

The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography

chapitre 4 : Local Community Dynamics under Ecological Drift

Stephen P. Hubbell (2001)

Atelier de lecture CIRAD - 17/10/08

Contenu du chapitre

- Dynamique d'une **seule espèce i** au niveau de la **communauté locale**
- *Zero-sum ecological drift*
- n'aborde pas le cas de la méta-communauté, elle est fixée
- 2 scénarii
 - modèle sans immigration : **modèle absorbant**
 - ➡ Combien de temps pour voir s'éteindre une espèce ou pour qu'elle devienne l'espèce dominante ?
 - modèle avec immigration : **modèle ergodique**
 - ➡ Abondance de l'espèce i à l'état d'équilibre et variance associée
 - ➡ Combien de temps une espèce i donnée est-elle présente dans la communauté locale ?

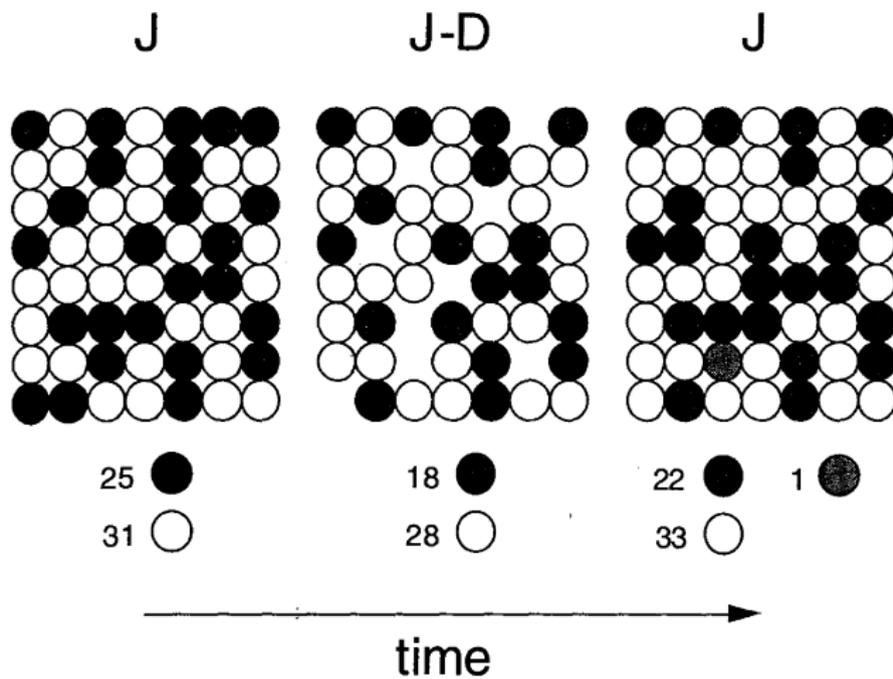
Hypothèses et notations

- Hypothèses

- Zero-sum ecological drift
- Population locale de taille constante J
- Espace saturé
- Abondance relative de l'espèce i dans la méta-communauté connue

- Notations

- N_i^t abondance de l'espèce i dans la communauté locale au temps t
- D nombre de morts par unité de temps
- M nombre de migrants
- P_i abondance relative de l'espèce i dans la méta-communauté
- m la probabilité q'un mort soit remplacé par un migrant



Plan de la présentation

- 1 Modèle absorbant avec $D = 1$
- 2 Modèle ergodique
 - Cas où $D = 1$
 - Cas où $D > 1$

plan

1 Modèle absorbant avec $D = 1$

2 Modèle ergodique

- Cas où $D = 1$
- Cas où $D > 1$

Principe général

Points de départ

- Modèle à **temps continu**
- Processus de naissance et mort

$$\mathbb{P}(N_i^{t+\delta t} = n_i - 1 | N_i^t = n_i) = \mu \left(\frac{n_i}{J} \right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1} \right)$$

$$\mathbb{P}(N_i^{t+\delta t} = n_i | N_i^t = n_i) = 1 - 2\mu \left(\frac{n_i}{J} \right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1} \right)$$

$$\mathbb{P}(N_i^{t+\delta t} = n_i + 1 | N_i^t = n_i) = \mu \left(\frac{J - n_i}{J} \right) \left(\frac{n_i}{J - 1} \right)$$

