb habitats and species associated with non-consumptive uses of biological resources.
<i>Biological Invasions</i> (invasive & other problematic species, genes & diseases)	Threats from non-native and native plants, animals, pathogens/microbes, or genetic materials that have or are predicted to have harmful effects on biodiversity following their introduction, spread and/or increase in abundance.
<i>Habitat modifications</i> (natural system modifications)	Threats from actions that convert or degrade habitat in service of "managing" natural or semi-natural systems, often to improve human welfare.
<i>Pollution</i>	Threats from introduction of exotic and/or excess materials or energy from point and nonpoint sources.
<i>Urbanization</i> (residential & commercial development)	Threats from human settlements or other non-agricultural land uses with a substantial footprint.
<i>Transport corridors</i> (transportation & service corridors)	Threats from long narrow transport corridors and the vehicles that use them including associated wildlife mortality.

Salafsky, N. *et al.* A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified classifications of threats and actions. *Conserv. Biol.* **22**, 897–911 (2008).

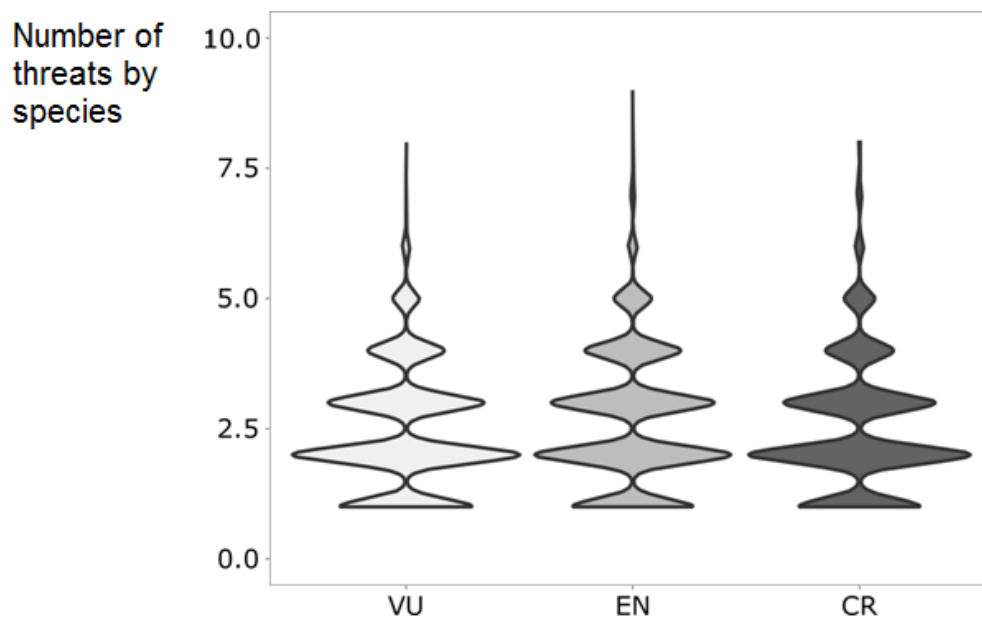


Figure S1 | Violin plot (showing the probability density of the data at different values) of threats' number according vulnerable (VU), endangered (EN) and critically endangered (CR) species. Figure was created using R 3.3.1 (<https://r-project.org>).

We perform a Kruskal-Wallis test, because our data do not follow a normal distribution, for testing whether samples originate from the same distribution. We used the `kruskal.test()` function implemented in the R package *stats*.

Test result:

Kruskal-Wallis chi-squared = 4.973, df = 2, p-value = 0.083

The conclusion is therefore that the means of the three endangerment categories (VU, EN, CR) are statistically equal.

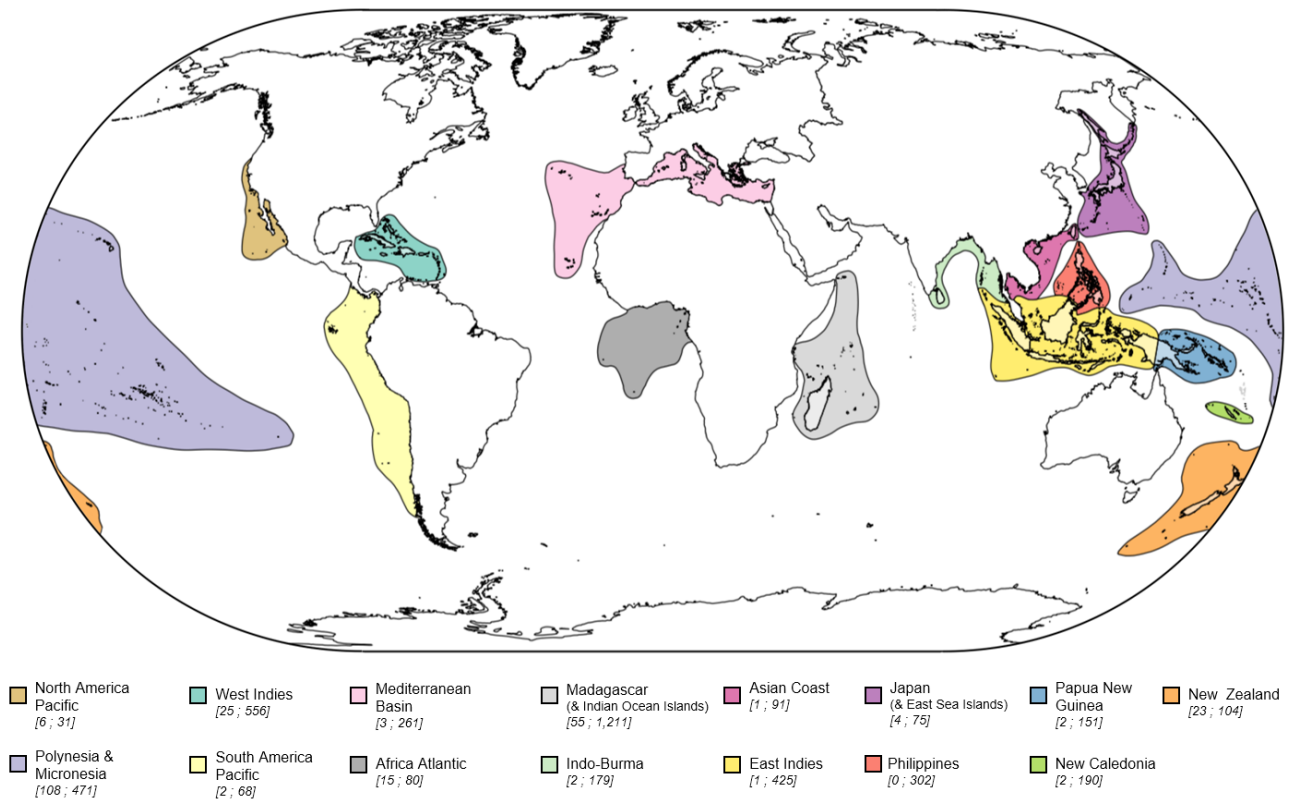


Figure S2 | Map of the 15 large insular regions used in this study. Numbers in brackets refer respectively to extinct and threatened species in each insular region. Figure was created using QGIS 2.18.2 (<https://qgis.org>) and Inkscape 0.91 (<https://inkscape.org>).

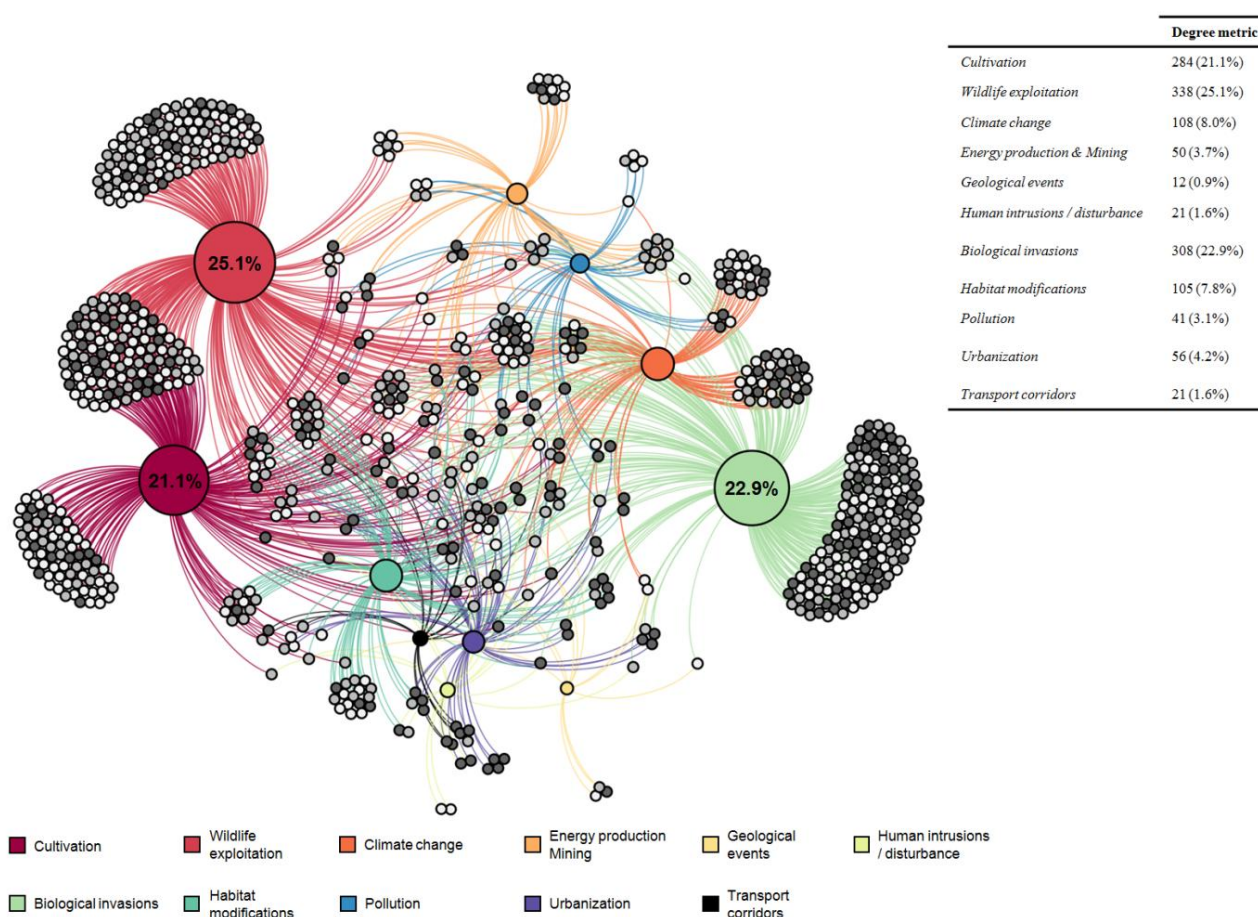


Figure S3 | Graphical representation of threatened species (n=777) – threats (n=11) interactions. Only threatened species impacted by threats (*i.e.*, whole >90% and majority 50–90% population impacted; and very rapid, rapid and slow significant declines of population) were taken into account in the network, representing 18.8% of all threatened species (VU, EN, CR). Colorful nodes reflect threats and grey nodes represent species that are currently vulnerable (light grey), endangered (grey) and critically endangered (dark grey). The nodes size is proportional to their degree (*i.e.*, number of interactions) and the percentage of the strongest interactions is indicated on the figure. Figure was created using Gephi 0.9.1 (<https://gephi.org>), R 3.3.1 (<https://r-project.org>), and Inkscape 0.91 (<https://inkscape.org>).

V.2 Annexe II - Matériel supplémentaire de la partie II.3 du Chapitre II

Supplementary materials – Global changes threaten functional and taxonomic diversity of insular species worldwide

Leclerc, C., Villéger, S., Marino, C. & Bellard, C.

Supplementary Information contains:

- Ten Supporting Information Tables:

- Table S1.** The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition
- Table S2.** Description of the functional traits used to measure the functional diversity of birds and mammals endemic to islands
- Table S3.** Number of species and functional entities for birds and mammals according to each threat
- Table S4.** Comparison of functional diversity observed and expected under a null model based on the global FE pool
- Table S5.** Comparison of functional diversity observed and expected under a null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms
- Table S6.** Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model based on the global FE pool) associated with each threat, for birds
- Table S7.** Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model based on the global FE pool) associated with each threat, for mammals
- Table S8.** Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms) associated with each threat, for birds and mammals
- Table S9.** Comparison of functional vulnerability observed and expected associated with each threat
- Table S10.** Overlap, in terms of functional entities, between threats with a specific focus on *cultivation* and *wildlife exploitation*

- Four Supporting Information Figures:

- Figure S1.** Quality of the functional spaces computing based on UPGMA-dendrogram and on PCoA for birds and mammals.
- Figure S2.** Sensitivity analyses for relationships between taxonomic and functional facets of insular threatened birds and mammals associated with each threat
- Figure S3.** Relationships between taxonomic and functional diversity of threatened species, endemic to one or many islands, associated with each threat
- Figure S4.** Relationships between taxonomic and functional diversity of threatened species, endemic to oceanic or continental islands, associated with each threat

Table S1 | The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition. In brackets, the original threat names from Salafsky *et al.* (2008).

IUCN - CMP Unified Classification of Direct Threats	
<i>Cultivation</i> (agriculture & aquaculture)	Threats from farming and ranching as a result of agricultural expansion and intensification, including silviculture, mariculture and aquaculture (includes the impacts of any fencing around farmed areas).
<i>Wildlife exploitation</i> (biological resource use)	Threats from consumptive use of "wild" biological resources including both deliberate and unintentional harvesting effects; also persecution or control of specific species.
<i>Climate change</i> (climate change & severe weather)	Threats from long-term climatic changes, which may be linked to global warming and other severe climatic/weather events that are outside of the natural range of variation, or potentially can wipe out a vulnerable species or habitat.
<i>Energy production/mining</i>	Threats from production of non-biological resources.
<i>Geological events</i>	Threats from catastrophic geological events.
<i>Human intrusions/disturbance</i>	Threats from human activities that alter, destroy and disturb habitats and species associated with non-consumptive uses of biological resources.
<i>Biological invasions</i> (invasive & other problematic species, genes & diseases)	Threats from non-native and native plants, animals, pathogens/microbes, or genetic materials that have or are predicted to have harmful effects on biodiversity following their introduction, spread and/or increase in abundance.
<i>Habitat modifications</i> (natural system modifications)	Threats from actions that convert or degrade habitat in service of "managing" natural or semi-natural systems, often to improve human welfare.
<i>Pollution</i>	Threats from introduction of exotic and/or excess materials or energy from point and nonpoint sources.
<i>Urbanization</i> (residential & commercial development)	Threats from human settlements or other non-agricultural land uses with a substantial footprint.
<i>Transport corridors</i> (transportation & service corridors)	Threats from long narrow transport corridors and the vehicles that use them including associated wildlife mortality.

