The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography

chapitre 3 : Dynamical Models of the Relative Abondance of Species

Stephen P. Hubbell (2001)

Atelier de lecture CIRAD - 09/10/08

Contenu du chapitre

- Introduction des deux théorèmes fondamentaux concernant la biogéographie et l'abondance relative des espèces
  - la dynamique des communauté écologique est un *zero-sum game*
  - la distribution de l'abondance relative des espèces est de type log-normal (*zero-sum distribution*)
- Justification des théorèmes
  - principe général de saturation biotique de l'espace
  - illustration du principe sur différents sites
- Présentation de modèles de dynamiques des populations
  - discussion des modèles par rapport aux deux théorèmes
  - seul le modèle de Hubbell vérifie les deux théorèmes

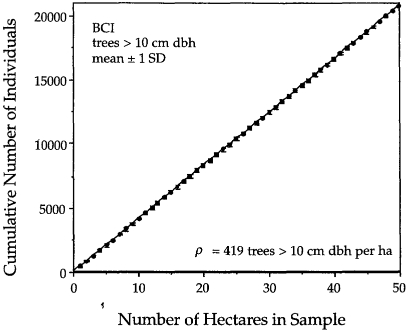
Plan de la présentation

plan

Principe général

Points de départ - axiomes

- l'espace est un facteur limitant
- à l'intérieur d'une communauté trophique, le nombre d'organisme J par unité de surface est stable
- Preston(1946) a montré que J est proportionnel à l'aire A : $J = \rho A$ (illustration Barro Colorado)



Principe général

Principe général

A son état stationnaire l'espace est biotiquement saturé sauf si

- le régime des perturbations est très élevé à l'échelle du paysage donc l'espace n'a pas le temps de se saturer
- l'accès aux ressources n'est pas homogène dans l'espace ? (p54 l.6-9)
- la communauté contient des espèces trop dissemblables pour être dans le même niveau trophique

Théorème 1 : zero-sum game

Théorème

Les dynamiques des communautés écologiques sont un jeu à somme nulle

Conséquences

- un nouvel individu ne peut être ajouter que si il y de la place (mortalité)
- si l'effectifs espèce $i \nearrow$ alors l'effectif de l'espèce $j \searrow$

Remarque

- cela n'implique pas que la capacité d'accueil du site soit constant dans le temps et l'espace
- cela requière seulement que le site soit saturé biotiquement à chaque instant

Théorème 2 : zero-sum distribution

Théorème

L'abondance relative des espèces suit une zero-sum multinomial si la dynamique de la communauté obéi à un processus zero-sum random drift

Remarques

- la démo est réalisée dans les chapitres 4 et 5
- il sous-entend que l'abondance relative des espèces suit réellement une *zero-sum multinomial* (Hubbell 1997)
- la *zero-sum multinomial* est produite par la Théorie Unifiée

Conjecture (appuyée sur des simulations)

c'est n'est plus vrai si les règles du jeu à somme nulle font intervenir de la densité dépendance

plan

1 Théorèmes fondamentaux

2 Modèles de dynamique de populations
- Modèles de Caswell
- Modèle Ecological drift
- Modèle de Chesson & Warner
- Modèle de Engen & Lande

Modèle de Caswell

- servira de base à Hubbell
- tentative de créer une théorie neutre de l'oganisation des communautés
- théorie l'évolution neutre en génétique de populations

caractéristiques du modèle

- communautés = collection d'espèces sans interaction
- abondance de l'espèce = marche aléatoire (processus naissances et morts)
- immigration : processus de Poisson d'intensité ν par unité de temps
  - la probabilité d'immigration d'une espèce est indépendante de l'espèce et des espèces présente dans la communauté $\Longleftrightarrow$ théorie de la biogéographie insulaire
  - seule les espèces absente de la communauté peuvent immigrer

Modèle de Caswell : formalisation

Au niveau des individus d'une espèce

- processus linéaire de naissance et de mort
  - taux *per capita* stochastique de naissance : λ
  - taux *per capita* stochastique de mortalité : μ
- Hypothèse Caswell : $\lambda = \mu \implies$ accroissement moyen nul, dérive des effectifs de l'espèce suivant une marche aléatoire

