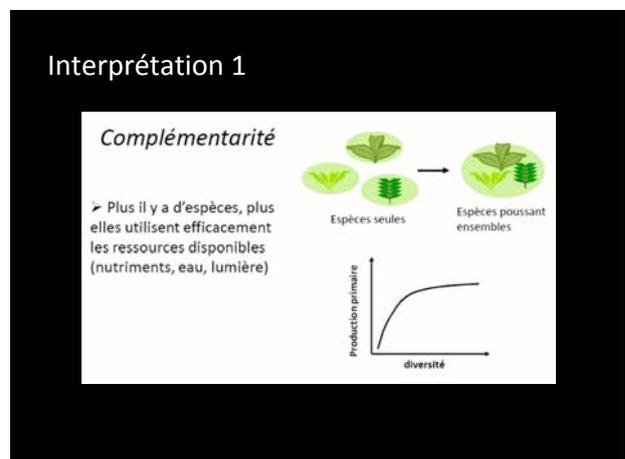
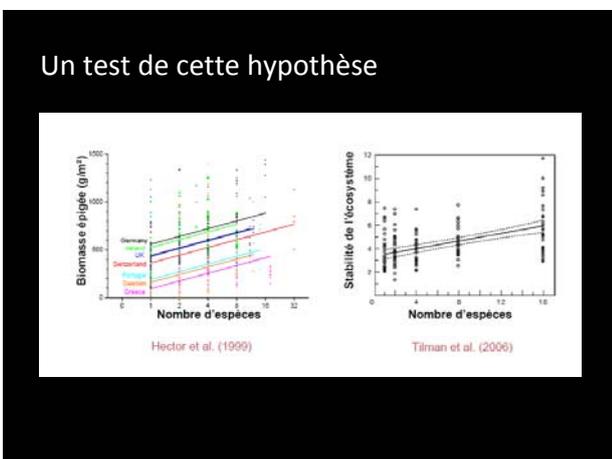
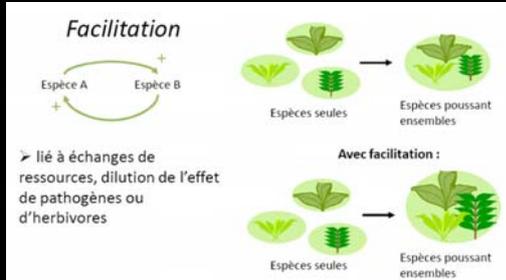


Fonctions écologiques

- Certains traits écologiques déterminent des fonctions assurées par les espèces dans leur milieu (exemple  $R^*$  de Tilman)
- Question : les fonctions écologiques sont-elles les mêmes lorsque le nombre d'espèces varie ?



## Interprétation 2



## Systèmes complexes

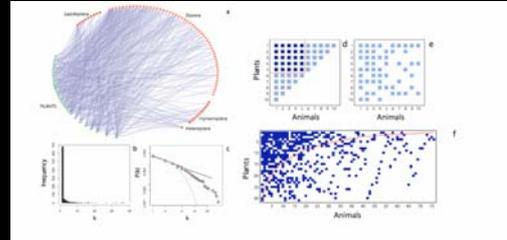
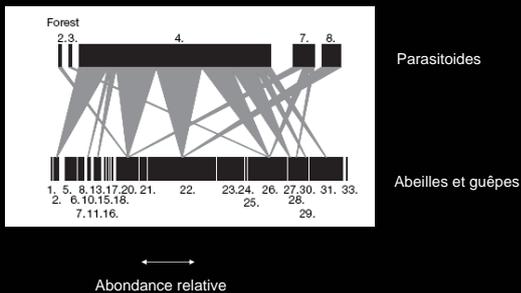
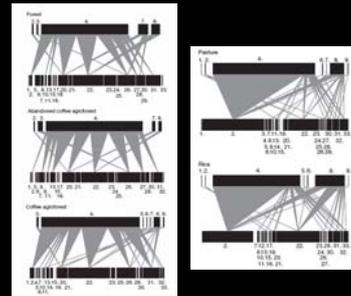


Figure 2. The structure of mutualistic networks. (a) Mutual dependencies among plants (green dots) and their insect pollinators (orange dots). (b) Frequency distribution of the number of interactions per species  $k$ . (c) Degree distribution defined as the probability of one species interacting with  $k$  species, and its fit to three functions. (d-f) Interaction matrices illustrating a situation of perfect nestedness (d), a random matrix (e) and a real interaction matrix (f). Modified from Bascompte and Jordano (2007).

