

The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography

chapitre 6 : The Unified Neutral Theory and
Dynamical Species-Area Relationships

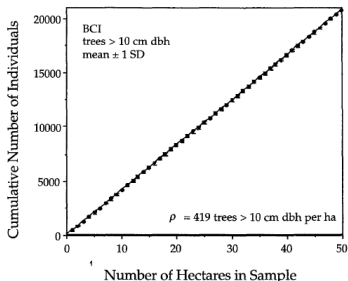
Stephen P. Hubbell (2001)

Atelier de lecture CIRAD - 11/12/08

- Théorie neutre (*zero-sum ecological drift*) prédit la dynamique de la communauté locale et de la métacommunauté
- Distribution d'abondance relative et richesse spécifique déterminée par 3 paramètres :
 - $\theta = 2J_M\nu$ indice fondamental de biodiversité (J_M taille de la métacommunauté et ν taux de spéciation)
 - m taux d'immigration (métacommunauté \rightarrow communauté locale)
 - J taille de la communauté locale
- Pas de notion d'espace occupé par la métacommunauté

Contenu du chapitre

- Traitement **explicite** de l'espace dans la théorie unifiée
- Prédications par la théorie neutre des relations aire-espèces :



A l'aide de la relation

$$J = \rho A$$

J nombre d'individus

A aire occupée

ρ densité

(espace saturé en individus)

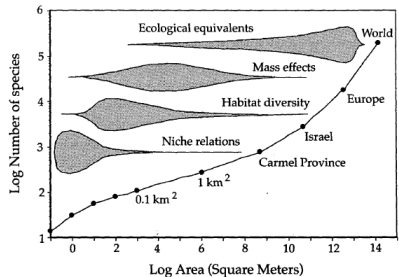
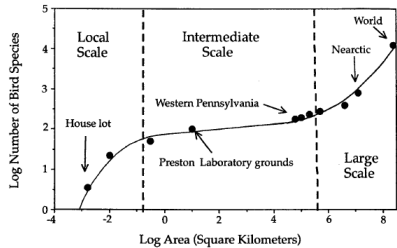
courbes espèces-**individus** \Rightarrow courbes espèces-**aire**

➡ Espace CONTINU

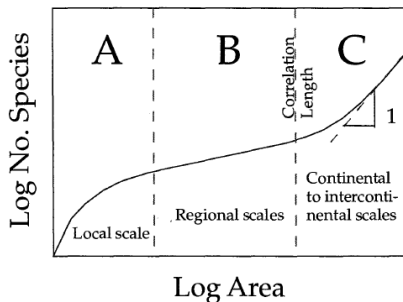
Relation aire-espèces

- Courbe triphasique en log-log
Preston (1960)
Avifaune
- ➔ relation aire-espèces obéit à des règles différentes selon l'échelle spatiale

- Explication de la diversité spécifique selon l'échelle spatiale :
Schmida & Wilson (1985)
Plantes

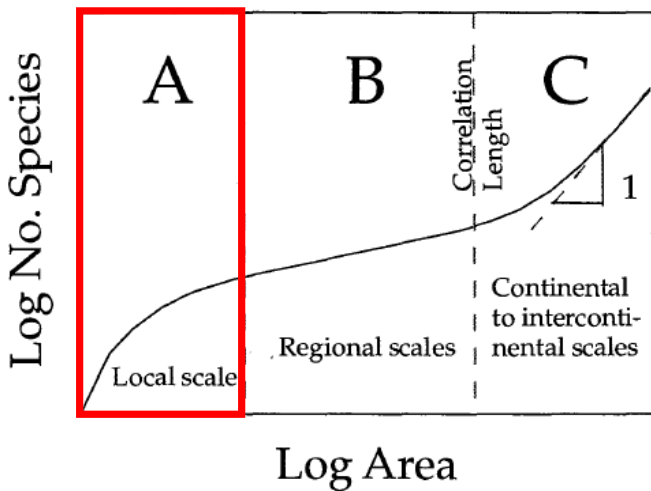


Explication par la théorie neutre d'Hubbell



Taux de rencontre des nouvelles espèces sensible

- ➔ Echelle locale : à l'abondance relative
- ➔ Echelle régionale : aux taux de spéciation, de dispersion et d'extinction
- ➔ Echelle continentale : à "l'ampleur de la corrélation" (*correlation length*) des processus dynamiques des différentes unités biogéographiques