Salafsky, N. *et al.* (2008). A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22, 897–911.

Table S2 | Description of the functional traits used to measure the functional diversity of birds and mammals endemic to islands.

Trait type	Trait	Modality/Unit	Taxa concerned	Nature	Relevance	Source / Initial nature
Feeding	Main diet ^Δ	Plant material and seeds	B ; M	Nominal	Regulating services (e.g. pest control, carcass removal) ; Supporting services (e.g. nutrient cycling, pollination, seed dispersal, soil fertility)	Wilman et al. 2014 / qualitative for birds ; quantitative for mammals
		Fleshy fruits and nectar	B ; M			
		Invertebrates	B ; M			
		Vertebrate prey and carrion	B ; M			
		Omnivore	B ; M			
		Mixed herbivore	B ; M			
		Mixed carnivore	B ; M			
	Foraging niche [∂]	Water	B	Nominal	Supporting services (e.g. nutrient cycling, soil fertility, mobile link)	Wilman et al. 2014 / quantitative for birds ; qualitatives for mammals
		Ground-level	B ; M			
		Understory	B			
		Mid-canopy	B			
		Upper canopy	B			
		Scansorial	M			
		Arboreal	M			
Foraging period	Crepuscular	M	Nominal	Supporting services (e.g. mobile link)	Wilman et al. 2014 / qualitative for birds and mammals	
	Diurnal	B ; M				
	Nocturnal	B ; M				
	Crepuscular / Diurnal	M				
	Crepuscular / Nocturnal	M				
Habitat [*]	Habitat breadth	Number of habitat used	B ; M	Ordinal	Supporting services (e.g. seed dispersal, nutrient cycling, soil fertility, mobile link)	IUCN 2015 / quantitative for birds and mammals
Morphology [†]	Body mass	Very small	B ; M	Ordinal	Regulating services (e.g. trophic control) ; Supporting services (e.g. nutrient cycling, pollination, soil fertility)	Wilman et al. 2014 / quantitative for birds and mammals
		Small	B ; M			
		Medium	B ; M			
		Large	B ; M			
		Very large	B ; M			

* The habitat types were based on the IUCN Habitats Classification Scheme (version 3.1) which use standard terms to describe the major habitat/s in which taxa occur.

For birds, 12 habitats were considered: Artificial (terrestrial and aquatic), Caves and subterranean habitats, Coastal marine areas (marine neritic, marine oceanic, marine intertidal, marine coastal), Desert, Forest, Grassland, Introduced vegetation, Other, Rocky areas, Savanna, Shrubland, Wetlands. Based on our database, bird species have two habitats in average (s.d. ± 1; max = 7; min = 1).

For mammals, 11 habitats were considered: Artificial (terrestrial), Caves and subterranean habitats, Coastal areas (marine intertidal, marine coastal), Desert, Forest, Grassland, Introduced vegetation, Rocky areas, Savanna, Shrubland, Wetlands. Based on our database, mammal species have two habitats in average (s.d. ± 1; max = 6; min = 1).

† Body mass category for birds and mammals have been based on their respective quantiles.

For birds, very small: <13.6 g, small: 13.6-31.3 g, medium: 31.3-79.0 g, large: 79.0-200.4 g, and very large: >200.4 g.

For mammals, very small: <16.6 g, small: 16.6-71.3 g, medium: 71.3-180.2 g, large: 180.2-855.4 g, and very large: >855.4 g.

Δ Main diet category for mammals have been based on the relative importance of different items consumed by each species, with a 50% threshold, as done by Wilman et al. (2014) for birds. If the diet is constituted by several categories, the main diet is the one representing more than 50% of the whole diet. The category mixed herbivores represents all species whose diet consists of more than 50% plant material, seeds, fleshy fruits and nectar. The category mixed carnivores represents species whose diet consists of more than 50% invertebrates and vertebrates.

∂ Foraging niche category for birds have been based on the relative importance of different items consumed by each species, with a 50% threshold, as done by Wilman et al. (2014) for mammals. If the foraging niche is constituted by several categories, the foraging niche is the one representing more than 50% of the whole foraging niche; and if none foraging niche is representing by more 50%, "multiple" is designated to the foraging niche.

Some species traits from Wilman et al. (2014) can be available both quantitatively and qualitatively. In order to compare the results between the two taxonomic groups (birds and mammals), some variables had to be transformed to categorical variables (ordinal or nominal). For example, percent use of foraging niche is available for birds but this is not the case for mammals (categorical variable only). We thus used categorical variables for both taxonomic groups. Moreover, quality and accuracy of the information vary between species, and considering categorical variables (through range of values) reduces the uncertainty of the quantitative data. For example, a single value of body mass is associated with each species, and it may be based on species-level data but may also be inferred or imputed from data of a specific congeneric species, or from data at the genus / family level. We thus chose to transform all data into qualitative data to perform analyses as a modality category allows to encompass a diversity of value having different level of sources and so lift part of the uncertainties.

Table S3 | Number of species and functional entities (in brackets) for birds and mammals according to each threat.

	BIRDS			MAMMALS		
	<i>DD, LC, NT</i>	<i>VU, EN, CR</i>	<i>All</i>	<i>DD, LC, NT</i>	<i>VU, EN, CR</i>	<i>All</i>
<i>Biological invasions</i>	75 (60)	242 (155)	317 (187)	46 (38)	92 (61)	138 (90)
<i>Climate change</i>	126 (87)	180 (124)	306 (177)	15 (10)	43 (25)	58 (29)
<i>Cultivation</i>	227 (127)	301 (172)	528 (238)	185 (98)	256 (110)	441 (164)
<i>Energy production & Mining</i>	36 (30)	77 (59)	113 (81)	36 (20)	50 (31)	86 (47)
<i>Geological events</i>	4 (4)	13 (13)	17 (17)	1 (1)	13 (11)	14 (12)
<i>Habitat modifications</i>	73 (55)	77 (68)	150 (102)	45 (30)	69 (48)	114 (65)
<i>Human intrusions & disturbance</i>	12 (11)	36 (32)	48 (40)	29 (14)	33 (18)	62 (28)
<i>Pollution</i>	7 (7)	33 (31)	40 (37)	2 (2)	11 (8)	13 (10)
<i>Transport corridors</i>	27 (26)	41 (37)	68 (58)	10 (10)	15 (14)	25 (21)
<i>Urbanization</i>	50 (43)	96 (77)	146 (107)	76 (45)	98 (59)	174 (88)
<i>Wildlife exploitation</i>	285 (143)	334 (170)	619 (241)	205 (103)	304 (126)	509 (179)

Abbreviation of IUCN Red List Categories | *DD*: Data Deficient; *LC*: Least Concern; *NT*: Near Threatened ; *VU*: Vulnerable; *EN*: Endangered; *CR*: Critically Endangered

Table S4 | Comparison of functional diversity observed and expected under a null model based on the global FE pool (9,999 iterations). Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model for birds and mammals.

	FRic			FSpe		FOri	
	<i>SES</i>	<i>p-value</i>		<i>SES</i>	<i>p-value</i>	<i>SES</i>	<i>p-value</i>
Birds							
<i>Biological invasions</i>	-2.724	0.996 **	**	-2.214	0.989 *	-0.451	0.669
<i>Climate change</i>	-1.464	0.928		-0.187	0.567	0.598	0.260
<i>Cultivation</i>	-1.500	0.932		0.397	0.344	1.276	0.101
<i>Energy production & Mining</i>	-0.569	0.708		1.118	0.132	0.985	0.152
<i>Geological events</i>	-0.987	0.875		0.503	0.296	0.044	0.455
<i>Habitat modifications</i>	-1.081	0.865		-0.557	0.711	-0.484	0.687
<i>Human intrusions & disturbance</i>	-2.009	0.994 **	**	-0.775	0.777	-1.508	0.945
<i>Pollution</i>	-2.063	0.997 **	**	-1.174	0.885	-2.823	0.999 ***
<i>Transport corridors</i>	0.916	0.173		0.788	0.210	0.118	0.433
<i>Urbanization</i>	0.386	0.336		0.950	0.167	1.334	0.091
<i>Wildlife exploitation</i>	-1.486	0.929		0.241	0.397	0.423	0.328
Mammals							
<i>Biological invasions</i>	-2.619	0.996 **	**	-2.669	0.996 **	-2.798	0.999 ***
<i>Climate change</i>	-1.382	0.930		-0.080	0.533	-1.676	0.970
<i>Cultivation</i>	-2.357	0.991 **	**	1.314	0.092	-2.289	0.992 **
<i>Energy production & Mining</i>	-0.780	0.774		1.815	0.033	-1.093	0.868
<i>Geological events</i>	-1.219	0.970		-0.418	0.660	-0.936	0.830
<i>Habitat modifications</i>	-1.137	0.872		1.434	0.076	-0.485	0.669
<i>Human intrusions & disturbance</i>	-1.970	0.998 **	**	2.249	0.011 *	-0.952	0.832
<i>Pollution</i>	-0.846	0.951		0.859	0.197	-0.121	0.492
<i>Transport corridors</i>	-0.977	0.844		0.042	0.489	0.059	0.443
<i>Urbanization</i>	-3.257	0.999 ***	***	0.796	0.216	-2.361	0.995 **
<i>Wildlife exploitation</i>	-2.379	0.991 **	**	1.287	0.099	-2.942	0.999 ***

* *p-value* < 0.025 or *p-value* > 0.975 ; ** *p-value* < 0.010 or *p-value* > 0.990; *** *p-value* < 0.001 or *p-value* > 0.999

The functional diversity values significantly different from the null expectation are in bold font.

Table S5 | Comparison of functional diversity observed and expected under a null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms (9,999 iterations). Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model for birds and mammals.

	FRic		FSpe		FOri				
	<i>SES</i>	<i>p-value</i>	<i>SES</i>	<i>p-value</i>	<i>SES</i>	<i>p-value</i>			
Birds	<i>Biological invasions</i>	-0.921	0.821	-2.258	0.989	*	0.240	0.400	
	<i>Climate change</i>	-0.455	0.685	0.055	0.474		-0.149	0.560	
	<i>Cultivation</i>	-0.794	0.792	-0.108	0.540		0.102	0.454	
	<i>Energy production & Mining</i>	-0.142	0.568	0.227	0.398		0.615	0.265	
	<i>Geological events</i>	-0.588	0.672	0.416	0.412		0.075	0.464	
	<i>Habitat modifications</i>	-0.519	0.690	-0.982	0.833		-2.016	0.976	*
	<i>Human intrusions & disturbance</i>	-0.786	0.763	-0.337	0.630		-1.479	0.928	
	<i>Pollution</i>	-2.473	0.990	**	-1.462	0.925	-1.902	0.972	
	<i>Transport corridors</i>	0.784	0.229	-0.201	0.570		-0.733	0.766	
	<i>Urbanization</i>	0.617	0.282	0.289	0.379		0.218	0.409	
	<i>Wildlife exploitation</i>	-0.628	0.746	-0.014	0.496		-0.034	0.508	
Mammals	<i>Biological invasions</i>	-2.076	0.973	-1.635	0.949		-2.911	0.999	***
	<i>Climate change</i>	1.530	0.034	0.094	0.460		-0.812	0.780	
	<i>Cultivation</i>	-2.240	0.981	*	1.561	0.060	-3.218	0.999	***
	<i>Energy production & Mining</i>	1.867	0.024	*	1.758	0.038	0.510	0.298	
	<i>Geological events</i>	-0.207	0.666	-1.005	0.833		-0.277	0.665	
	<i>Habitat modifications</i>	-1.689	0.942	1.373	0.082		-0.299	0.601	
	<i>Human intrusions & disturbance</i>	0.668	0.257	1.129	0.134		-0.365	0.630	
	<i>Pollution</i>	0.516	0.356	1.068	0.151		0.001	0.415	
	<i>Transport corridors</i>	0.275	0.390	0.023	0.489		0.871	0.198	
	<i>Urbanization</i>	-1.614	0.941	2.513	0.004	**	-1.237	0.893	
	<i>Wildlife exploitation</i>	-2.170	0.979	*	1.367	0.086	-4.618	0.999	***

* *p-value* < 0.025 or *p-value* > 0.975 ; ** *p-value* < 0.010 or *p-value* > 0.990; *** *p-value* < 0.001 or *p-value* > 0.999
The functional diversity values significantly different from the null expectation are in bold font.

Comparison of the results about functional diversity under null model based on the global FEs pool (Table S4) and null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms (Table S5).

Functional richness (FRic). Six threats are associated with a FRic significantly lower than expected under null model based on the global FEs pool (Table S4): *biological invasions* (birds and mammals), *cultivation* (mammals), *human intrusions & disturbance* (birds and mammals), *pollution* (birds), *urbanization* (mammals), *wildlife exploitation* (mammals). Based on the second null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms, only *cultivation* (mammals), *energy production & mining* (mammals), *pollution* (birds) and *wildlife exploitation* (mammals) are associated with a FRic significantly lower than expected by chance (Table S5).

Functional specialization. Two threat are associated with a FSpe significantly lower than expected under null model based on the global FEs pool (Table S4): *biological invasions* (birds and mammals) and *human intrusions & disturbance* (mammals). Based on the second null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms, *biological invasions* (birds) and *urbanization* (mammals) are associated with a FSpe significantly lower than expected by chance (Table S5).

Functional originality. Five threats are associated with a FOr significantly lower than expected under null model based on the global FEs pool (Table S4): *biological invasions* (mammals), *cultivation* (mammals), *pollution* (birds), *urbanization* (mammals), *wildlife exploitation* (mammals). Based on the second null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms, *biological invasions* (mammals), *cultivation* (mammals), *habitat modifications* (birds), and *wildlife exploitation* (mammals) are associated with a FOr significantly lower than expected by chance (Table S5).