## Structure d'un réseau d'interactions

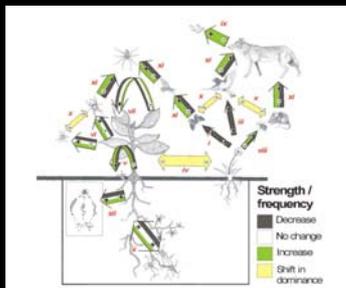


## Réponse du réseau d'interactions au changements d'utilisation des terres



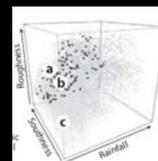
Tylianakis et al. (2007)

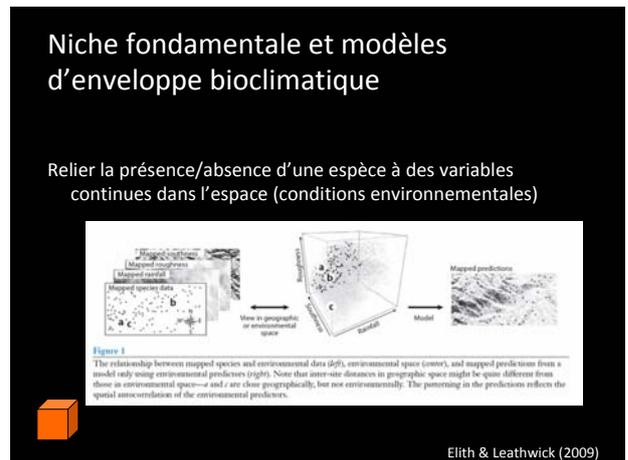
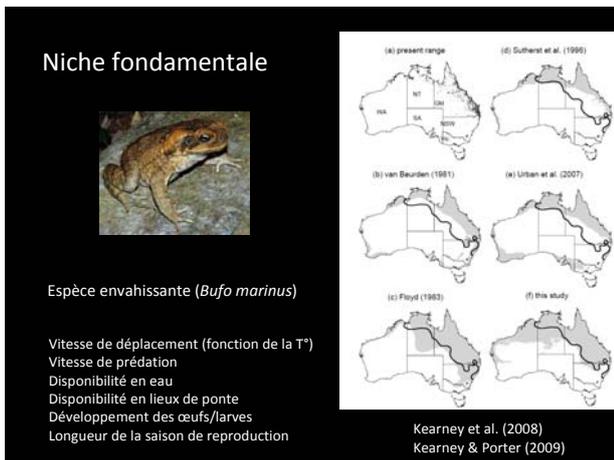
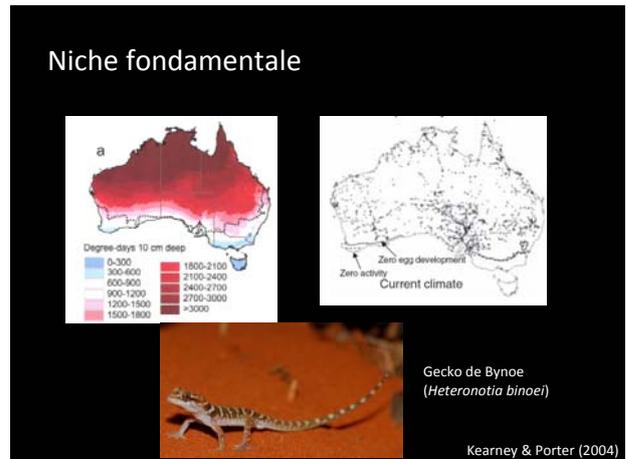
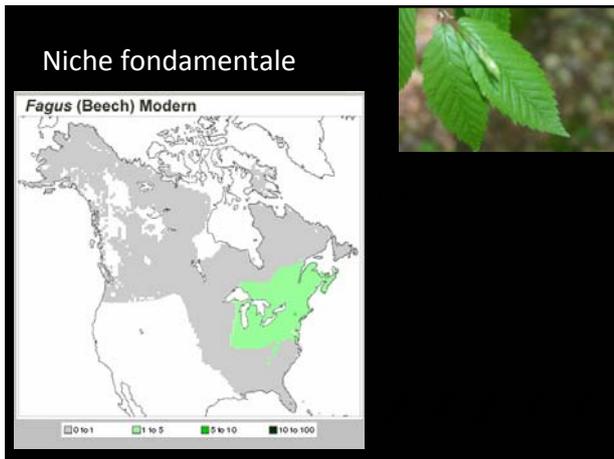
## Réponse du réseau d'interactions au changements climatiques