Approximation

- re-normalise le temps pour que $\mu = 1$
 \hookrightarrow chaîne de Markov à **temps discret** et à espace d'états fini
 (beaucoup plus simple)

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i - 1 \mid N_i^t = n_i\right) = \left(\frac{n_i}{J}\right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1}\right)$$

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i \mid N_i^t = n_i\right) = 1 - 2 \left(\frac{n_i}{J}\right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1}\right)$$

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i + 1 \mid N_i^t = n_i\right) = \left(\frac{J - n_i}{J}\right) \left(\frac{n_i}{J - 1}\right)$$

Soit \mathbf{U} la matrice des probabilités de transition.

Soit $\mathbf{N}(t) = (\mathbb{P}(N_i^t = 0), \mathbb{P}(N_i^t = 1), \dots, \mathbb{P}(N_i^t = J))$ le vecteur donnant les probabilités pour que l'abondance de l'espèce i soit égale à j au temps t .

$$\mathbf{N}(t + 1) = \mathbf{N}(t) \cdot \mathbf{U} \quad \Rightarrow \quad \text{Modèle Matriciel}$$

Approximation

- re-normalise le temps pour que $\mu = 1$
 \hookrightarrow chaîne de Markov à **temps discret** et à espace d'états fini
 (beaucoup plus simple)

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i - 1 \mid N_i^t = n_i\right) = \left(\frac{n_i}{J}\right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1}\right)$$

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i \mid N_i^t = n_i\right) = 1 - 2 \left(\frac{n_i}{J}\right) \left(\frac{J - n_i}{J - 1}\right)$$

$$\mathbb{P}\left(N_i^{t+1} = n_i + 1 \mid N_i^t = n_i\right) = \left(\frac{J - n_i}{J}\right) \left(\frac{n_i}{J - 1}\right)$$

Soit \mathbf{U} la matrice des probabilités de transition.

Soit $\mathbf{N}(t) = (\mathbb{P}(N_i^t = 0), \mathbb{P}(N_i^t = 1), \dots, \mathbb{P}(N_i^t = J))$ le vecteur donnant les probabilités pour que l'abondance de l'espèce i soit égale à j au temps t .

$$\mathbf{N}(t + 1) = \mathbf{N}(t) \cdot \mathbf{U} \quad \Rightarrow \quad \text{Modèle Matriciel}$$

Définitions et forme canonique de la matrice de transition

Définition (Chaînes de Markov absorbantes)

- Un *état* i d'une chaîne de Markov est dit *absorbant* si $p_{ii} = 1$ et donc $p_{ij} = 0, \forall j \neq i$.
- Une *chaîne* de Markov est *absorbante* s'il existe pour tout état un état absorbant atteignable depuis cet état.

Forme canonique de la matrice de transition \mathbf{U} :

$$\mathbf{U} = \begin{pmatrix} \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{R} & \mathbf{Q} \end{pmatrix}$$

où \mathbf{I} est l'identité d'ordre r correspond aux états absorbants,

\mathbf{R} est la matrice de transition entre états non absorbants et les états absorbants,

\mathbf{Q} est la matrice de transition entre $s - r$ états non absorbants.

Matrice fondamentale et propriétés

- $\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{Q}^t = \mathbf{0}$.
- $\mathbf{I} - \mathbf{Q}$ est inversible et la **matrice fondamentale** est égale

$$\mathbf{A} := (\mathbf{I} - \mathbf{Q})^{-1} = \sum_{t=0}^{\infty} \mathbf{Q}^t$$

L'élément (a_{jk}) de \mathbf{A} est le **nombre moyen de passages dans l'état k avant l'absorption, sachant que l'on est parti de l'état j** .