Table S6 | Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model based on the global FE pool) associated with each threat, for birds. Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model (9,999 iterations).

Trait	Modalities	Biological invasions		Human intrusions & disturbance			Pollution	
		SES	p-value	SES	p-value	SES	p-value	
Main diet	Plant material and seeds	-0.605	0.750	1.607	0.098	0.837	0.267	
	Fleshy fruits and nectar	-0.621	0.748	-1.643	0.982 *	-0.676	0.816	
	Invertebrates	3.695	2.00e⁻⁰⁴ ***	0.663	0.299	-1.500	0.960	
	Vertebrate prey and carrion	0.181	0.455	4.236	0.001 **	6.180	<0.001 ***	
	Omnivore	-2.682	0.998 **	-2.256	0.999 ***	-1.342	0.958	
	Mixed herbivore	-0.613	0.747	-1.235	0.944	-1.669	0.988 *	
	Mixed carnivore	-0.745	0.795	-0.351	0.714	0.390	0.425	
Foraging niche	Water	4.736	<0.001 ***	5.863	<0.001 ***	6.502	<0.001 ***	
	Ground-level	2.650	0.005 **	1.675	0.075	-0.293	0.678	
	Understory	-3.279	0.999 ***	-1.934	0.999 ***	-1.964	0.999 ***	
	Mid-canopy	-2.572	0.997 **	-1.624	0.983 *	-1.551	0.976 *	
	Upper canopy	-2.308	0.994 **	-1.599	0.986 *	-1.557	0.983 *	
	Aerial	-1.422	0.972	0.364	0.466	0.449	0.467	
	Multiple niches	1.418	0.088	-1.090	0.901	0.248	0.463	
Foraging period	Diurnal	1.482	0.079	0.420	0.498	1.594	0.080	
	Nocturnal	-1.482	0.950	-0.420	0.739	-1.594	0.999 ***	
Habitat breadth	1	2.282	0.015 *	-1.120	0.905	-0.896	0.862	
	2	1.820	0.040	0.918	0.224	0.215	0.473	
	3	-1.777	0.967	0.037	0.537	-0.50	0.584	
	4	-1.486	0.946	0.637	0.318	1.894	0.058	
	5	-2.237	0.998 **	-0.386	0.756	-1.175	0.999 ***	
	6	-1.295	0.999 ***	-0.536	0.999 ***	-0.550	0.999 ***	
	7	-0.643	0.999 ***	-0.263	0.999 ***	-0.274	0.999 ***	
Body mass	Very small	-2.903	0.999 ***	-2.054	0.997 **	-1.618	0.981 *	
	Small	0.076	0.490	-1.793	0.989 *	-2.154	0.998 **	
	Medium	-0.865	0.821	-0.648	0.792	-1.665	0.981 *	
	Large	0.233	0.424	-0.569	0.769	0.472	0.373	
	Very large	3.151	9.00e⁻⁰⁴ ***	4.702	<0.001 ***	4.548	<0.001 **	

* p -value < 0.025 or p -value > 0.975 ; ** p -value < 0.010 or p -value > 0.990; *** p -value < 0.001 or p -value > 0.999
Observed values significantly different from the null expectation are in bold font.

Table S7 | Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model based on the global FE pool) associated with each threat, for mammals. Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model (9,999 iterations).

Trait	Modalities	Biological invasions		Cultivation		Human intrusions & disturbance			Urbanization		Wildlife exploitation					
		SES	p-value	SES	p-value	SES	p-value		SES	p-value	SES	p-value				
Main diet	Plant material and seeds	1.541	0.077	2.082	0.021	*	-1.122	0.896	1.823	0.042	2.364	0.011	*			
	Fleshy fruits and nectar	0.995	0.188	3.110	0.002	**	2.224	0.032	0.473	0.346	5.168	<0.001	***			
	Invertebrates	-1.627	0.960	-1.828	0.968		2.205	0.024	*	-0.886	0.834	-2.411	0.992	**		
	Vertebrate prey and carrion	0.027	0.528	-1.396	0.945		-0.833	0.999	***	-0.832	0.844	-1.578	0.960			
	Omnivore	-0.648	0.810	-0.936	0.863		-0.619	0.999	***	-0.159	0.599	-0.919	0.852			
	Mixed herbivore	-2.076	0.993	**	-0.639	0.758		-1.734	0.999	***	-0.861	0.834	-1.799	0.971		
	Mixed carnivore	1.997	0.045	-2.042	0.987	*	-1.187	0.999	***	-0.288	0.643	-2.443	0.996	**		
Foraging niche	Ground-level	2.242	0.015	*	-4.773	0.999	***	-2.844	0.999	***	-2.223	0.990	**	-5.217	0.999	***
	Scansorial	-1.001	0.874		-1.479	0.943		-0.696	0.794		-1.338	0.938		-1.735	0.967	
	Arboreal	-1.635	0.963		6.824	<0.001	***	0.494	0.346		2.229	0.018	*	7.163	<0.001	***
	Aerial	-0.260	0.638		-0.795	0.806		5.891	<0.001	***	2.210	0.033		-0.182	0.601	
Foraging period	Crepuscular	-0.850	0.999	***	0.001	0.553		-0.428	0.999	***	-0.832	0.999	***	-0.229	0.642	
	Diurnal	-2.180	0.993	**	2.439	0.009	**	-1.243	0.935		-0.206	0.604		2.114	0.021	*
	Nocturnal	3.093	0.001	**	1.130	0.137		2.663	0.004	**	2.046	0.024	*	1.652	0.052	
	Crepuscular / Diurnal	-1.025	0.916		-1.817	0.987	*	-0.099	0.482		-1.459	0.999	***	-2.101	0.995	**
	Crepuscular / Nocturnal	0.606	0.300		-1.789	0.974		-0.894	0.859		-0.998	0.872		-1.658	0.961	
	Crepuscular / Diurnal / Nocturnal	-1.927	0.990	**	-1.707	0.966		-1.486	0.999	***	-0.760	0.805		-2.008	0.982	*
Habitat breadth	1	1.118	0.154		5.560	<0.001	***	-0.825	0.822		2.738	0.004	**	5.856	<0.001	***
	2	-0.321	0.651		-1.007	0.856		-1.024	0.873		-0.489	0.709		-1.356	0.919	
	3	0.037	0.511		-2.769	0.998	**	2.914	0.007	**	-0.994	0.863		-2.406	0.994	**
	4	-0.965	0.870		-2.987	0.999	***	-0.412	0.691		-1.838	0.991	**	-3.328	0.999	***
	5	-1.104	0.999	***	-1.728	0.999	***	-0.560	0.999	***	-1.082	0.999	***	-1.944	0.999	***
	6	0.284	0.417		-1.075	0.999	***	-0.341	0.999	***	-0.679	0.999	***	-0.710	0.749	
Body mass	Very small	0.743	0.259		0.008	0.521		5.387	<0.001	***	2.602	0.012	*	-0.417	0.681	
	Small	-0.571	0.740		-2.922	0.999	***	-0.795	0.820		-1.909	0.983	*	-3.102	0.999	***
	Medium	-0.704	0.788		-2.289	0.992	**	-1.656	0.984	*	-2.037	0.989	*	-2.313	0.992	**
	Large	0.128	0.476		0.698	0.260		0.019	0.516		0.043	0.506		1.199	0.128	
	Very large	0.513	0.333		3.989	1.00e⁻⁰⁴	***	-1.434	0.950		1.729	0.055		4.004	<0.001	***

* p -value < 0.025 or p -value > 0.975 ; ** p -value < 0.010 or p -value > 0.990; *** p -value < 0.001 or p -value > 0.999

Observed values significantly different from the null expectation are in bold font.

Table S8 | Comparison of trait modalities distribution observed and expected (under a null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms) associated with each threat, for birds and mammals. Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model (9,999 iterations).

Trait	Modalities	Birds - Pollution		Mammals - Cultivation		Mammals - Energy production and mining			Mammals - Wildlife exploitation	
		SES	p-value	SES	p-value	SES	p-value	SES	p-value	
Main diet	Plant material and seeds	-0.311	0.791	1.926	0.030	1.390	0.112	2.018	0.026	
	Fleshy fruits and nectar	0.492	0.549	2.874	0.003 **	1.252	0.138	4.973	<0.001 ***	
	Invertebrates	-0.970	0.923	-2.276	0.991 **	-1.248	0.922	-1.823	0.970	
	Vertebrate prey and carrion	2.447	0.016 *	-1.667	0.968	--	--	-2.009	0.988 *	
	Omnivore	-0.865	0.939	-0.733	0.822	--	--	-1.015	0.878	
	Mixed herbivore	-1.222	0.978	-0.776	0.801	-1.029	0.896	-2.326	0.992 **	
	Mixed carnivore	-0.669	0.903	-0.930	0.855	-1.520	0.999 ***	-2.265	0.992 **	
Foraging niche	Water	1.679	0.094	--	--	--	--	--	--	
	Ground-level	-0.105	0.708	-4.233	0.999 ***	-1.838	0.979 *	-4.756	0.999 ***	
	Understory	--	--	--	--	--	--	--	--	
	Scansorial	--	--	-1.479	0.944	1.335	0.167	-2.342	0.992 **	
	Arboreal	--	--	5.662	<0.001 ***	1.602	0.075	6.084	<0.001 ***	
	Mid-canopy	-0.882	0.944	--	--	--	--	--	--	
	Upper canopy	-1.236	0.979 *	--	--	--	--	--	--	
	Aerial	0.239	0.835	-0.517	0.736	-0.615	0.792	1.142	0.158	
Multiple niches	-0.523	0.813	--	--	--	--	--	--		
Foraging period	Crepuscular	--	--	-0.078	0.612	-0.051	0.655	-0.209	0.670	
	Diurnal	2.787	0.021 *	1.262	0.117	3.279	0.002 **	0.794	0.232	
	Nocturnal	-2.787	0.999 ***	1.595	0.061	0.787	0.821	2.351	0.009 **	
	Crepuscular / Diurnal	--	--	-2.232	0.994 **	-1.060	0.999 ***	-2.477	0.997 **	
	Crepuscular / Nocturnal	--	--	-1.854	0.975 *	-0.995	0.888	-1.371	0.928	
	Crepuscular / Diurnal / Nocturnal	--	--	-0.969	0.857	-0.620	0.800	-1.882	0.976 *	
Habitat breadth	1	0.688	0.398	3.920	1.00e⁻⁰⁴ ***	2.206	0.019 *	4.277	<0.001	
	2	-1.178	0.940	-1.187	0.891	-1.237	0.919	-1.596	0.950	
	3	-0.023	0.671	-1.845	0.975 *	-1.407	0.956	-2.074	0.985 *	
	4	0.732	0.375	-2.292	0.994 **	-0.059	0.658	-1.624	0.961	
	5	--	--	-1.642	0.999 ***	--	--	-1.762	0.999 ***	
	6	--	--	-1.157	0.999 ***	--	--	-1.239	0.918	
	7	--	--	--	--	--	--	--	--	
Body mass	Very small	0.339	0.709	-0.099	0.572	-0.989	0.885	0.479	0.352	
	Small	-1.223	0.977 *	-1.905	0.977 *	-1.886	0.983 *	-2.002	0.982 *	
	Medium	-0.656	0.901	-3.714	0.999 ***	-1.076	0.915	-3.470	0.999 ***	
	Large	-0.030	0.669	1.949	0.031	0.873	0.244	2.111	0.020 *	
	Very large	0.835	0.322	3.225	4.00e⁻⁰⁴ ***	2.673	0.006 **	2.469	0.008 **	

* p -value < 0.025 or p -value > 0.975 ; ** p -value < 0.010 or p -value > 0.990; *** p -value < 0.001 or p -value > 0.999

Observed values significantly different from the null expectation are in bold font.

Comparison of the results about trait modalities distribution under null model based on the global FEs pool (Table S6-7) and null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms (Table S8).

Cultivation - mammals. Under null model based on the global FEs pool (Table S7), six trait modalities were more often associated than expected by chance: *plant material and seeds main diet*, *fleshy fruits and nectar main diet*, *arboreal foraging niche*, *diurnal foraging period*, *habitat specialization*, and *very large body mass*, while nine trait modalities were less often associated than expected by chance: *mixed carnivore main diet*, *ground-level foraging niche*, *crepuscular/diurnal foraging period*, *large habitat breadth (three to six)*, and *small and medium body mass*. Based on the second null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms (Table S8), four trait modalities were more often associated than expected by chance: *fleshy fruits and nectar main diet*, *arboreal foraging niche*, *habitat specialization*, and *very large body mass* while ten trait modalities were less often associated than expected by chance: *invertebrates main diet*, *ground-level foraging niche*, *crepuscular/diurnal and crepuscular nocturnal foraging period*, *large habitat breadth (three to six)*, and *small and medium body mass*.

Wildlife exploitation - mammals. Under null model based on the global FEs pool (Table S7), six trait modalities were more often associated than expected by chance: *plant material and seeds main diet*, *fleshy fruits and nectar main diet*, *arboreal foraging niche*, *diurnal foraging period*, *habitat specialization*, and *very large body mass*, while ten trait modalities were less often associated than expected by chance: *mixed carnivore and invertebrates main diet*, *ground-level foraging niche*, *crepuscular/diurnal and crepuscular/dirunal/nocturnal foraging period*, *large habitat breadth (three to five)*, and *small and medium body mass*. Based on the second null model accounted for occurrence of FEs in biogeographic realms (Table S8), five trait modalities were more often associated than expected by chance: *fleshy fruits and nectar main diet*, *arboreal foraging niche*, *nocturnal foraging period*, and *large and very large body mass*, while eleven trait modalities were less often associated than expected by chance: *vertebrate prey and carrion*, *mixed carnivore and mixed carnivore main diet*, *ground-level and scansorial foraging niche*, *crepuscular/diurnal and crepuscular/dirunal/nocturnal foraging period*, *large habitat breadth (three and five)*, and *small and medium body mass*.