Tylianakis et al. (2008)

## Modéliser la niche fondamentale





### Estimer la performance d'un modèle statistique de distribution d'espèces

- Types de données biologiques en entrée
  - Présence/absence
  - Présence seulement
  - Abondance
- Types de covariables
  - Variables climatiques
  - Variables de sol
  - Autres variables environnementales

### Exemple

18 espèces de la California Natural Diversity Database, avec les propriétés suivantes :

- Occurrences réduites à 150 points par espèce
- Sous-ensembles de taille (5, 10, 25, 50, 75, 100) pour chaque espèce (10 réplicats)
- 50 points pour l'évaluation

Résolution spatiale: 1 km  
 Données climatiques (Daymet)  
 Données topographiques

Elith et al. (2006)

CLASS	TAXA	COMMON NAME
Insect	<i>Danaus plexippus</i>	Monarch Butterfly
Amphibian	<i>Ambystoma californiense</i>	California Tiger Salamander
Amphibian	<i>Scaphiopus hammondi</i>	Western Spadefoot
Amphibian	<i>Rana aurora</i>	Red-legged Frog
Amphibian	<i>Rana boylei</i>	Foothill Yellow-legged Frog
Amphibian	<i>Rana muscosa</i>	Mountain Yellow-legged Frog
Reptile	<i>Clemmys marmorata</i>	Western Pond Turtle
Reptile	<i>Phrynosoma coronatum</i>	Coast Horned Lizard
Reptile	<i>Cnemidophorus hyperythrus</i>	Orange-throated Whiptail
Bird	<i>Accipiter gentilis</i>	Northern Goshawk
Bird	<i>Buteo swainsoni</i>	Swainson's Hawk
Bird	<i>Grus canadensis tabida</i>	Greater Sandhill Crane
Bird	<i>Athene cucularia</i>	Burrowing Owl
Bird	<i>Strix occidentalis caurina</i>	Northern Spotted Owl
Bird	<i>Polioptila californica</i>	California Gnatcatcher
Bird	<i>Agelaius tricolor</i>	Tricolored Blackbird
Mammal	<i>Spermophilus mohavensis</i>	Mohave Ground Squirrel
Mammal	<i>Arborimus pomo</i>	Red Tree Vole

## Maxent

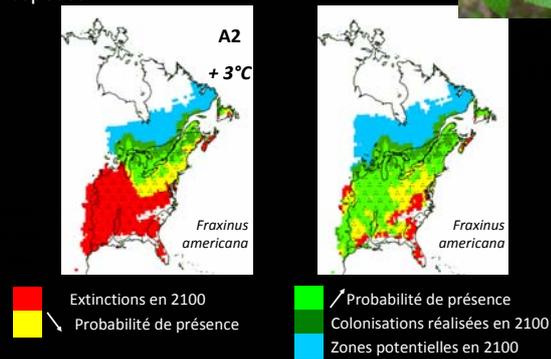
- Principe d'entropie maximale – approche de mécanique statistique pour prédire des distributions à partir d'informations incomplètes