- Soit

$$\tau = \inf \{t \geq 1 : X_t > s - r\}$$

le temps s'écoulant jusqu'à ce qu'un état absorbant soit atteint.

- $t_j = E_j(\tau)$ est le **temps moyen s'écoulant jusqu'à l'absorption sachant que l'on est parti de l'état j** , alors

$$t_j = \sum_{k=1}^{s-r} a_{jk}$$

Retour au modèle de Hubbell, cas absorbant

- espace d'états : $0, 1, \dots, J$ ($s = J + 1$)
- 2 états de fixation ou absorbants ($r = 2$) :
 0 (extinction) et J (dominance complète)
- Vecteur des **temps moyens qu'il faut, en partant des états**
 $0, 1, \dots, J$, **pour atteindre les états de fixation 0 ou J**

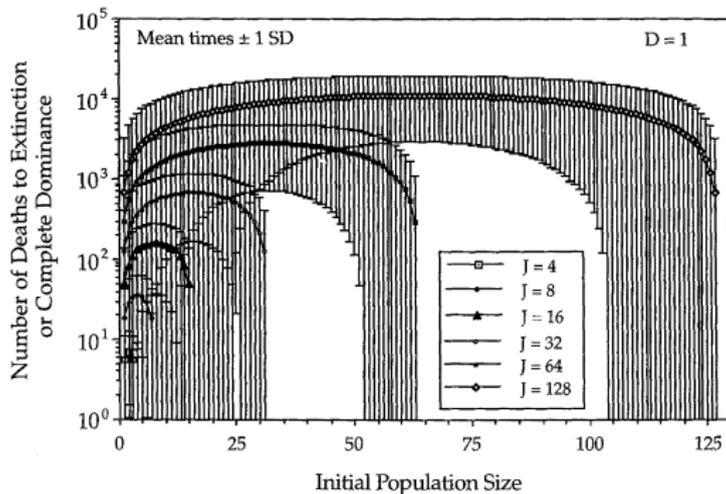
$$\mathbf{T}(N) = \begin{pmatrix} t_0 \\ t_1 \\ \vdots \\ t_J \end{pmatrix} = \mathbf{A}\mathbf{1}$$

- $$\text{Var}(\mathbf{T}) = (2\mathbf{A} - \mathbf{I})\mathbf{T} - \mathbf{T}_{sq} \quad \text{où } \mathbf{T}_{sq} = (t_0^2, t_1^2, \dots, t_J^2)$$
- Distribution des temps de fixation \simeq gamma. Ne peut-on pas l'avoir exactement ?

Ces temps sont relatifs et mesurés en terme de nombre de morts dans l'ensemble de la communauté.

Le temps de fixation dépend de J et de N_i^0 .

- Relation entre $T(N_i)$, J et N_i^0 (p.81)



Si $J = 64$ et $N_i(0) = 32$, environ 2000 morts toutes espèces confondues dans la communauté locale avant la fixation de l'espèce i .

Le temps de fixation dépend de J et de N_i^0 .

- Le temps d'extinction ou de dominance (en terme de morts dans toute la population) est maximal si $N_i^0 = J/2$.
- **Processus** de dérive hyper **lent** :
si $J = 2000$ et $N_i = 200$ (10% de J),
alors il faut 1.3 million de morts (dans la population) pour obtenir l'extinction ou la dominance complète de l'espèce i .
- Possibilité d'**accélérer le processus** avec nombre de morts $D > 1$: le temps de fixation est inversement proportionnel à D .