Pollution - birds. Under null model based on the global FEs pool (Table S6), three trait modalities were more often associated than expected by chance: *vertebrate prey and carrion main diet*, *foraging niche below the water surface*, and *very large body mass*, while eleven trait modalities were less often associated than expected by chance: *mixed herbivore main diet*, *understory*, *mid-canopy and upper canopy foraging niche*, *nocturnal foraging period*, a *habitat breadth* from five to seven, and *very small*, *small*, and *medium body mass*. Based on the second null model controlling for biogeographic realms (Table S8), two trait modality was more often associated than expected by chance: *vertebrate prey and carrion main diet*, and *diurnal foraging period*, while two three modalities were less often associated than expected by chance: *upper canopy foraging niche*, *nocturnal foraging period*, and *small body mass*.

Table S9 | Comparison of functional vulnerability observed and expected associated with each threat. Standardized Effect Size (SES) and associated p-value metrics were obtained by comparing observed and expected values under a null model (9,999 iterations). Null model simulated random assignment of non-threatened species on the global FE pool of each threat, where the number of species and the number of functional entities were kept constant.

	Birds		Mammals	
	SES	p-value	SES	p-value
<i>Biological invasions</i>	0.691	0.212	0.035	0.402
<i>Climate change</i>	-0.568	0.629	-0.729	0.766
<i>Cultivation</i>	2.329	0.021 *	2.005	0.036
<i>Energy production & Mining</i>	0.570	0.113	-0.215	0.481
<i>Geological events</i>	0.000	--	1.186	0.076
<i>Habitat modifications</i>	-0.591	0.694	0.851	0.152
<i>Human intrusions & disturbance</i>	0.682	0.146	1.616	0.051
<i>Pollution</i>	-0.428	0.556	-0.279	0.380
<i>Transport corridors</i>	-0.176	0.330	0.176	0.285
<i>Urbanization</i>	0.061	0.275	-0.542	0.659
<i>Wildlife exploitation</i>	2.260	0.035	2.045	0.033

* p -value < 0.025 or p -value > 0.975 ; ** p -value < 0.010 or p -value > 0.990; *** p -value < 0.001 or p -value > 0.999
The functional vulnerability values significantly different from the null expectation are in bold font.

Table S10 | Overlap in terms of functional entities between threats with a specific focus on *cultivation* and *wildlife exploitation*.

	<i>Number of species</i>	<i>Number of functional entities</i>		
<i>Birds</i>	<i>Cultivation and Wildlife exploitation</i> acting together and combined with other threats	264	150	
	<i>Cultivation</i> acting alone and combined with other threats	301	172	87.2% of FEs associated with <i>cultivation</i> are also associated with <i>wildlife exploitation</i>
	<i>Wildlife exploitation</i> acting alone and combined with other threats	334	170	88.2% of FEs associated with <i>wildlife exploitation</i> are also associated with <i>cultivation</i>
	Other threats acting alone and combined together	319	173	86.7% of FEs associated with <i>other threats</i> are also associated with <i>cultivation</i> and/or <i>wildlife exploitation</i>
<i>Mammals</i>	<i>Cultivation and Wildlife exploitation</i> acting together and combined with other threats	228	101	
	<i>Cultivation</i> acting alone and combined with other threats	270	112	90.1% of FEs associated with <i>cultivation</i> are also associated with <i>wildlife exploitation</i>
	<i>Wildlife exploitation</i> acting alone and combined with other threats	317	128	78.9% of FEs associated with <i>wildlife exploitation</i> are also associated with <i>cultivation</i>
	Other threats acting alone and combined together	283	117	86.3% of FEs associated with <i>other threats</i> with are also associated with <i>cultivation</i> and/or <i>wildlife exploitation</i>

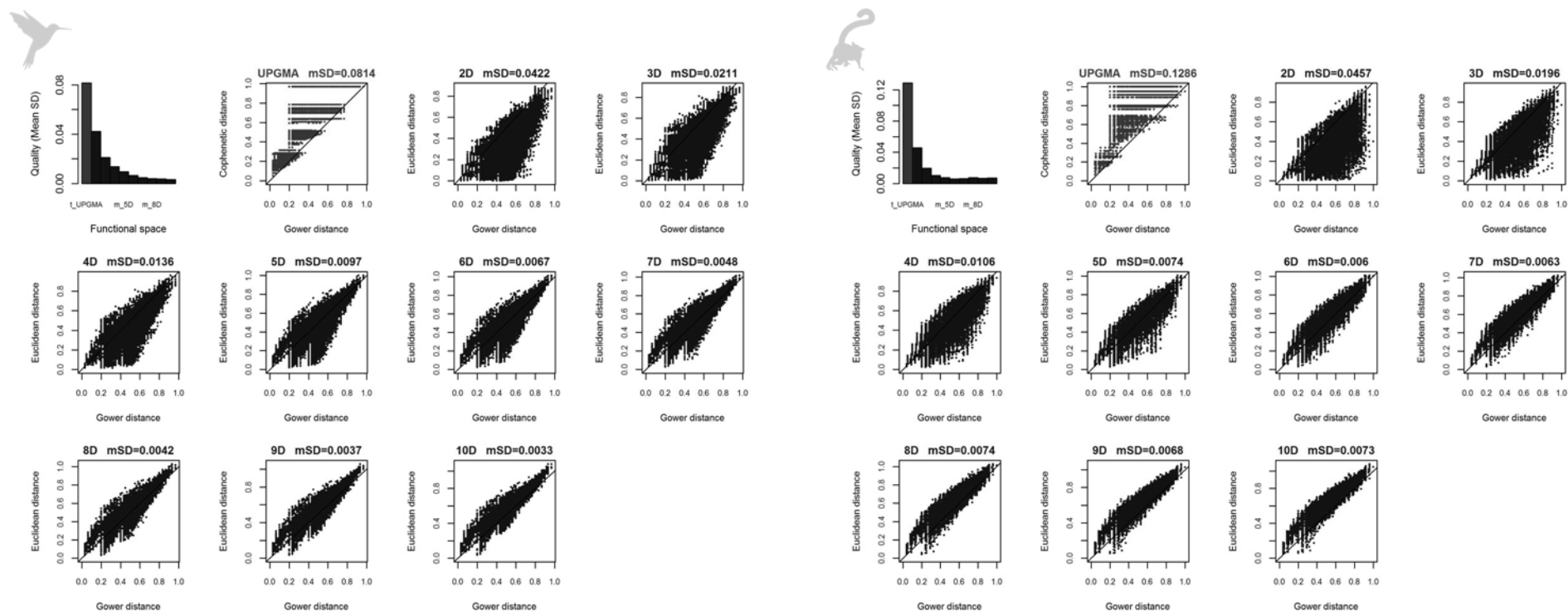


Figure S1 | Quality (mean Squared-Deviation (mSD)) of the functional spaces computing based on UPGMA-dendrogram and on PCoA (up to 10 axes) for birds and mammals.

The quality of functional space is highest when the mSD value is lowest (especially < 0.01).

For birds, the functional space based on 10 axes has the lowest mSD ($=0.0033$) while the one with 6 dimensions has a mSD < 0.01 .

For mammals, the functional space based on 6 axes has the lowest mSD ($=0.0060$).

To limit computing time, we chose functional space based on 6 axes for both taxa (mSD ≈ 0.006). That means that average deviation between Euclidean distance and Gower's distance is of $(0.006)^{0.5} = 0.077$, so it can be seen like an average error of 7.7%. For details about methods, see Maire *et al.*, 2015.

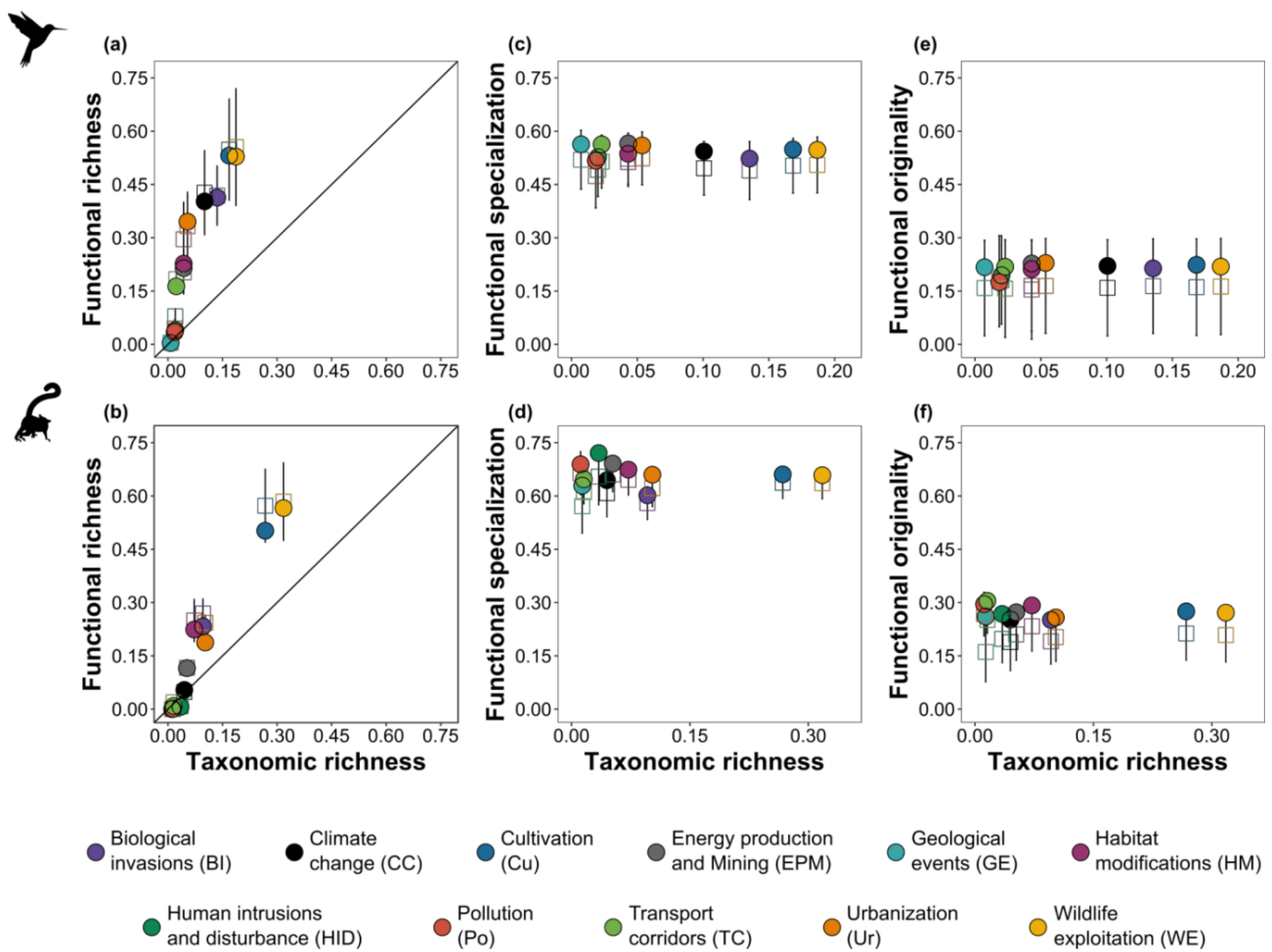


Figure S2 | Sensitivity analyses for relationships between taxonomic and functional facets of insular threatened birds and mammals (VU, EN, and CR species) associated with each threat. Full colored points represent the observed values obtained with the five traits. The mean value obtained with four traits (\pm s.d.) is symbolized by the empty colored squares.

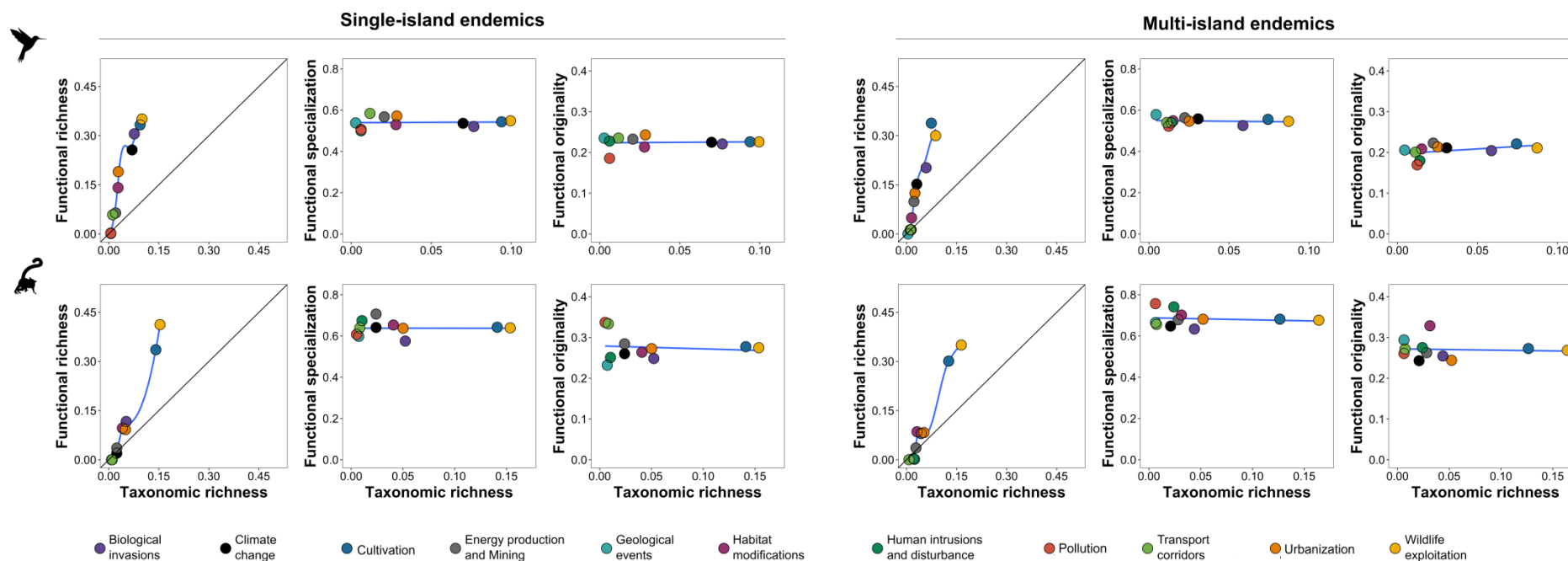


Figure S3 | Relationships between taxonomic and functional diversity of threatened species (VU, EN, and CR species), endemic to one or many islands, associated with each threat. The blue line is a smooth curve computed using the loess method or linear method. The black solid line represents the identity line functional richness = taxonomic richness.