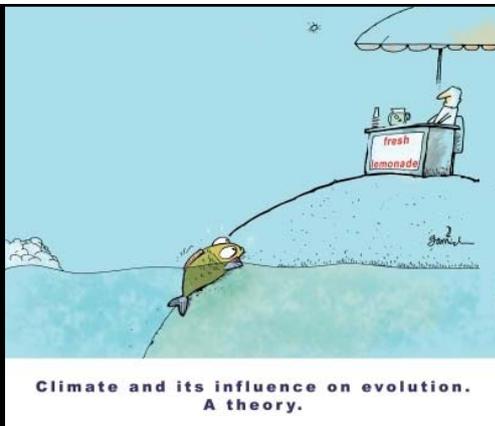
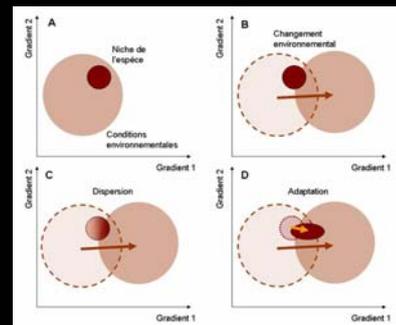
Steven J. Phillips, Robert P. Anderson, Robert E. Schapire.  
**Maximum entropy modeling of species geographic distributions.**  
*Ecological Modelling*, 190:231-259, 2006.

R Schapire

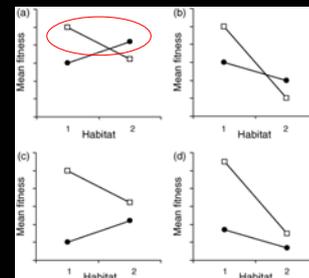
## Projection de la distribution future des espèces



## S'adapter ou périr



## Adaptation locale



Le génotype "local" est plus performant que l'"immigrant"

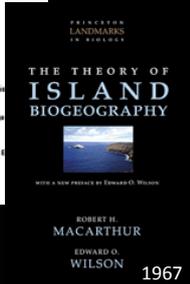
## Mécanismes de l'adaptation

Conditions nécessaires :

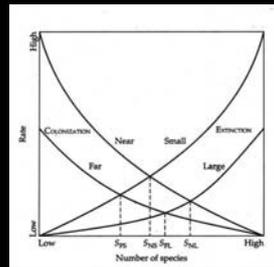
- Présence de **variabilité génétique**
- Nouvelles conditions environnementales
- **Sélection** de trait(s) phénotypique(s)
- Avantage des individus portant les traits sélectionnés (plus grande valeur sélective)
- Transmission **héritable** des traits (base génétique)



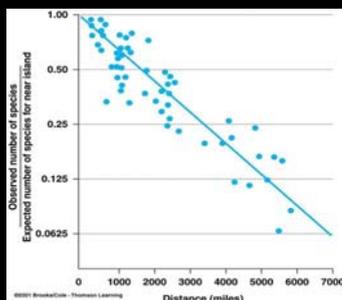
## Biogéographie insulaire 'à l'équilibre'



## Biogéographie insulaire

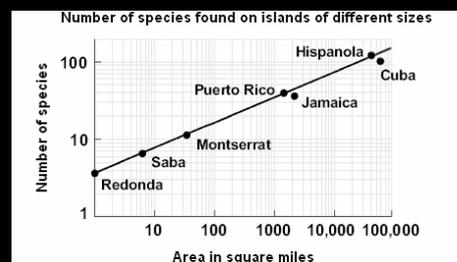


## Biogéographie insulaire



Diamond (1975)