plan

1 Modèle absorbant avec $D = 1$

2 Modèle ergodique

- Cas où $D = 1$
- Cas où $D > 1$

Modèle ergodique (avec immigration) avec $D = 1$

$$\begin{aligned} \mathbb{P} \left(N_i^{t+1} = n_i - 1 \mid N_i^t = n_i \right) &= \frac{n_i}{J} \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - n_i}{J - 1} \right) \right] \\ \mathbb{P} \left(N_i^{t+1} = n_i \mid N_i^t = n_i \right) &= \frac{n_i}{J} \left[mP_i - (1 - m) \left(\frac{n_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \frac{J - n_i}{J} \\ &\quad \left[m(1 - P_i) + (1 - m) \left(\frac{J - n_i - 1}{J - 1} \right) \right] \\ \mathbb{P} \left(N_i^{t+1} = n_i + 1 \mid N_i^t = n_i \right) &= \frac{J - n_i}{J} \left[mP_i + (1 - m) \left(\frac{n_i}{J - 1} \right) \right] \end{aligned}$$

où P_i fréquence de l'espèce i dans la méta-communauté.

A nouveau, modèle matriciel

$$\mathbf{N}(t + 1) = \mathbf{N}(t) \cdot \mathbf{U}$$

Étude des propriétés asymptotiques du modèle ergodique

État **stationnaire** de la chaîne : le vecteur propre de U associé à la valeur propre 1

$$\psi' = \psi' \mathbf{U}$$

ψ donne la **proportion de temps passé par l'espèce i dans chaque état $(0, 1, \dots, J)$** à l'équilibre.

- **Abondance moyenne** de l'espèce i et **variance** associée à l'état d'équilibre (asymptotique en temps).

$$E(N_i) = \sum_{n=0}^J n \psi(n), \quad V(N_i) = \sum_{n=0}^J (n - E(N_i))^2 \psi(n)$$

- Combien de temps une espèce i donnée est-elle présente dans la communauté ?

$$\sum_{n=1}^J \psi(n) = 1 - \psi(0)$$

Étude des propriétés asymptotiques du modèle ergodique suite

Après calcul :

$$E(N_i) = \sum_{n=0}^J n\psi(n) = JP_i$$

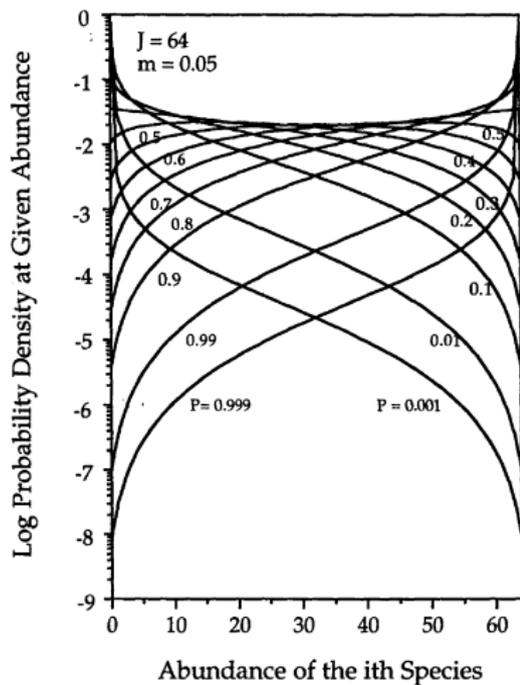
et

$$V(N_i) = f(J, m, P_i) \quad \text{cf page 90}$$

Remarques

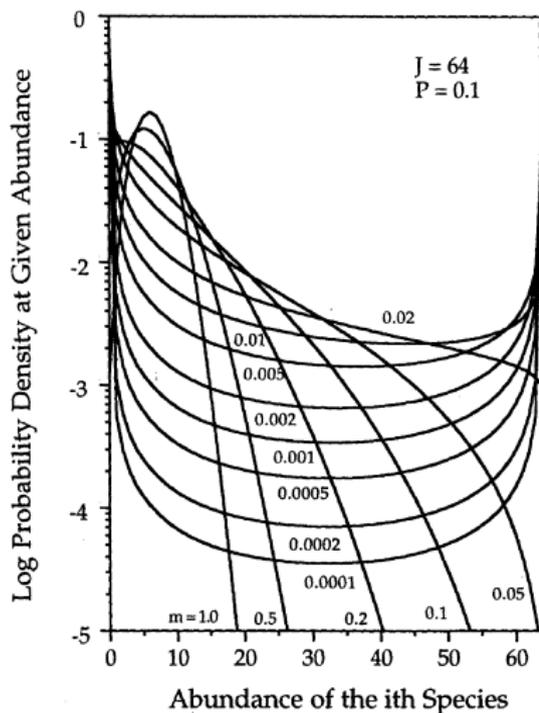
- Si $P_i = 0$ (absence ou disparition) dans la méta-communauté, disparition sûre de l'espèce dans la communauté locale.
- Si $P_i = 1$ dans la méta-communauté, l'espèce sera dominante dans la communauté locale.