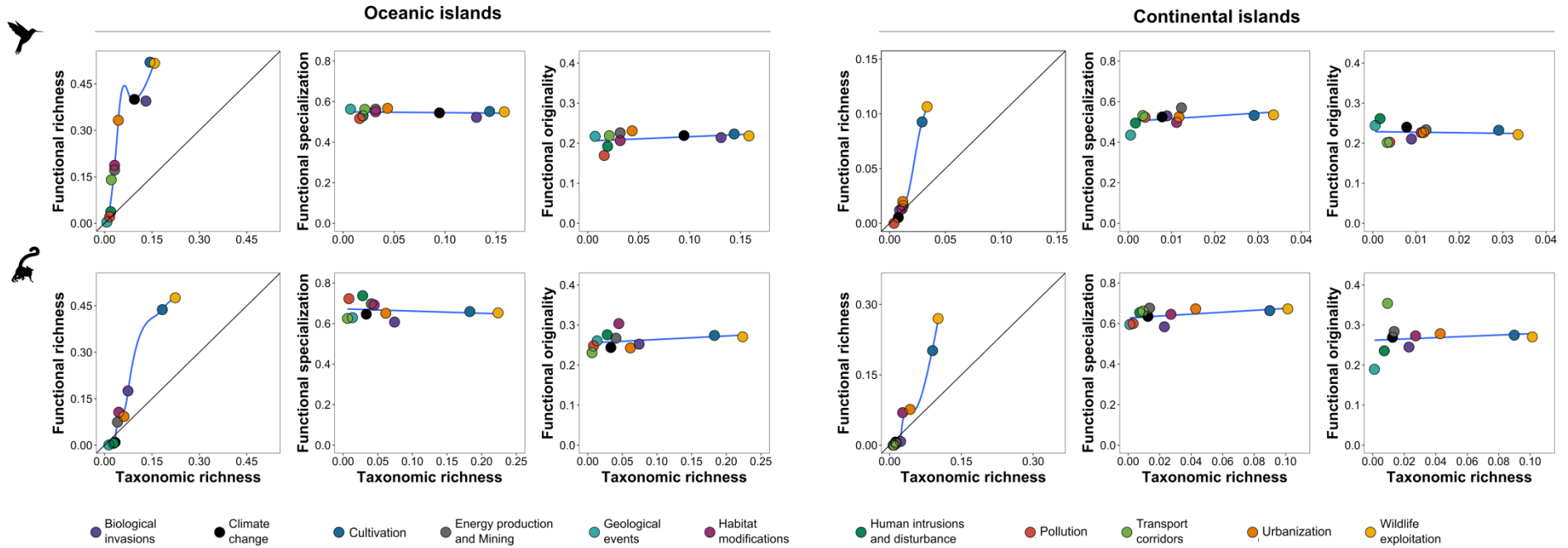


Figure S4 | Relationships between taxonomic and functional diversity of threatened species (VU, EN, and CR species), endemic to oceanic or continental islands, associated with each threat. The blue line is a smooth curve computed using the loess method or linear method. The black solid line represents the identity line functional richness = taxonomic richness.

V.3 Annexe III - Matériel supplémentaire de la partie III.2 du Chapitre III

Supplementary materials – Multidimensional diversity approach to explore endemic mammal priorities on insular regions

Leclerc, C., Magneville, C. & Bellard, C.

Supplementary Information contains:

- Supporting Information Text:

- **Procedure employed to select protected areas**

- Two Supporting Information Tables:

Table S1. Information about the 19 insular regions considered in the study.

Table S2. The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition.

- Three Supporting Information Figures:

Figure S1. Spatial distribution of islands from the 19 insular regions.

Figure S2. Graphical explanation of how each dimension of biodiversity is measured.

Figure S3. Diversity of endemic mammals among all insular regions affected by threats.

Procedure employed to select protected areas

We collected spatial information on Protected Areas (PAs) from the WDPA (World Database on Protected Areas) database available at: <http://protectedplanet.net/>. The database was downloaded the 12th August 2019. The original database included several PAs designations not object of our study, such as areas for the protection of marine habitats/species. We then applied a 3-steps procedure which allowed us to build a dataset on PAs distribution across the 1,536 islands, like did by Parravicini et al 2014.

Step 1 - Download IUCN-WDPA database

The IUCN-WDPA database was intersected with the location of the 1,536 islands. 16,272 PAs covering a total surface of 5,534,150 km² were extracted.

Step 2 - Eliminating PAs with the goal of protecting habitat and species not object of the present study

A further filtering (including two steps) was needed because several PAs have been designated to protect habitats or species not considered in the present study (e.g. marine habitats, bird species).

First, we excluded PAs whose origin ("Marine" field) was recorded as 'marine'. The database included 15,837 PAs covering a total surface of 1,255,081 km².

In a second time, we evaluated the description of the "Designation" field in the original IUCN-WDPA database to remove PAs with irrelevant designations (i.e. Beach, Coastal and Small Island Park, Coastal Park, Coastline Marine Resource Development Area, designated sea area, Collaborative Fishery Management Area, Common fishery right area, District Marine Protected Areas, Fish Sanctuary, Marine Conservation Area, Mammal Sanctuary, Marine Managed Area, Marine Management Area, Marine Management Area / Marine Reserve, Marine National Park, Marine Nature Recreation Park, Marine Nature Reserve, Marine Park, Marine Park and Sanctuary, Marine Protected Area, Marine Protected Area / Protected Land and Seascape, Marine Reserve, Marine Sanctuary, Marine Wildlife Reserves, National Estuarine Research Reserve, National Marine Reserve, National Park and Marine Management Area, Protected Beaches, Seascape, Protected Water Surface, Salina Reserve, State Marine Conservation Area, Bird Sanctuary, Game breeding station, Game Refuge and Bird Sanctuary, Governor Michael Gore Bird Sanctuary, Land acquired by Conservatoire du Littoral (national seaside and lakeside conservancy, Mangrove Swamp Forest Reserve, Mangrove, Island, Reef and Lagoon areas protected, Wildlife Conservation Area and Bird Sanctuary). The database included 15,471 PAs covering a total surface of 1,094,499 km².

Step 3 - Eliminating MPAs belonging to IUCN categories V and VI

A further filtering was used in attempt to eliminate PAs that are not subject to strict protection measures. We thus eliminated MPAs belonging to IUCN categories V and VI, and also those with status indicating as 'not reported' and 'not applicable'. The database after removing meaningless designations included 12,091 PAs covering a total surface of 517,012.3km².



Location of the 12,091 PAs across the 1,536 islands

Table S1 | Information about the 19 insular regions considered in the study.

Insular regions	Abbreviation	Area (km²)	Number of islands	Number of species	Number of threatened species
Bering and East Siberian Sea Islands	BESSI	17,735	13	6	1
California Islands	CII	1,346	15	9	7
Caribbean Islands	CrI	229,341	229	44	19
East Melanesian Islands	EMI	96,949	186	63	16
Gulf of Guinea Islands	GGI	2,805	2	6	5
Indo-Burma	IB	39,667	24	10	9
Japan	Ja	448,483	133	43	14
Madagascar and the Indian Ocean Islands	MIOI	598,832	87	143	78
Mediterranean Basin	MB	66,614	30	8	6
Mesoamerica and Galapagos Islands	MGI	2,605	11	11	11
New Caledonia	NC	18,502	8	6	5
Papua New Guinea	PNG	819,150	239	196	44
Philippines	Ph	291,030	109	116	26
Polynesia-Micronesia	PM	23,783	64	9	7
Sri Lanka	SL	65,627	6	15	13
Sundaland	Su	1,338,395	213	161	61
Taiwan	Ta	36,007	5	14	1
Tasmania and New Zealand Islands	TNZI	334,730	24	8	5
Wallacea	Wa	330,739	138	176	63

Table S2 | The 11 classes of major threats from the IUCN Red List, with associated definition. In brackets, the original threat names from Salafsky *et al.* (2008).

IUCN - CMP Unified Classification of Direct Threats	
<i>Cultivation</i> (agriculture & aquaculture)	Threats from farming and ranching as a result of agricultural expansion and intensification, including silviculture, mariculture and aquaculture (includes the impacts of any fencing around farmed areas).
<i>Wildlife exploitation</i> (biological resource use)	Threats from consumptive use of "wild" biological resources including both deliberate and unintentional harvesting effects; also persecution or control of specific species.
<i>Climate change</i> (climate change & severe weather)	Threats from long-term climatic changes, which may be linked to global warming and other severe climatic/weather events that are outside of the natural range of variation, or potentially can wipe out a vulnerable species or habitat.
<i>Energy production/mining</i>	Threats from production of non-biological resources.
<i>Geological events</i>	Threats from catastrophic geological events.
<i>Human intrusions/disturbance</i>	Threats from human activities that alter, destroy and disturb habitats and species associated with non-consumptive uses of biological resources.
<i>Biological invasions</i> (invasive & other problematic species, genes & diseases)	Threats from non-native and native plants, animals, pathogens/microbes, or genetic materials that have or are predicted to have harmful effects on biodiversity following their introduction, spread and/or increase in abundance.
<i>Habitat modifications</i> (natural system modifications)	Threats from actions that convert or degrade habitat in service of "managing" natural or semi-natural systems, often to improve human welfare.
<i>Pollution</i>	Threats from introduction of exotic and/or excess materials or energy from point and nonpoint sources.
<i>Urbanization</i> (residential & commercial development)	Threats from human settlements or other non-agricultural land uses with a substantial footprint.
<i>Transport corridors</i> (transportation & service corridors)	Threats from long narrow transport corridors and the vehicles that use them including associated wildlife mortality.

Salafsky, N. *et al.* (2008). A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology*, 22, 897–911.

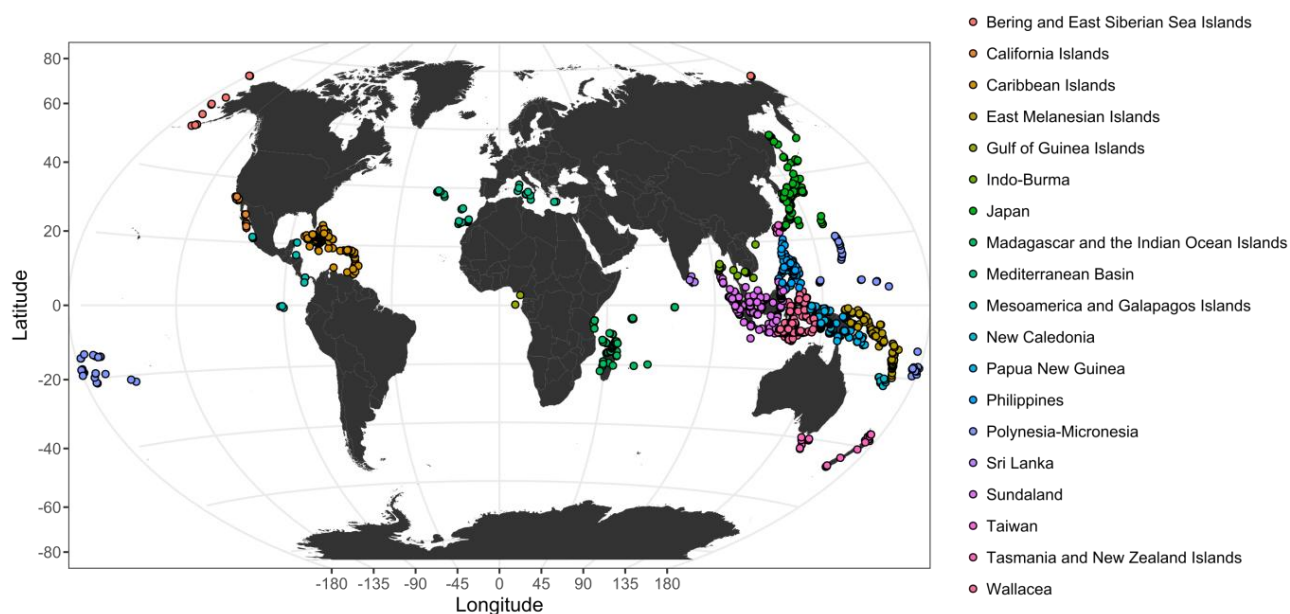


Figure S1 | Spatial distribution of islands (n=1,536) from the 19 insular regions. The geographic island locations are shown for their mass centroid. Winkel Tripel projection.

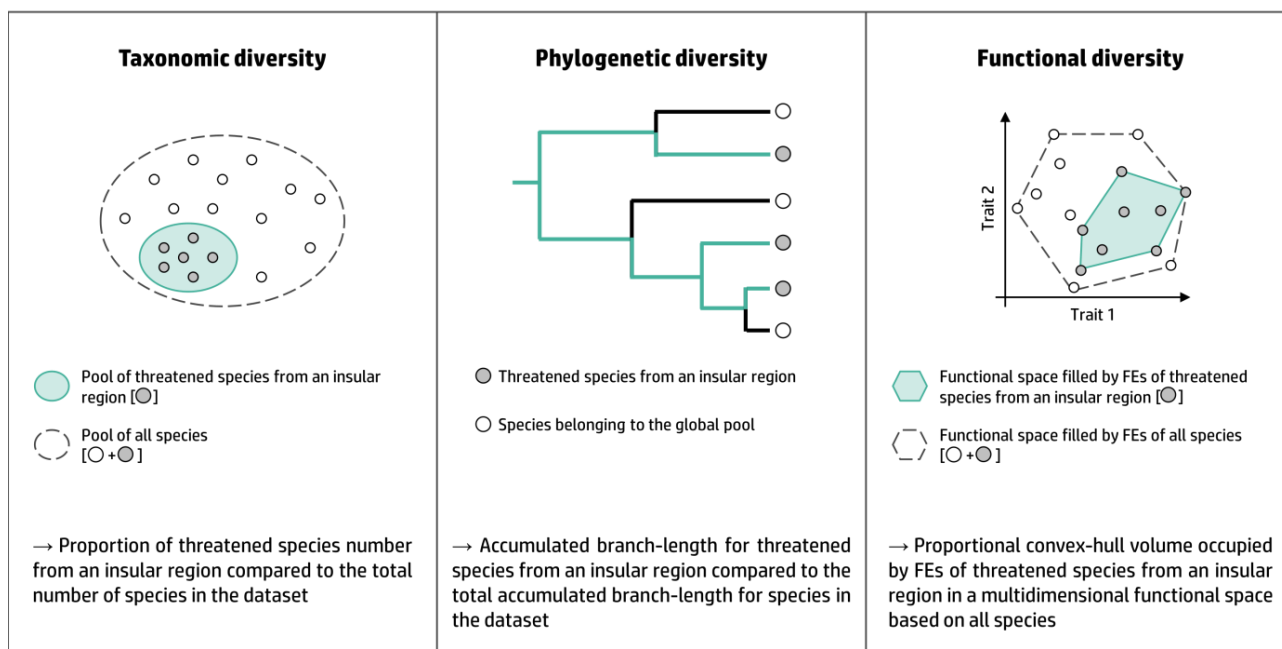


Figure S2 | Graphical explanation of how each dimension of biodiversity is measured.

