

The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography

chapitre 9 : Sampling, Parameter Estimation, and the Generality of
the Unified Theory

Stephen P. Hubbell (2001)

Atelier de lecture CIRAD - 04/06/09

Contenu du chapitre : simulation et estimation des paramètres

- 1 simulation du modèle neutre
- 2 estimation des paramètres
- 3 vers les tests d'hypothèses
- 4 Généralité de la théorie neutre

plan

- 1 simulation du modèle neutre
- 2 estimation des paramètres
- 3 vers les tests d'hypothèses
- 4 Généricité de la théorie neutre

Combien d'espèces y-a-t-il sur terre ou dans une région ?

- moins important que de comprendre la biologie des espèces et le fonctionnement de communautés
- Mais : en essayant de répondre on en apprend sur la dynamique de la biodiversité
- Pour être cohérent : restriction à une communauté trophique
 - \pm dur de définir l'ensemble des espèces selon la communauté.
 - inventaire exhaustive irréaliste : coût exorbitant, botaniste compétent . . .

→ utiliser une méthode d'échantillonnage
- Si on avait une bonne théorie de la biodiversité on pourrait imaginer un plan d'expérience efficace

Combien d'espèces y-a-t-il sur terre ou dans une région ?

- les de distribution relative des espèces de Fisher (logseries) et Preston (lognormal) permettent d'estimer le nombre total d'espèce
- Mais si les distributions ne sont pas en adéquation avec les données l'estimation n'a pas de raison bonne
- Selon la théorie neutre la distribution relative des espèces est une *zero sum multinomial*
- Mais la *zero sum multinomial* n'est pas accessible analytiquement (sauf petites communautés) → estimations à partir de simulation
- on peut estimer la moyenne et la variance du nombre d'espèce d'une communauté locale
- on peut même estimer la moyenne et la variance du nombre d'espèce de la méta-communauté si sa taille est connue

Estimation de l'espérance des abondances relative

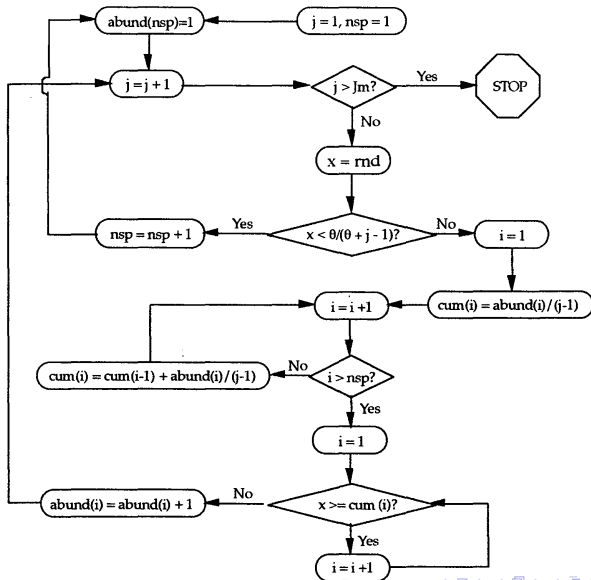
principe pour $J < 10$

- 1ère étape : $(P_1, P_2, \dots) \sim \text{logseries}$ dans la meta-communauté sachant J_M et θ
- 2ème étape : Calcul des espérances des abondances relatives en utilisant les valeurs propres de la matrice de transition entre les différentes abondances d'espèces.

principe pour $J \geq 10$

- algorithme approximatif d'Ewens
- basé sur un générateur d'espèces $\theta/(\theta + j - 1)$
- approprié quand $m = 1$
- quand $m < 1$ rien de "simple"

Approximation d'Ewens



plan

- 1 simulation du modèle neutre
- 2 estimation des paramètres
- 3 vers les tests d'hypothèses
- 4 Généricité de la théorie neutre