Relation aire-espèces

- Relation espèces-individus :
on tire aléatoirement dans la métacommunauté (à l'équilibre suivant une *zero-sum ecological drift*) un échantillon de J individus (à partir de $Pr\{S, n_1, n_2, \dots, n_S\}$ cf. chapitre 5) nombre d'espèces S dans cet échantillon :

$$E[S|\theta, J] = \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta+1} + \frac{\theta}{\theta+2} + \dots + \frac{\theta}{\theta+J-1}$$

$$E[S|\theta, J] = \sum_{i=1}^J \frac{\theta}{\theta+i-1}$$
$$= F_{\theta}(J)$$

- Relation aire-espèces : par substitution ($J = \rho A$)

$$E[S|\theta, \rho, A] = F_{\theta}(\rho A)$$

* Justification du α de Fisher

Première justification du α de Fisher par un modèle de dynamique

- Formule d'accumulation des espèces de Fisher :

$$S(\alpha) = \alpha \cdot \ln \left(1 + \frac{J_M}{\alpha} \right)$$

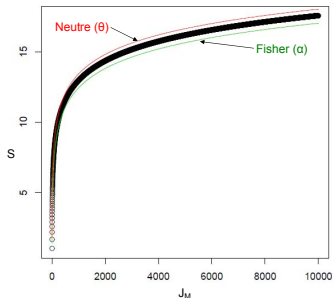
$$\text{Quand } J_M \longrightarrow \infty, S(\alpha) \approx_{\infty} \alpha \cdot \ln \left(\frac{J_M}{\alpha} \right)$$

- Relation espèces-individu :

$$F_{\theta}(J) \approx 1 + \theta \cdot \ln \left(1 + \frac{J_M - 1}{\theta} \right)$$

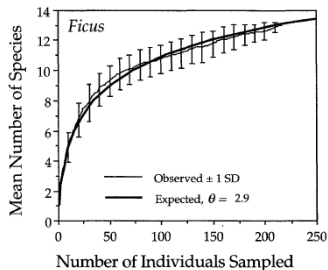
$$\text{Quand } J_M \longrightarrow \infty, S(\theta) = F_{\theta}(J) \approx_{\infty} \theta \cdot \ln \left(\frac{J_M}{\theta} \right)$$

➔ Quand $J_M \longrightarrow \infty, \alpha \cong \theta$



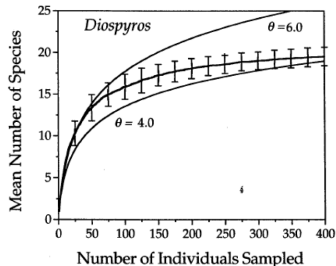
Ajustement de la relation aire-espèces

genre *Ficus* : forte capacité de dispersion



Bon ajustement

genre *Diospyros* : dispersion locale (limitée)

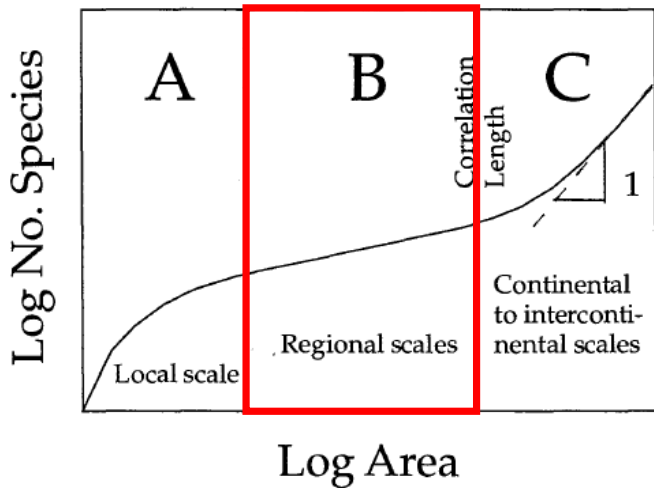


Pas d'ajustement même si θ varie

➡ Prise en compte de la dispersion dans le modèle neutre

Nouveau paramètre : le taux de dispersion ω

ECHELLE REGIONALE



Relation d'Arrhénius

- Relation linéaire d'Arrhénius (1921)