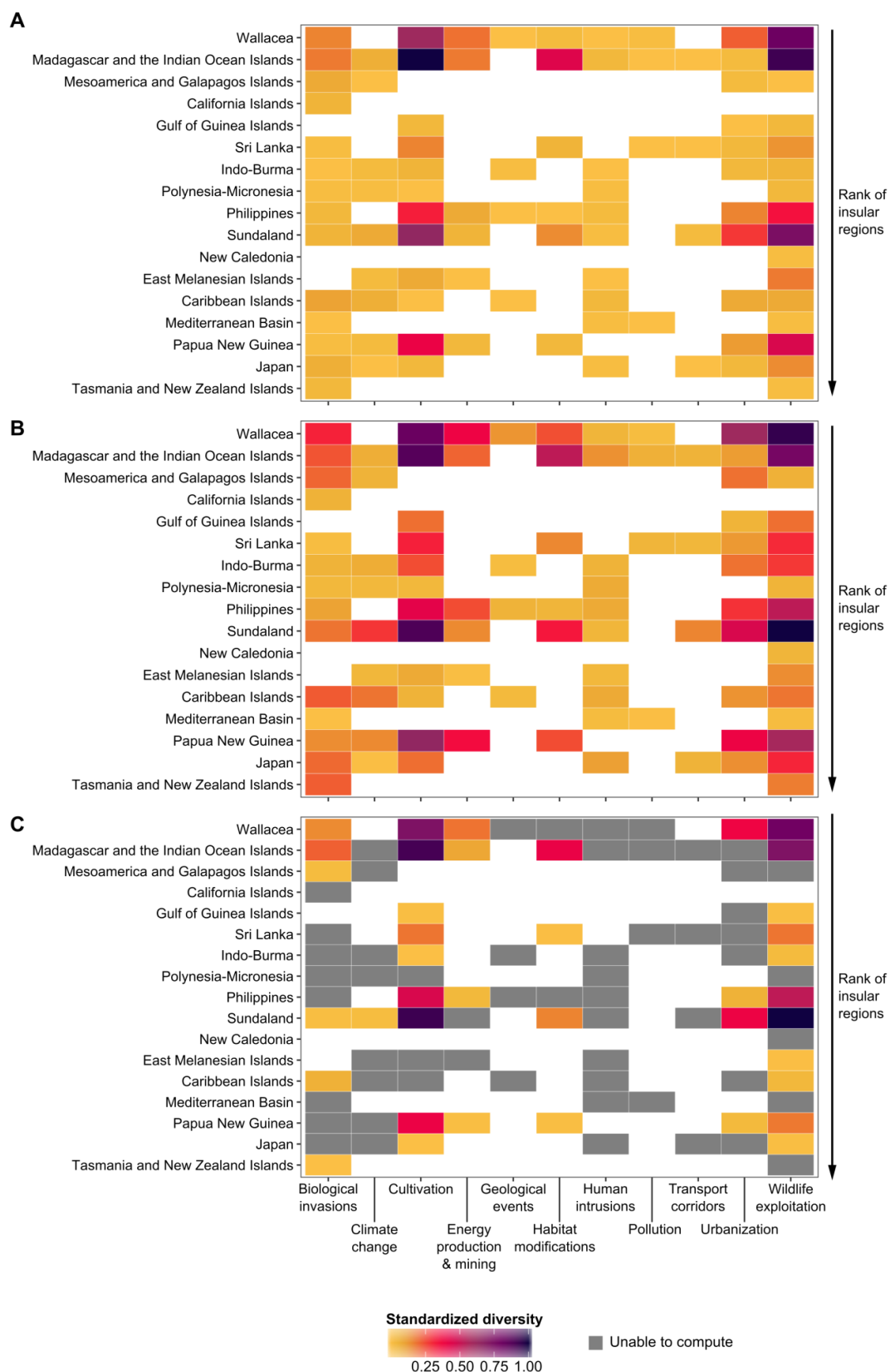


Figure S3 | Diversity of endemic mammals among all insular regions affected by threats: (A) Taxonomic diversity; (B) Phylogenetic diversity; (C) Functional diversity. Due to mathematical constraints in computing convex hulls in the four-dimensional space, FRic was not computed for threats affecting threatened species that are represented by less than five FEs.

V.4 Annexe IV - Matériel supplémentaire de la partie III.3 du Chapitre III

**Supplementary materials – Future climate change vulnerability of islands:
A based assessment of endemic mammals
Leclerc, C., Courchamp, F. & Bellard, C.**

Supplementary Information contains:

- Supporting Information Text:

- **Procedure employed to select protected areas**

- Two Supporting Information Tables:

Table S1. Number of islands within each archipelago.

Table S2. List of variables characterizing the dimensions of the Principal Component Analysis.

- Seven Supporting Information Figures:

Figure S1. Spatial distribution of endemic mammal species richness studying within the 340 islands.

Figure S2. Correlation coefficient (Spearman) between variables of exposure, sensitivity and adaptive capacity.

Figure S3. Conceptual framework exemplifying the multicriteria method employed for the quantification of islands vulnerability.

Figure S4. Correlation coefficient (Spearman) between standardization methods (basic standardization, log transformation, and percentile rank) for adaptive capacity, exposure, sensitivity, and vulnerability for pools of insular endemic mammals face with future climate change (RCP 6.0, 2050).

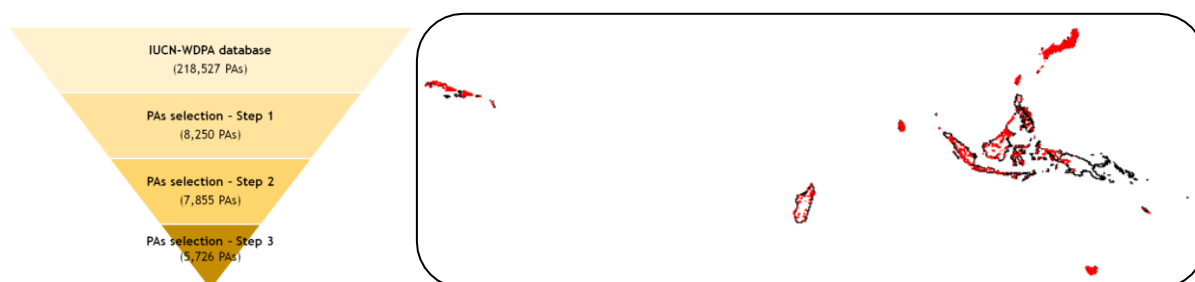
Figure S5. Correlation coefficient (Spearman) between standardization methods (basic standardization, log transformation, and percentile rank) and RCP scenarios (6.0 and 8.5) for exposure and vulnerability for pools of insular endemic mammals face with future climate change (2050).

Figure S6. Eigenvalues and explained variance of principal components, and PCA biplot of the four first principal components.

Figure S7. Relationships between the ecological characteristics and vulnerability to climate change at archipelagos scale.

Procedure employed to select protected areas

We collected spatial information on Protected Areas (PAs) from the World Database on Protected Areas (WDPA) database available at: <http://protectedplanet.net/>. The database was downloaded the 24th July 2018. The original database included several PAs designations not object of our study, such as areas for the protection of marine habitats/species. We then applied a 3-steps procedure which allowed us to build a dataset on PAs distribution across the 340 islands, like did by Parravicini et al 2014.



(left) Procedure employed to select protected areas across the 340 islands; (right) Location of the 5,729 PAs across the 340 islands

Step 1 - Download IUCN-WDPA database

The IUCN-WDPA database was intersected with the location of the 340 islands. 8,250 PAs covering a total surface of 8,589,083 km² were extracted.

Step 2 - Eliminating PAs with the goal of protecting habitat and species not object of the present study

A further filtering (including two steps) was needed because several PAs have been designated to protect habitats or species not considered in the present study (e.g. marine habitats, bird species).

First, we excluded PAs whose origin ("Marine" field) was recorded as 'marine'. The database included 8,111 PAs covering a total surface of 2,259,884 km².

In a second time, we evaluated the description of the "Designation" field in the original IUCN-WDPA database to remove PAs with irrelevant designations (i.e. Coastline Marine Resource Development Area, designated sea area, Common fishery right area, District Marine Protected Areas, Fish Sanctuary, Locally Managed Marine Area, Marine Conservation Area, Marine Mammal Sanctuary, Marine Managed Area, Marine National Park, Marine Nature Recreation Park, Marine Nature Reserve, Marine Park, Marine Park and Sanctuary, Marine Protected Area, Marine Reserve, Marine Sanctuary, Marine Wildlife Reserves, National Marine Reserve, Protected Seascape, Seagrass Sanctuary, Bird Sanctuary, Land acquired by Conservatoire du Littoral (national seaside and lakeside conservancy), National Estuarine Research Reserve, Protected Landscape/Seascape - Buffer Zone, Protected Natural Landscape/Seascape, Protected Water Surface). The database included 7,855 PAs covering a total surface of 2,178,836 km².

Step 3 - Eliminating MPAs belonging to IUCN categories V and VI

A further filtering was used in attempt to eliminate PAs that are not subject to strict protection measures. We thus eliminated MPAs belonging to IUCN categories V and VI, and also those with status indicating as 'not reported' and 'not applicable'. The database after removing meaningless designations included 5,726 PAs covering a total surface of 374,990km².

Table S1 | Number of islands within each archipelago.

Archipelago	Islands number
Andaman and Nicobar Islands	2
Bismarck Archipelago	13
Fiji Islands	1
Japan	27
Madagascar	5
Malay Archipelago	239
New Caledonia	1
New Hebrides	1
Solomon Islands	25
Sri Lanka	1
Sulawesi	12
Taiwan	1
Tasmania	1
West Indies	11

Table S2 | List of variables characterizing the dimensions of the Principal Component Analysis. Significantly correlated variables are shown for each dimension (p-value << 0.0001).

Variables	Dimension 1	Dimension 2	Dimension 3	Dimension 4
Adaptative capacity	-0.731	0.245	0.515	--
Dietary specialization	0.424	0.596	--	-0.407
Ecological redundancy	0.172	-0.380	-0.525	--
Evolutionary distinctiveness	-0.594	-0.369	--	0.356
Exposure	0.855	-0.284	0.409	--
Generation length	0.311	0.771	-0.173	0.266
Geographic isolation	-0.195	0.630	0.301	-0.513
Habitat specialization	0.118	0.484	--	0.706
Local climate change within a 100 km buffer around each island	0.660	-0.317	0.513	--
Local climate change within a 500 km buffer around each island	0.811	-0.262	0.122	0.175
Local climate change within islands	0.616	--	0.492	--
Protected areas	-0.373	--	0.374	0.248
Sensitivity	0.509	0.719	-0.283	0.170
Species extinction	-0.434	0.328	0.445	0.231
Vulnerability	0.988	--	--	--

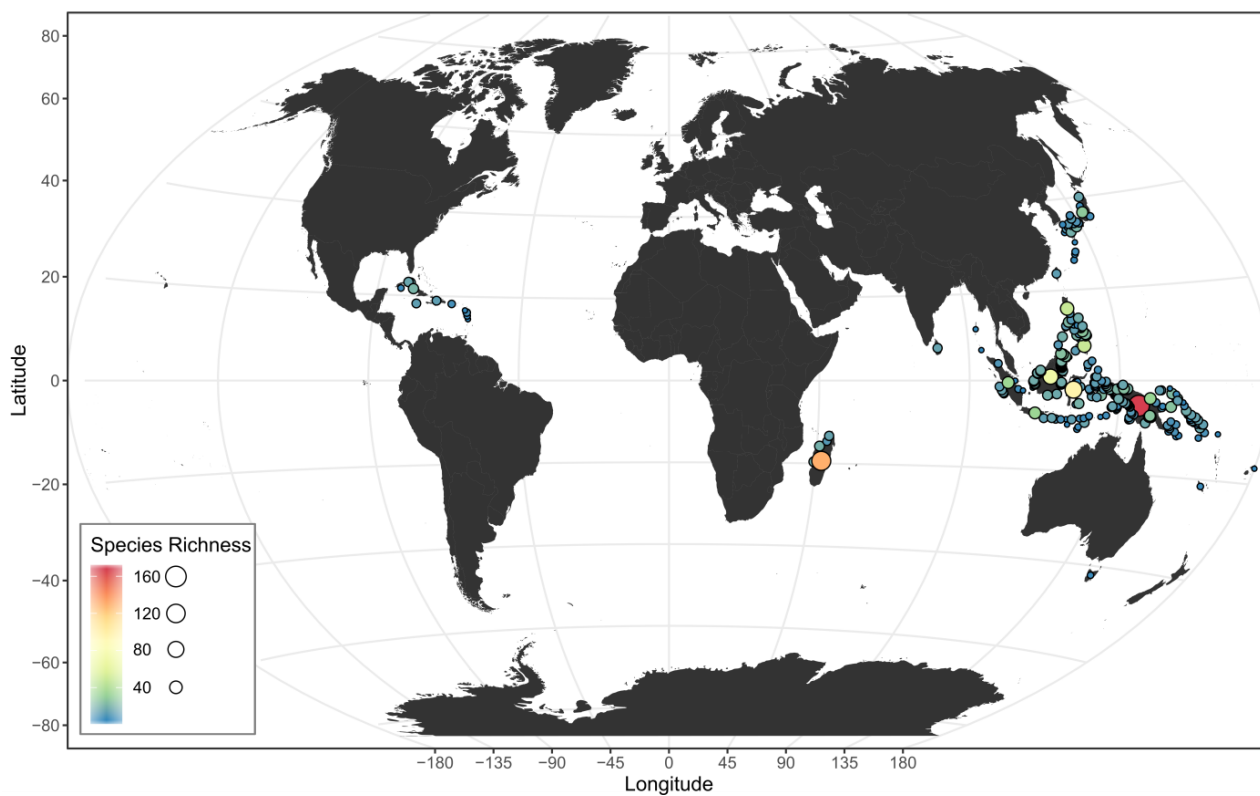


Figure S1 | Spatial distribution of endemic mammal species richness studying within the 340 islands. The number of endemic mammal species is shown for the mass centroid of the geographic island. Natural breaks classification, Winkel Tripel projection.