- Dans une unité de temps *dt* il y a au maximum un décès et/ou une naissance

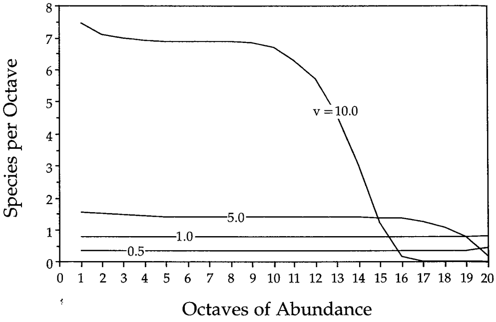
$$\begin{aligned} P(N_{t+dt} = n - 1 | N_t = n) &= \mu\, n \\ P(N_{t+dt} = n | N_t = n) &= 1 - (\lambda + \mu)\, n \\ P(N_{t+dt} = n + 1 | N_t = n &= \lambda\, n \end{aligned}$$

- pour que ce modèle reste cohérent il faut que $\forall t\ (\lambda + \mu)\ N_t < 1$

Discussion du modèle de Caswell

Problème : il viole les deux théorèmes

- les simulations ne collent pas aux distributions type log-normales
- la population et le nombre d'espèces tend vers l'infini lorsque $t \to \infty$



Discussion du modèle de Caswell

Intérêts

- il peut servir de modèle de référence neutre, il a construit des tests pour mesurer l'écart entre son modèle et des communautés réelles (selon Caswell)
- le premier à intégrer les processus démographiques pour expliquer la distribution des abondances relatives (selon Hubbell)

Détails du modèle de Caswell

- N_t^i est un processus markovien à temps continu à valeurs dans $\mathbb{N}$. (birth and death process BD)
- $(N_t^1, \ldots, N_t^i, \ldots)$ est un processus BDI : birh and death process with immigration
- L'étude des propriétés théoriques est complexe et technique (Kendall 1949, Karlin & Mc Gregor 1967)

$$J_t = \sum_i N_t^i \sim NeBin(\nu, \frac{1}{1+\lambda t}) \implies \begin{cases} \mathbb{E}[J_t] = \nu \frac{1-\frac{1}{1+\lambda t}}{\frac{1}{1+\lambda t}} = \nu \lambda t \\ V[J_t] = \nu \frac{1-\frac{1}{1+\lambda t}}{\left(\frac{1}{1+\lambda t}\right)^2} = \nu \lambda t(1+\lambda t) \end{cases}$$

Soit S_t le nombre d'espèces présente à l'instant t alors

$$S_t \sim \mathcal{P}\left(\nu \log(1+\lambda t)\right) \implies \mathbb{E}[S_t] = V[S_t] = \nu \log(1+\lambda t)$$

Modèle *Ecological drift* (Hubbell 1979)

Mêmes mécanismes que Caswell mais on maintient une population constante :

$$\begin{aligned}
P(N^i_{t+dt} = n-1 | N^i_t = n) &= \mu \frac{N^i_t}{J} \frac{J - N^i_t}{J-1} \\
P(N^i_{t+dt} = n | N^i_t = n) &= 1 - \mu \frac{N^i_t}{J} \frac{J - N^i_t}{J-1} - \mu \frac{J - N^i_t}{J} \frac{N^i_t}{J-1} \\
P(N^i_{t+dt} = n+1 | N^i_t = n) &= \mu \frac{J - N^i_t}{J} \frac{N^i_t}{J-1}
\end{aligned}$$

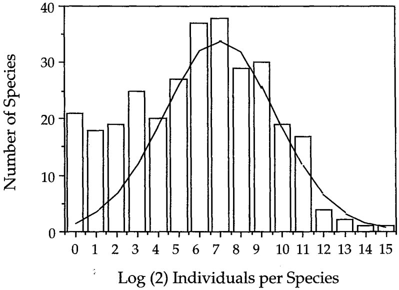
Discussion du modèle *Ecological drift*

Propriétés du modèle

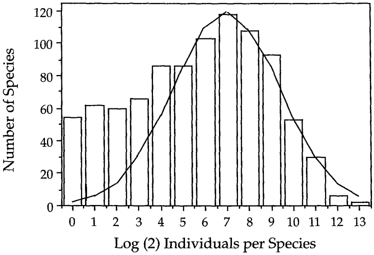
- il vérifie bien les deux théorèmes
- Avec immigration ou spéciation la communauté reste pluri-spécifique mais le nombre d'espèce n'est pas libre comme pour la théorie des niches. Il est régit par la théorie unifiée, ainsi que la distribution relative
- les domaines de validité n'est pas universel
  - adéquate aux forêts tropicales non perturbées (ex : Malaisie Fig. 3.3 et Barro Colorado Fig. 3.4)
  - inadéquate aux forêts tropicales perturbées (ex : Inde Fig. 3.5)