Étude de sensibilité du modèle, P_i



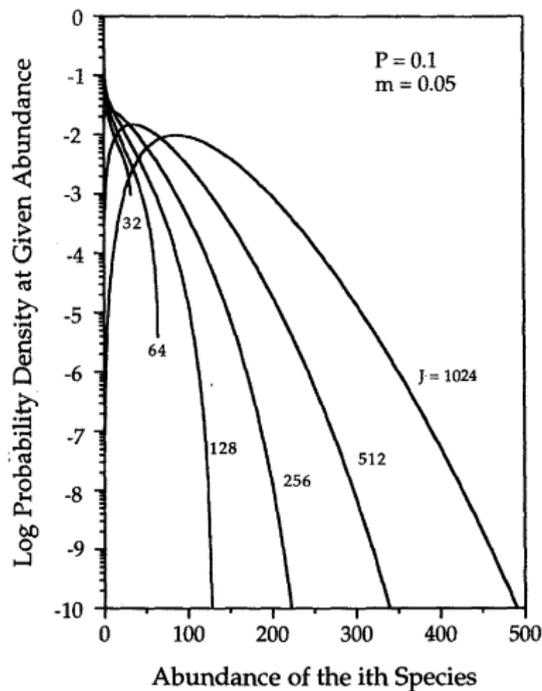
- P_i grand : proche de la dominance dans la métacommunauté
 ➡ dominance dans la communauté locale la plupart du temps
- P_i petit : espèce rare dans la métacommunauté
 ➡ espèce rare dans la communauté locale la plupart du temps

Étude de sensibilité du modèle, m



- m petit
densité en forme de U
- m augmente
densité unimodale
- $m \rightarrow 1$
mode $\approx JP_i$