Ajustement du modèle

maximisation de la vraisemblance

$$F(\Psi) = \sum_{r=1}^J \left[n_r \log \frac{E(\Psi)}{n_r} - [E(\Psi) - n_r] \right] \quad \text{avec } \Psi = (\theta, m)$$

- calcul analytique des $E(\Psi)$ possible pour la meta-communauté et pas la communauté locale
- calcul analytique possible pour J_M petit

alternative : maximisation séquentielle de θ et m

- ça marche bien car $\hat{\theta}$ peu sensible aux variations de m
- *règle du pouce*
 - 1ère étape : calcul $\hat{\theta}$ en prenant que les espèces plus commune que la médiane d'abondance
 - 2ème étape : $\hat{\theta}$ fixé, on simule la dynamique de communauté locale pour plusieurs m et on garde celui qui maximise la vraisemblance

plan

- 1 simulation du modèle neutre
- 2 estimation des paramètres
- 3 vers les tests d'hypothèses**
- 4 Généricité de la théorie neutre

sources de stochasticité

Pour construire un test il faut caractériser la stochasticité de ce que l'on observe

stochasticité d'échantillonnage les abondances relatives observées sont une réalisation d'une distribution théorique des abondances relatives

stochasticité démographique aléa des processus naissances et morts

les variabilités induites sur la vraisemblance sont estimable en simulant les dynamiques des communautés pour les valeurs $\hat{\theta}$ et \hat{m}

Illustration : ecological drift ok

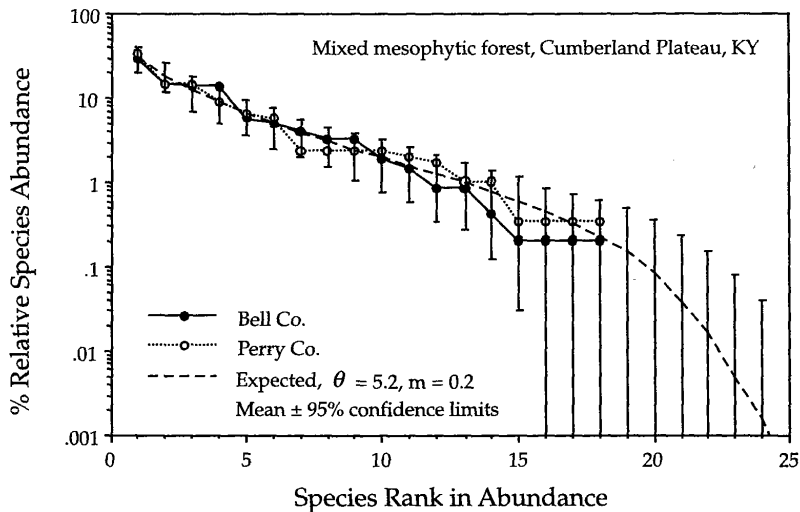
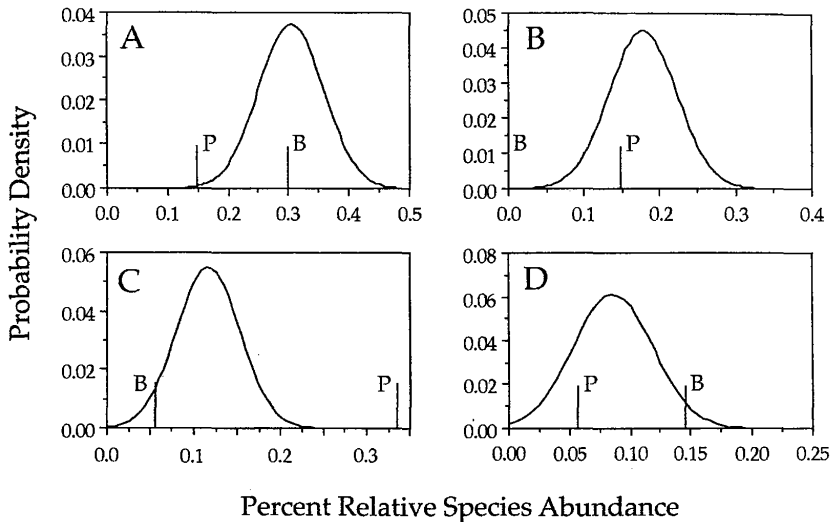


Illustration : mais pas de la même meta-communauté !