Discussion du modèle *Ecological drift*

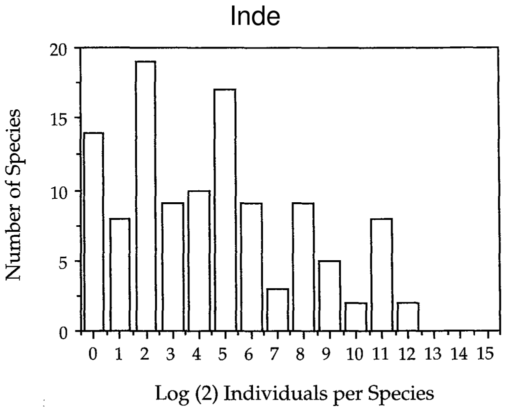
Barro Colorado



Malaisie



Discussion du modèle *Ecological drift*



Discussion du modèle *Ecological drift*

différences entre la loi log-normale et la zero-sum multinomiale

- Preston (1962) : la densité des individus caractérise la distribution log-normale d'abondance
- Faux : distribution log-normale observée sur des petits jeux de données ou des communautés pauvre en espèces
- Faux : car si c'était vrai on aurait on aurait un unique nombre d'espèce pour une densité et une surface donnée
- Faux : il y a trop d'espèces rares dans les vraies communautés par rapport à la distribution log-normale. Pour Preston le nombre d'espèces est fini, donc si on augmente la surface l'effectif des espèces rares doit croître

Modèle de loterie de Chesson & Warner (1981)

Principales caractéritiques

- modèle déterministe
- processus de naissance dépendant de la fréquence
- pour maintenir la coexistence de plusieurs espèces : on peut imposer un taux de reproduction plus élevé aux espèces rares

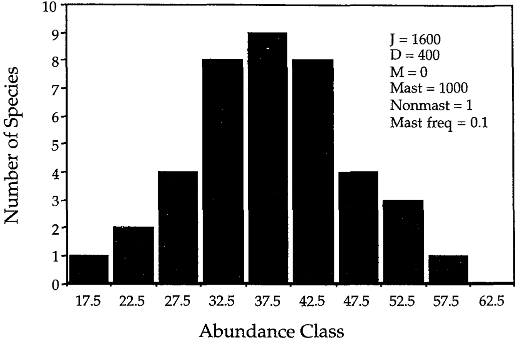
$$N_i(t+1) = (1-\mu_i)N_i(t) + R_i(t)N_i(t)$$

$$R_i(t) = \sum_k \mu_k N_k(t) \left[\lambda_i(t)N_i(t) / \sum_k \lambda_k(t)N_k(t) \right]$$

où $\lambda_i = 1 - b\,N_i$, $\mu_i = d\,N_i$ et $J = (b+d)^{-1}$

Discussion du modèle Chesson & Warner

- respecte le *zero-sum game* et le *ecological drift*
- la distribution n'est pas *zero-sum multinomial* $\Longrightarrow$ conjecture la densité dépendance invalide le théorème 2



Discussion du modèle Chesson & Warner

- la densité dépendance réduit la variabilité des abondances : rend les espèces rares communes et les espèces très communes moins communes
- le succès de reproduction des espèces rares est trop élevé pour être réaliste
- il a essayé beaucoup d'autres modèles avec densité dépendance et a obtenu des résultats similaires

Modèle de Engen & Lande (1996)

Sans *zero-sum ecological drift* peut-on obtenir une distribution *zero-sum multinomial* de l'abondance ?

- si la distribution d'abondance est lognormal on ne peut pas conclure à l'absence de densité dépendance
- intégration de la stochasticité demographique et environnementale dans le taux de croissance
- processus de spéciation
- densité dépendance : $\dfrac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = rx - x\,\gamma\,\log(x)$
- distribution : $\lambda(x) = \dfrac{\alpha\omega}{1+\varepsilon}\exp\left[-\dfrac{1}{2}\dfrac{[\log(x+\varepsilon) - r/\gamma]^2)}{\sigma_e^2/2\gamma}\right]$

Discussion du modèle de Engen & Lande

- stochasticité demographique et environnementale alors que Théorie unifiée seulement stochasticité demographique
- processus de croissance avec densité dépendance sans *zero-sum game*
- la théorie unifiée ne fait pas varier les taux de croissance en fonction des effectifs
- il n'y a pas de migration
- il est possible de régler le modèle pour obtenir une distribution lognormale des abondances
- est-il possible de régler le modèle pour obtenir une distribution *zero-sum multinomial* des abondances ?