$$S = cA^z$$

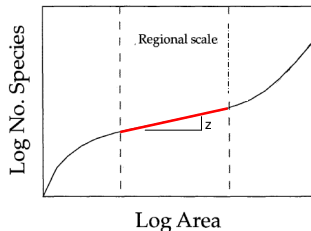
loi puissance

$$\Leftrightarrow \ln S = \ln c + z \cdot \ln A$$

c et z (pente) constantes ajustées
aux données

S nombre d'espèces

A surface échantillonnée



Incorporation du processus de dispersion

- Incorporation du processus de dispersion :

➤ Quand $A \rightarrow \infty$ (et $J \rightarrow \infty$) la dispersion devient de plus en plus limitée donc la probabilité qu'une mort locale soit remplacée par un immigrant diminue, donc $m \rightarrow 0$
 $\implies m(J)$ est une fonction monotone décroissante

➤ Equation d'Arrhénius : $S = cA^z$
si $c = \rho^z \iff S = (\rho A)^z \iff S = J^z$

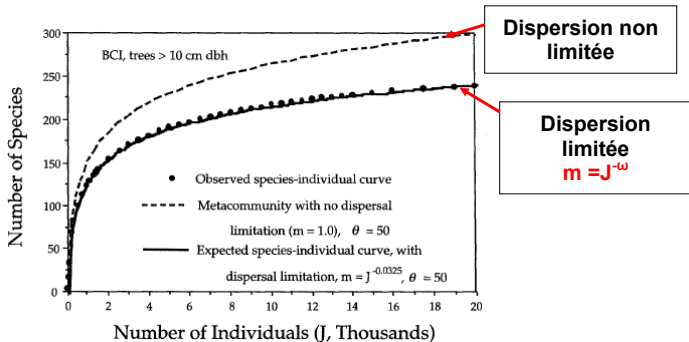
➤ $m(J) \approx J^{-\omega}$: m diminue quand J augmente à un taux moyen ω

- Formule d'approximation :

$$E[S|\theta, J, \omega] = F_{\theta, \omega}(J) \approx \frac{\theta \cdot 1^{-\omega}}{\theta} + \frac{\theta \cdot 2^{-\omega}}{\theta + 1} + \dots + \frac{\theta \cdot J^{-\omega}}{\theta + J - 1}$$
$$\approx \sum_{i=1}^J \frac{\theta \cdot i^{-\omega}}{\theta + i - 1}$$

Ajustement avec $m = J^{-\omega}$

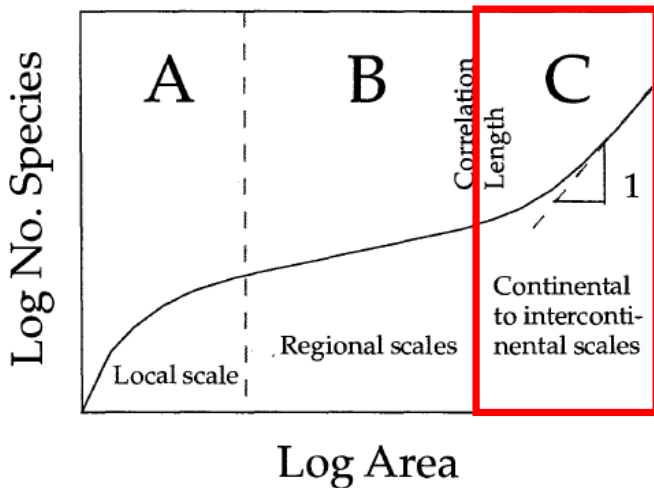
Exemple : données de BCI (arbres >10cm)



Limitation de la dispersion abaisse la pente de la courbe aire-espèces

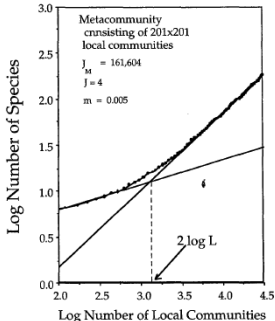
- dispersion non limitée : distribution aléatoire des espèces dans l'espace
- quand l'aire \nearrow , le taux de migration \searrow et la proportion d'espèces à dispersion limitée \nearrow