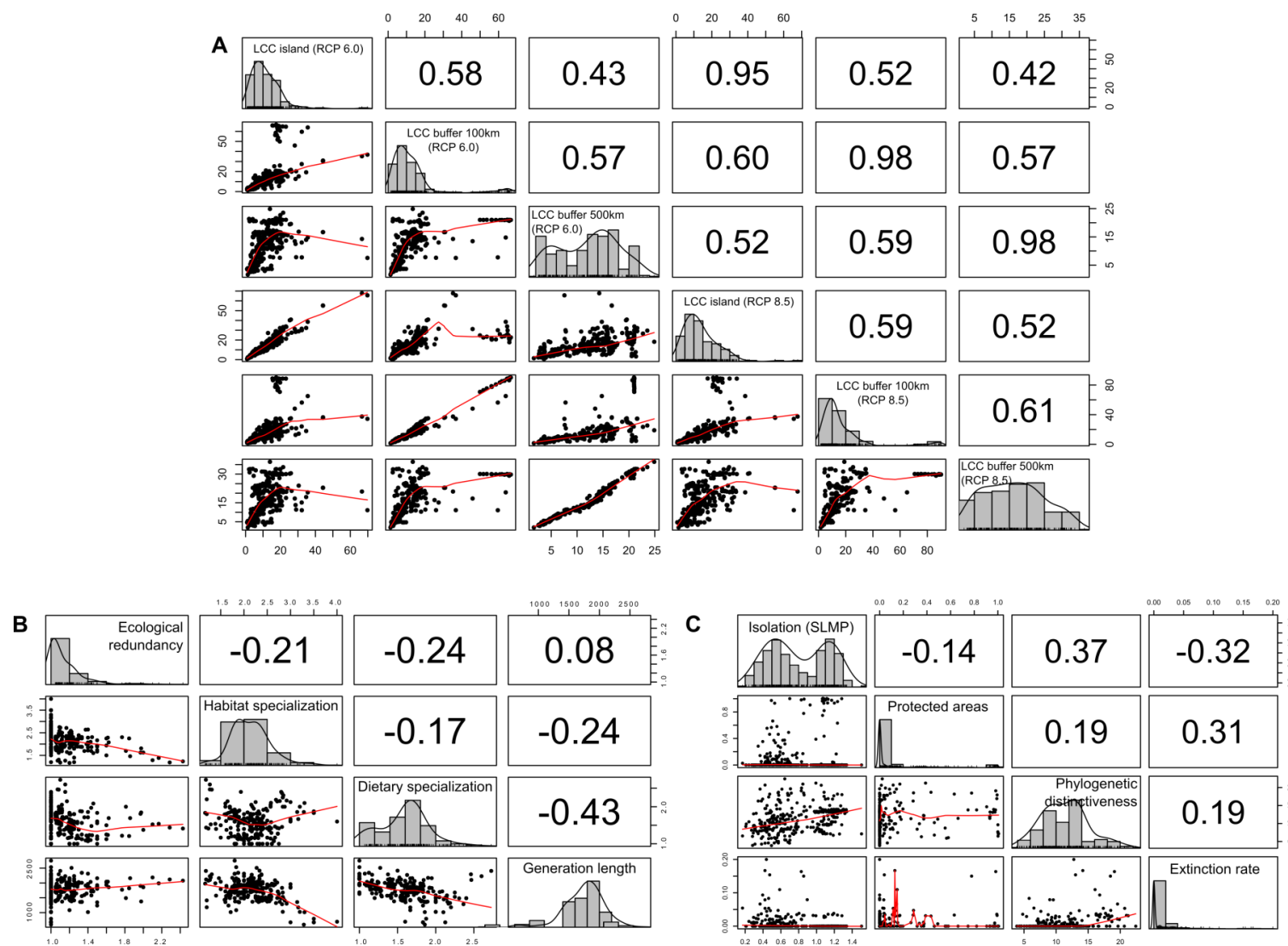


Figure S2 | Correlation coefficient (Spearman) between variables of (a) exposure, (b) sensitivity and (c) adaptive capacity.

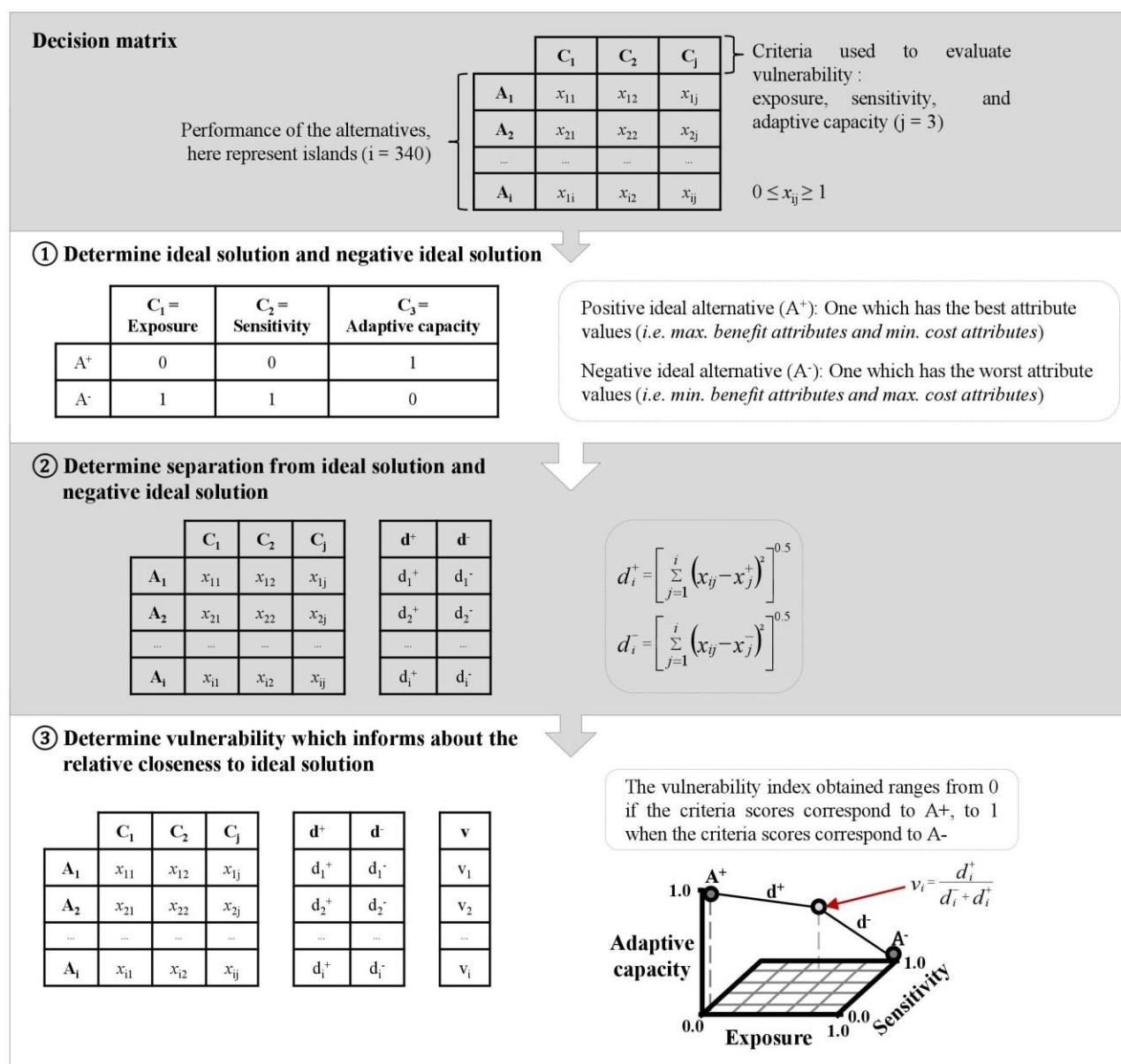


Figure S3 | Conceptual framework exemplifying the multicriteria method employed for the quantification of islands vulnerability. Vulnerability is the result of exposure, sensitivity, and adaptive capacity. Light grey point represents an island to be evaluated (i.e. an island). The vulnerability of the focal island (in light grey) is quantified as its relative distances to the positive ideal solution A^+ (here, minimum vulnerability = minimum exposure, minimum sensitivity and maximum adaptive capacity) and the negative ideal solution A^- (here, maximum vulnerability = maximum exposure, maximum sensitivity and minimum adaptive capacity). Vulnerability (v) is then numerically quantified as $v = d^+ / (d^+ + d^-)$.

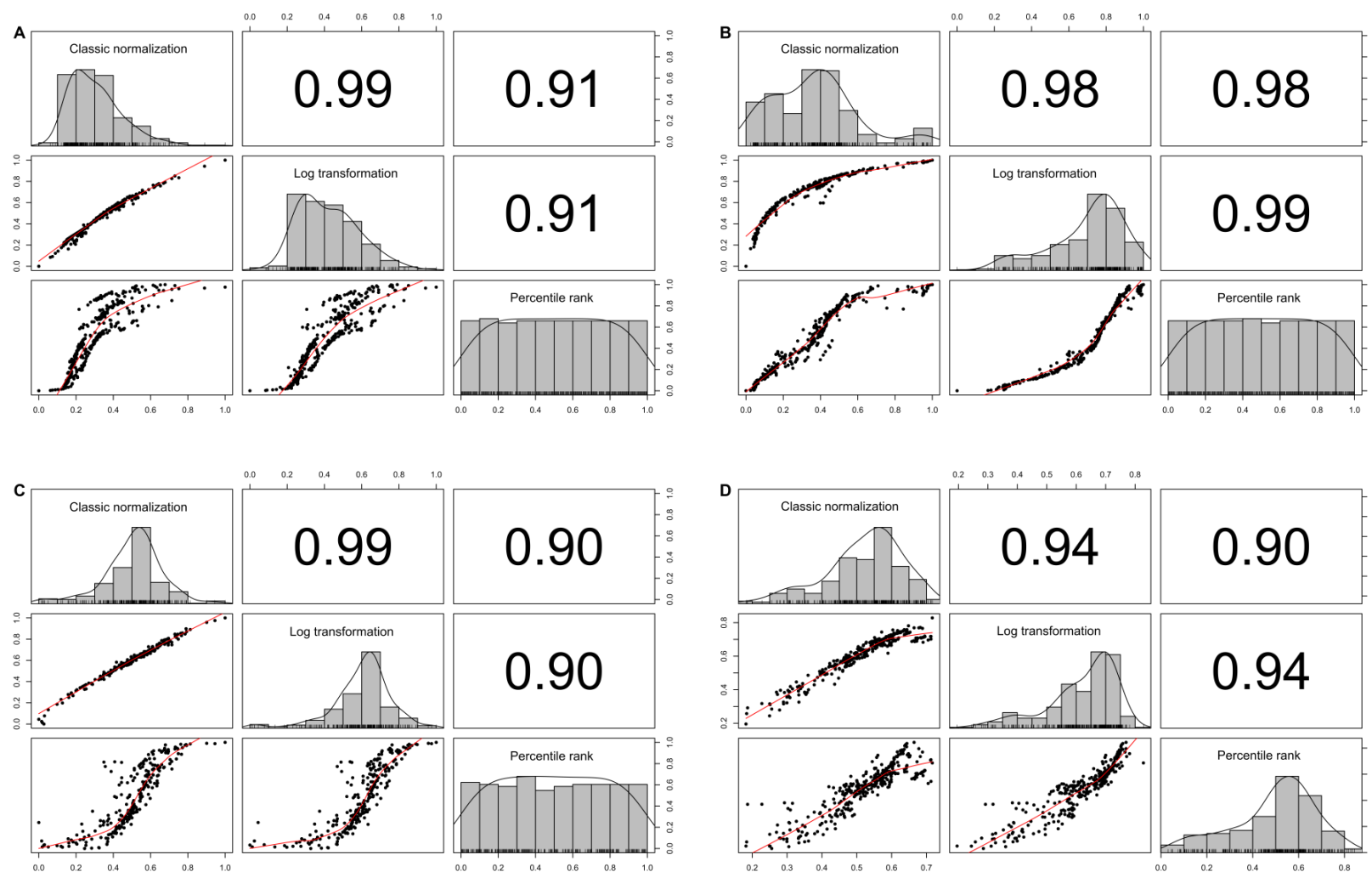


Figure S4 | Correlation coefficient (Spearman) between standardization methods (basic standardization, log transformation, and percentile rank) for (a) adaptive capacity, (b) exposure, (c) sensitivity, and (d) vulnerability for pools of insular endemic mammals face with future climate change (RCP 6.0, 2050).