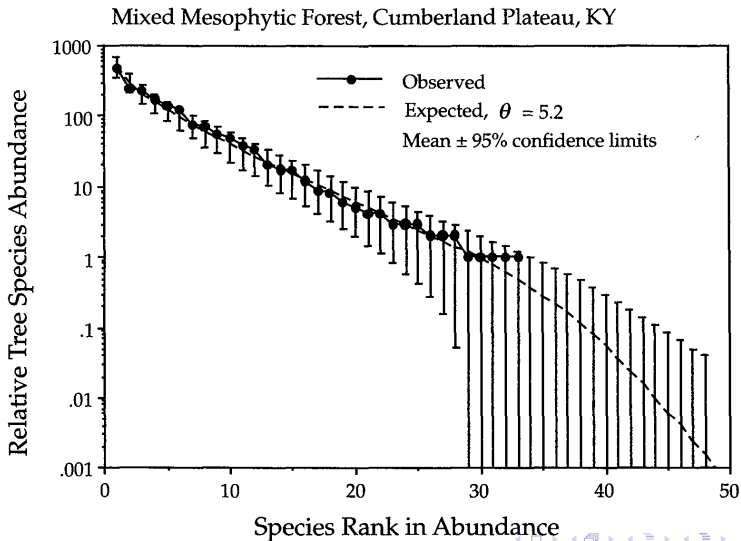
plan

- 1 simulation du modèle neutre
- 2 estimation des paramètres
- 3 vers les tests d'hypothèses
- 4 Généricité de la théorie neutre**

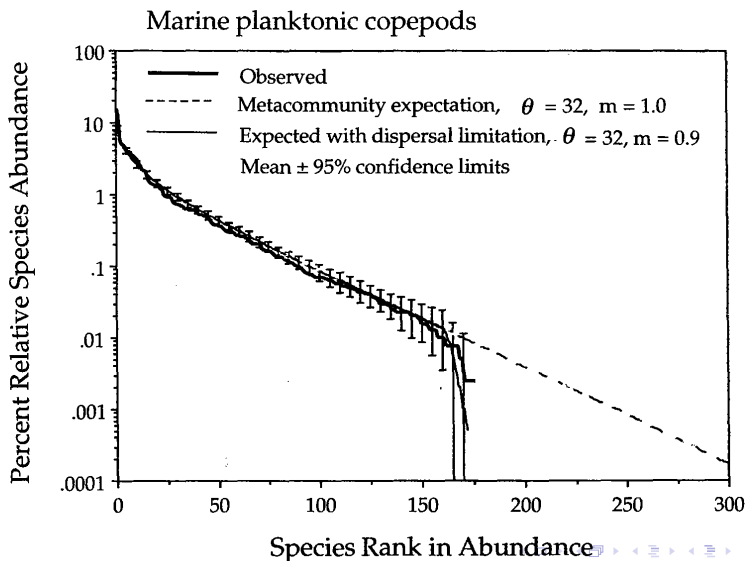
écosystème en "bonne santé" ?

- les communautés qui présentent des distributions d'abondance de type lognormal sont en "bonne santé"
- la théorie neutre justifie cette hypothèse : la distribution des abondances relatives s'écarte de la *zero sum multinomial* si la communauté a été fortement perturbée (par exemple pollution)
- Pour des distributions géométrique des abondances on a conclu à tort que la communauté est en mauvaise santé : la *zero sum multinomial* peut prendre une forme géométrique pour des communauté isolées
- Pour évaluer l'état de santé de la communauté il faut comparer les distributions des abondances avant et après les événements pouvant l'affecter