ECHELLE CONTINENTALE



Correlation length

- Effet négatif puis positif de la dispersion limitée sur le taux d'accumulation des espèces quand l'aire augmente
- ➔ distribution spatiale des espèces structurée par les capacités de dispersion :
quand on passe d'un domaine biogéographique A à un domaine B, le taux de rencontre des nouvelles espèces augmente brusquement
- *Correlation length* (L) : distance séparant des domaines biogéographiques ayant leur propre dynamique



Intersection entre les tangentes de la pente à l'échelle régionale et la pente à l'échelle continentale

Modèle de simulation inspiré du "*voter model*" de Durrett & Levin (1996)

- Hypothèses

- Grille de communauté locale de taille $J > 1$
- (x, y) coordonnées de la communauté locale
- Remplacement des morts de la communauté locale (x, y)
 - par des naissances locales
 - par des immigrants venant des 8 communautés locales voisines (de $(x - 1, y - 1)$ à $(x + 1, y + 1)$)
- m probabilité d'immigration des communautés voisines, PAS de la métacommunauté

Dynamique des effectifs des espèces (1)

- Probabilités d'abondance de l'espèce i

$$\begin{aligned} Pr\{N_i(x, y) = 1 | N_i(x, y)\} &= \frac{N_i(x, y)}{J} \left[\nu \right. \\ &+ (1 - \nu) \left\{ m \left[1 + \frac{N_i(x, y)}{8J} - \sum_{x'=x-1}^{x+1} \sum_{y'=y-1}^{y+1} \frac{N_i(x', y')}{8J} \right] \right. \\ &\left. \left. + (1 - m) \left(\frac{J - N_i(x, y)}{J - 1} \right) \right\} \right] \end{aligned}$$

Dynamique des effectifs des espèces (2)

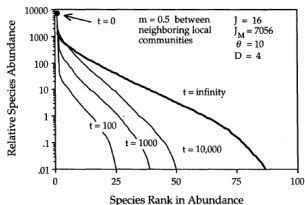
$$\begin{aligned}
 Pr\{N_i(x, y) | N_i(x, y)\} &= \frac{N_i(x, y)}{J} (1 - \nu) \left\{ m \left[\sum_{x'=x-1}^{x+1} \sum_{y'=y-1}^{y+1} \frac{N_i(x', y')}{8J} - \frac{N_i(x, y)}{8J} \right] \right. \\
 &+ (1 - m) \left[\frac{N_i(x, y) - 1}{J - 1} \right] \left. \right\} + \frac{J - N_i(x, y)}{J} \\
 &\times \left[\nu + (1 - \nu) \left\{ m \left[1 + \frac{N_i(xy)}{8J} - \sum_{x'=x-1}^{x+1} \sum_{y'=y-1}^{y+1} \frac{N_i(x', y')}{8J} \right] \right. \right. \\
 &\left. \left. + (1 - m) \left(\frac{J - N_i(x, y)}{J - 1} \right) \right\} \right]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 Pr\{N_i(x, y) + 1 | N_i(x, y)\} &= \frac{J - N_i(x, y)}{J} (1 - \nu) \left\{ m \left[\sum_{x'=x-1}^{x+1} \sum_{y'=y-1}^{y+1} \frac{N_i(x', y')}{8J} - \frac{N_i(x, y)}{8J} \right] \right. \\
 &\left. + (1 - m) \left[\frac{N_i(x, y) - 1}{J - 1} \right] \right\}
 \end{aligned}$$

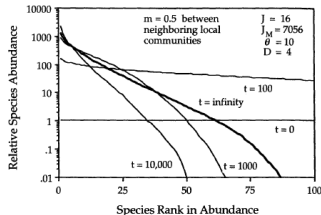
A l'équilibre, la distribution de la diversité de la métacommunauté est

- indépendante des conditions initiales

Etat initial : 1 espèce monodominante



Etat initial : diversité infinie



Même état d'équilibre unique

- Converge plus rapidement à partir d'une diversité infinie à $t = 0$
- déterminée uniquement par 3 paramètres
 - θ indice fondamental de biodiversité
 - J taille de la communauté locale
 - m probabilité d'immigration des communautés voisines