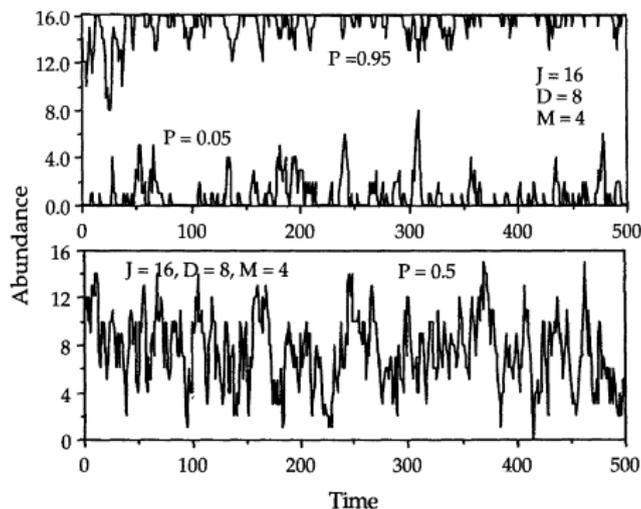
Étude de sensibilité du modèle, J



Quand J augmente

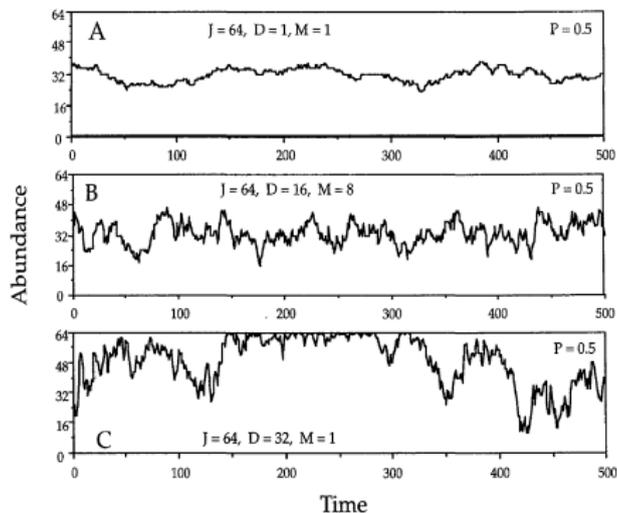
- le mode augmente ;
- la probabilité de l'abondance la plus fréquente diminue.

Evolution de l'abondance au cours du temps



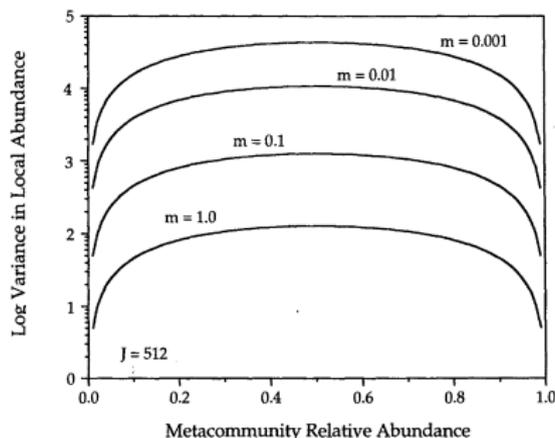
- Variance plus forte quand $P_i \approx 0.5$

Effet de la perturbation D sur $V(N_i)$



- Variabilité autour de l'abondance moyenne à l'état d'équilibre augmente lorsque la perturbation D augmente.

Effet de m sur $V(N_i)$



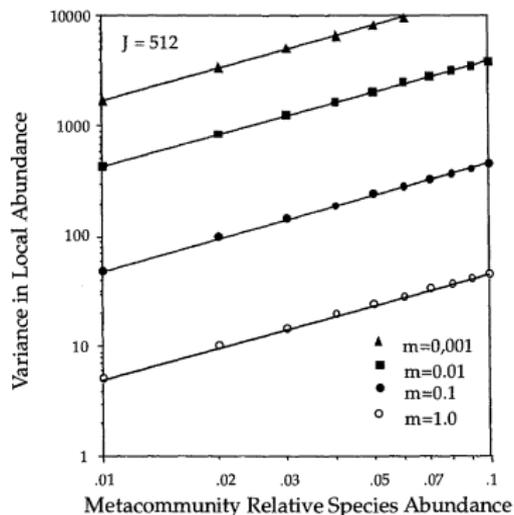
- La variance $V(N_i)$ est une fonction parabolique de P_i .
- La variance $V(N_i)$ augmente lorsque la communauté locale est isolée (m petit).

Relation entre $V(N_i)$ et $E(N_i)$

- $V(N_i) \propto JP_i(1 - P_i) \rightsquigarrow$ relation quadratique entre $V(N_i)$ et P_i
- $E(N_i) = JP_i \rightsquigarrow$ **relation quadratique** entre $V(N_i)$ et $E(N_i)$.
- Les modèles qui n'obéissent pas à la *zero-sum rule* ne vérifient pas cette relation.
- Cette relation est difficile à mettre en évidence.