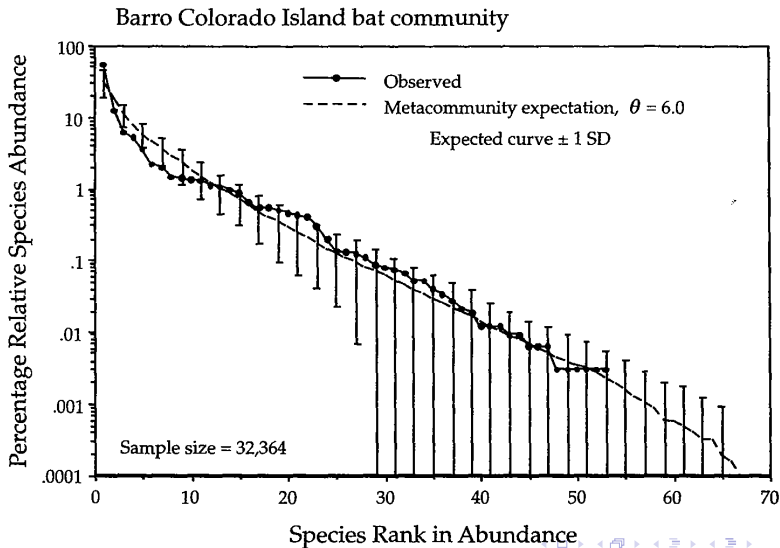
Exemples de communautés peu isolées



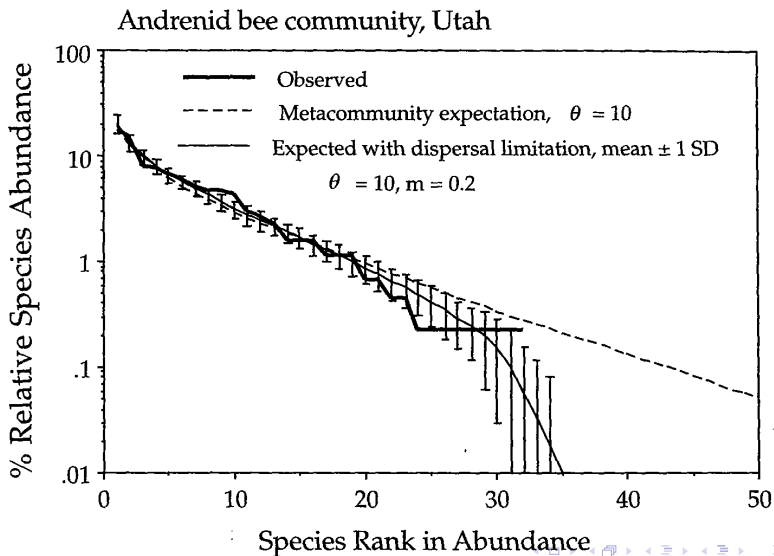
Exemples de communautés peu isolées



Exemples de communautés peu isolées

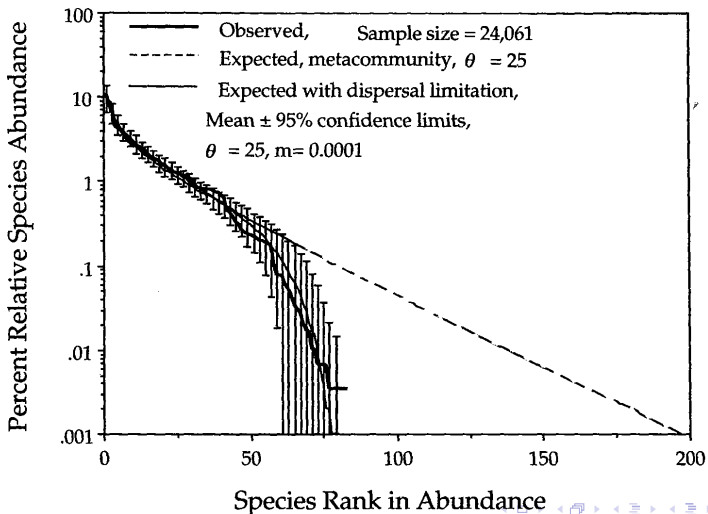


Exemples de communautés isolées

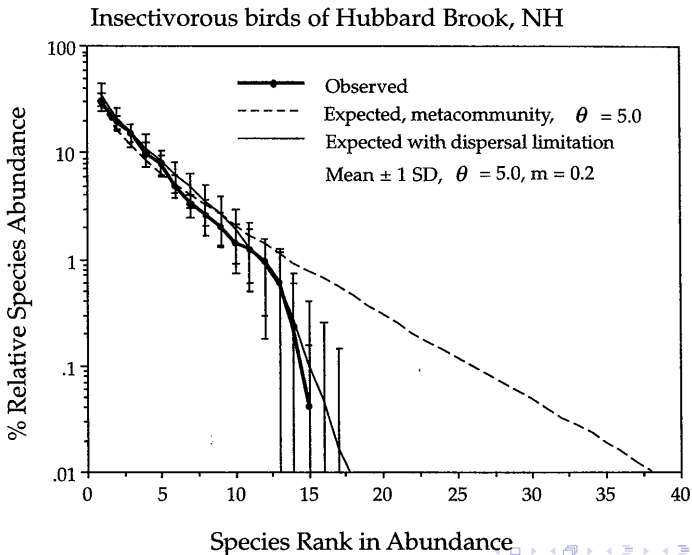


Exemples de communautés isolées

Caño Maracá fish community, Venezuela



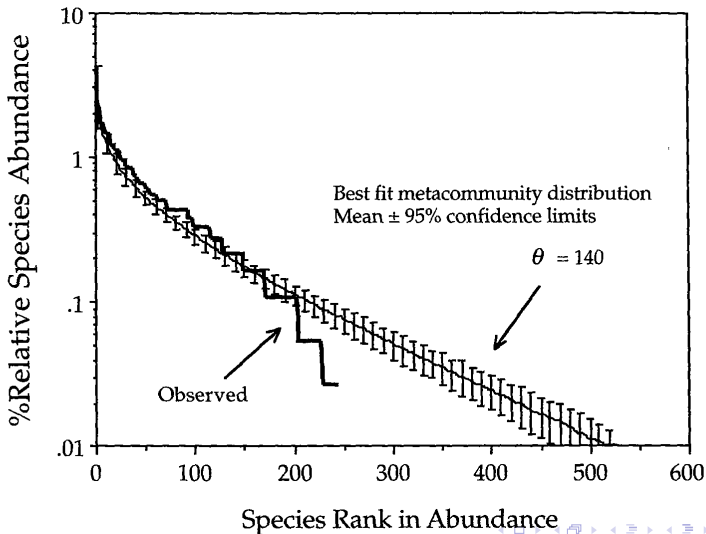
Exemples de communautés isolées



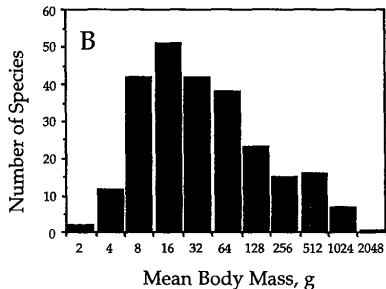
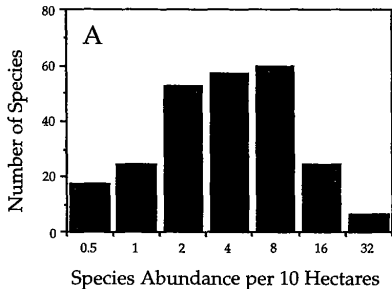
Elle n'ajuste pas toutes les communautés

- heureusement car sinon elle ne serait d'aucune aide pour étudier l'assemblage des communautés
- si l'ajustement est mauvais c'est qu'une hypothèse de la théorie est violée → il faut alors comprendre pourquoi !
- Exemple : oiseaux de la forêt de Manu
 - violation *zero sum game* : pas de corrélation entre la masse des oiseaux et leurs effectifs
 - niveau trophique mal appréhender à l'échelle de 10Ha : toutes les guildes n'ont pas la même échelle spatiale de ressource