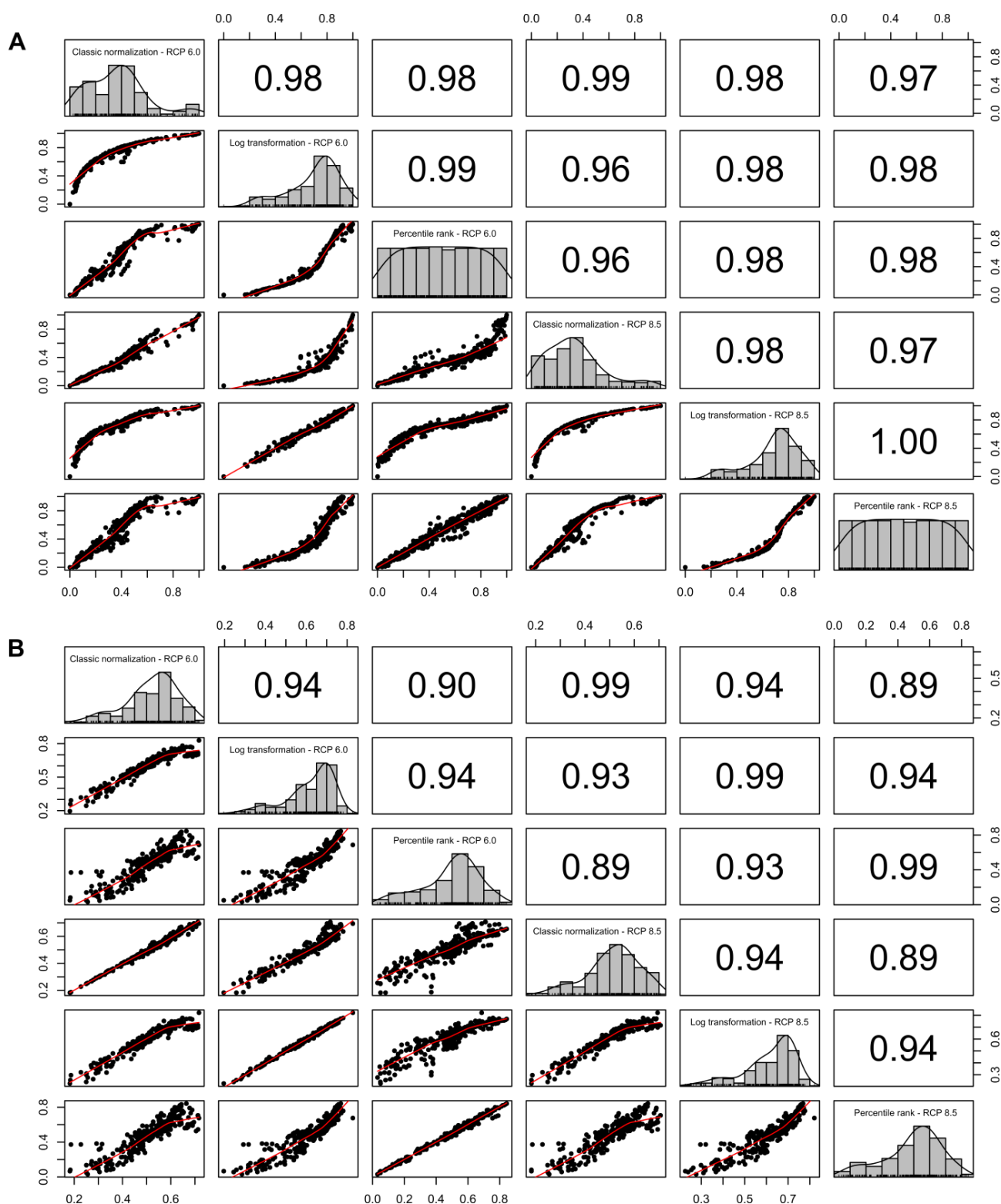


Figure S5 | Correlation coefficient (Spearman) between standardization methods (basic standardization, log transformation, and percentile rank) and RCP scenarios (6.0 and 8.5) for (a) exposure and (b) vulnerability for pools of insular endemic mammals face with future climate change (2050).

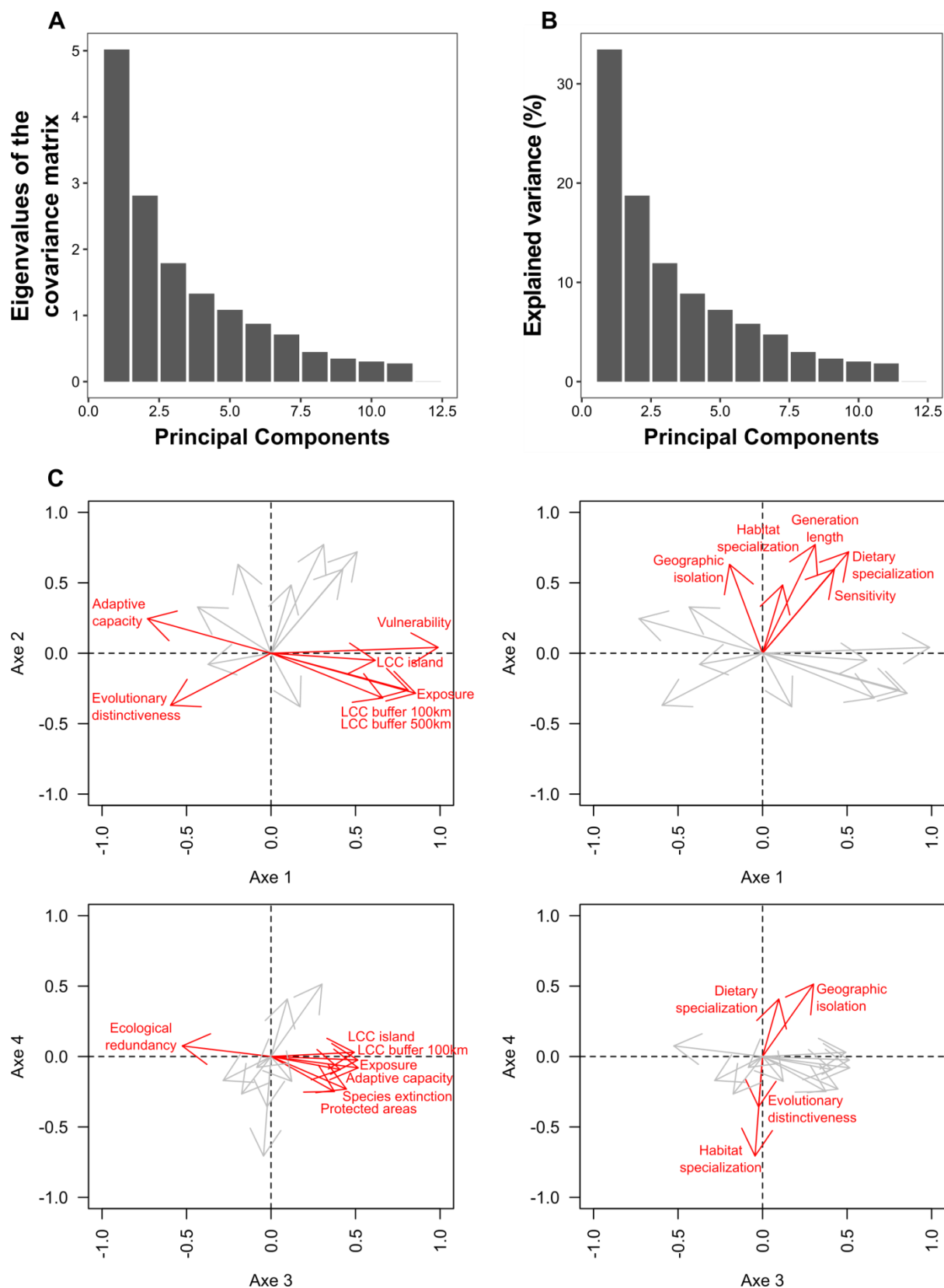


Figure S6 | (a) Eigenvalues and (b) explained variance of principal components, and (c) the PCA biplot of the four first principal components. Red variables indicate those which contributed at axis 1 (panel top left), 2 (panel top right), 3 (panel bottom left), and 4 (panel bottom right).

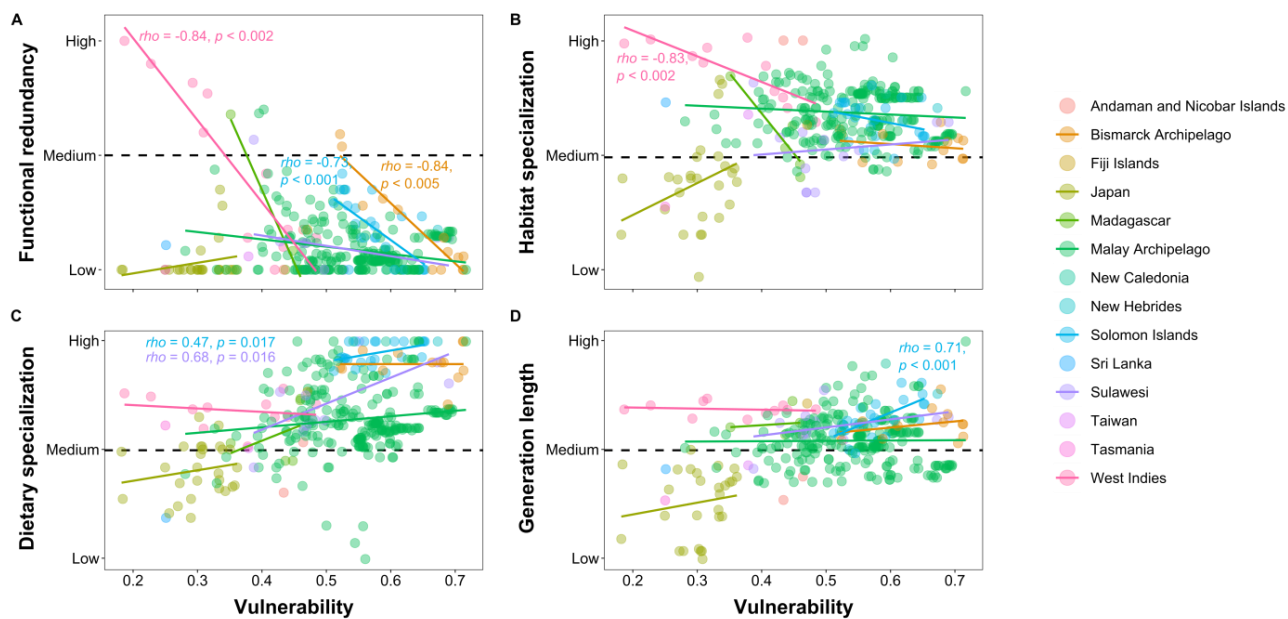


Figure S7 | Relationships between the ecological characteristics and vulnerability to climate change of insular endemic mammal pools ($n = 340$). Points are colored by archipelagos.

Titre : Biodiversité endémique insulaire face aux changements globaux : état des lieux dans un contexte de conservation

Mots clés : diversité fonctionnelle, diversité phylogénétique, diversité taxonomique, îles, menaces, vulnérabilité

Résumé : Les changements globaux, du fait de l’empreinte humaine, sont associés à de nombreux déclin de populations et de disparitions d’espèces, et ce, notamment au sein des systèmes insulaires. L’importante biodiversité abritée par de tels écosystèmes est particulièrement vulnérable aux pressions anthropiques en raison de diverses caractéristiques (p. ex. syndrome d’insularité, faible redondance fonctionnelle, isolement géographique des îles). En dépit de cette vulnérabilité accrue, peu d’études se sont jusqu’à lors intéressées à ces systèmes comme modèle d’étude pour évaluer les patrons de menaces sur les différentes facettes de la diversité (taxonomique, fonctionnelle, et phylogénétique). Pourtant, un tel travail permettrait d’améliorer notre compréhension des menaces qui pèsent au sein des îles. Dans ce sens, l’objectif de cette thèse est de décrire les patrons de diversité endémique insulaire dans le contexte actuel des changements globaux et dans un contexte futur de changements climatiques, en explorant les différentes facettes de la diversité. Une finalité de ce travail est de mettre en évidence des priorités éventuelles de conservation pour ces écosystèmes particulièrement vulnérables. Nous avons abordé l’ensemble de ce travail de thèse à une grande échelle à l’aide de deux bases données recensant les îles mondiales et les espèces qui y sont endémiques. Dans une première partie, nous avons caractérisé les menaces pesant sur les écosystèmes insulaires à l’échelle globale, et prospecté également leurs distributions au sein de différents groupes taxonomiques et régions insulaires. Dans une deuxième partie, nous avons analysé l’incidence des menaces sur la biodiversité endémique insulaire et en particulier sur la composante fonctionnelle. Dans une troisième partie, nous avons identifié les régions insulaires à forte représentativité de la biodiversité endémique menacée au travers de différentes facettes et prospecté leurs niveaux de protection via les aires protégées et les menaces les affectant. Dans une dernière partie, nous avons étudié la vulnérabilité future des îles et de la biodiversité endémique face au changement climatique à l’échéance 2050. À la lumière de nos résultats (identification de menaces majeures dont l’importance varie suivant les groupes taxonomiques, les régions insulaires et également les dimensions de biodiversité considérées), nous avons discuté de l’implication des changements globaux pour la biodiversité endémique insulaire dans un contexte de conservation. Cette thèse révèle l’importance d’intégrer de multiples menaces (et leurs associations) et dimensions de diversité pour les approches de changements globaux et de conservation.

Title: Island endemic biodiversity in the face of global changes: state of play across a conservation context

Keywords: functional diversity, islands, phylogenetic diversity, taxonomic diversity, threats, vulnerability

Abstract: Global changes, because of human activities, are associated with numerous population declines and species extinctions, which are especially pronounced in island systems. The important biodiversity of such ecosystems is particularly vulnerable to anthropogenic pressures because of several characteristics (e.g. island syndrome, low functional redundancy, island geographical isolation). Despite this increased vulnerability, few studies have so far looked at these systems as a study model for assessing patterns of threats to the different facets of diversity (taxonomic, functional, and phylogenetic). However, such work would improve our understanding of islands threats. In this sense, the aim of this PhD thesis is to describe patterns of insular endemic diversity in the current context of global changes and in a future climate change context, by exploring different facets of diversity. The purpose of this work is to highlight potential conservation priorities for these particularly vulnerable ecosystems. We have addressed all of this thesis work on a large scale using two databases of worldwide islands and endemic species. In a first part, we characterized threats to island ecosystems at a global scale and also explored their distributions within different taxonomic groups and island regions. In a second part, we analyzed the impact of threats on the functional component of island endemic biodiversity. In a third part, we have identified priority areas for insular endemic biodiversity representativeness and conservation across different dimensions of biodiversity and explored their levels of protection through protected areas and threats affecting them. In a last part, we studied the future vulnerability of islands and endemic biodiversity to climate change by 2050 based on endemic mammals. In the light of our results (identification of major threats whose importance varies according to the taxonomic groups, the island regions and also the dimensions of biodiversity considered), we discussed the implications of global changes for island endemic biodiversity in a conservation context. This PhD thesis reveals the importance of integrating multiple threats and diversity dimensions for global changes and conservation approaches.