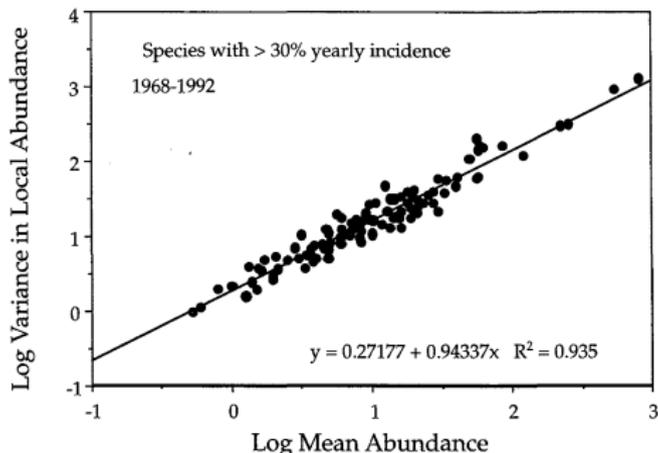
Relation entre $V(N_i)$ et $E(N_i)$

- Espèces les plus communes : moins de 10% de la méta-communauté



⇒ Relation **log-log linéaire** entre $V(N_i)$ et $E(N_i)$

Exemple : Données de L.C. sur *Macrolepidoptera*



- Pas de relation quadratique
- Si les données reflètent *zero-sum ecological drift* alors
 - ➡ chaque espèce correspond à une petite fraction de la méta-communauté ;
 - ➡ méta-communauté "réelle" énorme avec beaucoup d'espèces.

Modèle ergodique avec $D > 1$

- Le **temps jusqu'à l'extinction** de l'espèce i devient **plus court**.
- Ce modèle correspond mieux à la réalité.
- D peut être aléatoire à chaque pas de temps mais si l'espérance de D reste constante et si zero-sum distribution
 - nombre moyen d'individus de l'espèce i reste inchangé
 - augmentation de la variance
- perturbation : $1 \leq D \leq J$
- Probabilité que l'espèce i voit sa population diminuer de d individus :

$$\mathbb{P}(N_i^{t+1} = n_i - d | N_i^t = n_i)$$

Processus de mort

- x morts dans l'espèce $i \Rightarrow D - x$ morts dans les autres espèces
- Probabilité qu'il y ait x morts dans l'espèce i sachant qu'elle compte N_i individus :

$$\mu(x) = \mathbb{P}(x|N_i = n_i) = \begin{cases} \frac{C_{N_i}^x C_{J-N_i}^{D-x}}{C_J^D} & \text{si } x \leq N_i \\ 0 & \text{si } x > N_i \end{cases}$$

- Nombre minimum de morts dans l'espèce i : $d \Rightarrow d \leq x \leq D$.
- Si $x > d$
 - $x - d$ remplacements au sein de l'espèce i
 - $D - x + d$ remplacements au sein des autres espèces

Processus de remplacement

- ϕ_i probabilité qu'un individu de l'espèce i immigré

$$\phi_i = mP_i$$

- $\phi_{\bar{i}}$ probabilité qu'un individu d'une autre espèce immigré

$$\phi_{\bar{i}} = m(1 - P_i)$$

- λ_i probabilité pour qu'il y ait une naissance dans l'espèce i

$$\lambda_i(x) = (1 - m) \left(\frac{N_i - x}{J - D} \right)$$

- $\lambda_{\bar{i}}$ probabilité pour qu'il y ait une naissance dans une autre espèce

$$\lambda_{\bar{i}}(D - x) = (1 - m) \left(\frac{J - N_i - D + x}{J - D} \right)$$

Modèle ergodique avec $D > 1$

$$\mathbb{P}(N_i^{t+1} = n_i - d | N_i^t = n_i) =$$

$$\sum_{x=d}^D \mu(x) \left[\sum_{y=0}^{x-d} \sum_{z=y+1}^{D-x+d} \frac{D!}{y!(x-d-y)!z!(D-x+d-z)!} \phi_i^y \right.$$

$$\left. \cdot [\lambda(x)]_i^{x-d-y} \phi_i^z \cdot [\lambda(D-x)]_i^{D-x+d-z} \right]$$

Même raisonnement pour $\mathbb{P}(N_i^{t+1} = n_i + d | N_i^t = n_i)$

- Temps d'extinction plus court
- Turnover plus rapide au sein de la communauté locale
- L'état d'équilibre est atteint plus rapidement.
- A l'équilibre
 - $E(N_i) = JP_i$
 - $V(N_i)$ quand D grand $>$ $V(N_i)$ quand $D = 1$