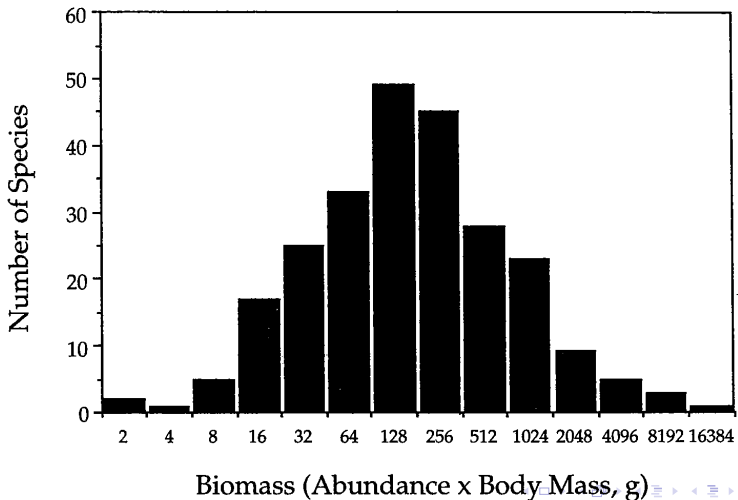
Exemple des oiseaux de Manu où ça marche mal



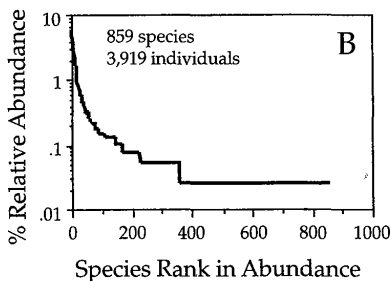
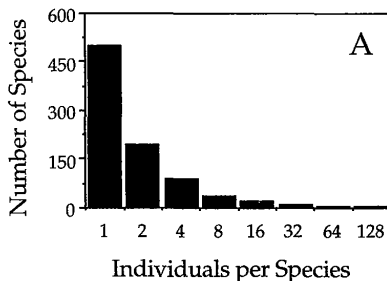
Exemple des oiseaux de Manu où ça marche mal



Exemple des oiseaux de Manu : avec la biomasse c'est mieux



Exemple des coléoptères dans 10 arbres de canopée de Borneo



- 859 espèces pour 3919 individus → trop d'espèces
- communauté mal définie ? beaucoup d'espèces ne se nourrissent pas dans ces arbres ?
- pas en contradiction avec la version spatialisée de la théorie neutre : il suffit de prendre un noyau de dispersion fort

conclusion

Deux hypothèses fondamentales pour la théorie neutre

- toutes les espèces ont des taux vitaux et noyau de dispersion équivalents
- la dynamique est un *zero sum game* avec les ressources comme facteur limitant

la théorie est-elle robuste à ces deux hypothèses ?

Si on est convaincu que la plupart des communautés sont constituées suivant le principe des niches la réponse est “très robuste” !

références plus récentes

- A new sampling formula for neutral biodiversity, R.S. Etienne, Ecology Letters 2005
- Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics, A.J. McKane & al., Theor. Pop. Bio. 2004

conclusion

Deux hypothèses fondamentales pour la théorie neutre

- toutes les espèces ont des taux vitaux et noyau de dispersion équivalents
- la dynamique est un *zero sum game* avec les ressources comme facteur limitant

la théorie est-elle robuste à ces deux hypothèses ?

Si on est convaincu que la plupart des communautés sont constituées suivant le principe des niches la réponse est “très robuste” !

références plus récentes

- A new sampling formula for neutral biodiversity, R.S. Etienne, Ecology Letters 2005
- Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics, A.J. McKane & al., Theor. Pop. Bio. 2004