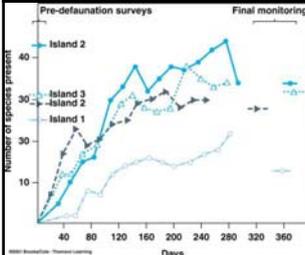
## Biogéographie insulaire



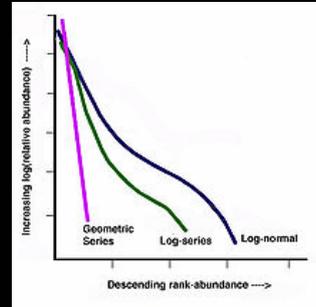
Interprétation : plus de superficie => plus de milieux + plus de ressources => plus d'espèces

## Equilibre?

- Wilson & Simberloff (1969): défaunation artificielle de tous les arthropodes de petites îles au large de la Floride



## Théorie neutre



### PART 3. A THEORETICAL DISTRIBUTION FOR THE APPARENT ABUNDANCE OF DIFFERENT SPECIES

By R. A. FISHER

$\Phi_n$  = nombre d'espèces avec n individus

$$\Phi_n = \alpha \frac{x^n}{n}, \quad x = \frac{N}{N + \alpha}$$



Ronald Fisher

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

Un seul paramètre :  $\alpha$

## Fisher (1943)

- Probabilité que la  $j^{\text{ième}}$  espèce est représentée par n individus (sachant que son abondance régionale  $\lambda_j$  est connue):

$$P_{\lambda_j}(n) = \exp(-\lambda_j) \frac{\lambda_j^n}{n!}$$

Distribution de Poisson (probabilité d'observer n fois l'espèce)

## Fisher (1943)

On suppose que la distribution d'abondance relative régionale est connue.  $f(\lambda)$  est donc la probabilité qu'une espèce choisie au hasard ait une densité  $\lambda$ . La probabilité qu'une espèce soit représentée par n individus dans un échantillon de taille finie est alors

$$p(n) = \int_0^{\infty} P_{\lambda}(n) f(\lambda) d\lambda = \int_0^{\infty} \exp(-\lambda) \frac{\lambda^n}{n!} f(\lambda) d\lambda$$

$p(0)$  devrait être la probabilité qu'une espèce soit représentée par 0 individu dans l'échantillon

## Fisher (1943)

Pour une raison assez obscure, Fisher propose une forme fonctionnelle pour  $f(\lambda)$ . Il choisit la distribution **Gamma**

$$f_{k,m}(\lambda) = \frac{m^{-k} \lambda^{k-1} \exp(-\lambda/m)}{\Gamma(k)}$$

Fisher (1943). Distribution à deux paramètres (k,m), et  $\Gamma$  est la fonction Gamma ( $\Gamma(n) = 1 \times 2 \times \dots \times (n-1)$ )

## Fisher (1943)

La distribution d'abondance est alors une distribution binomiale négative. Si  $x = m/(m+k)$  :

$$p_{k,x}(n) = \binom{k}{n} x^n (1-x)^k$$

Notez que  $p(0)$  est donné par

$$p_{k,x}(0) = (1-x)^k$$

On définit alors une version tronquée ( $n=0$  n'est pas observable)

$$p'_{k,x}(n) = \frac{1}{1-(1-x)^k} \times \binom{k}{n} x^n (1-x)^k, \forall n > 0$$

## La limite $k \rightarrow 0$

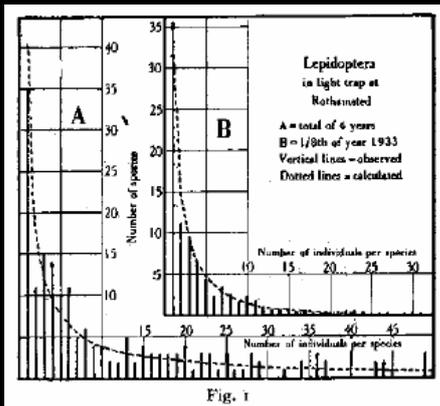
Fisher propose finalement un modèle à 1 paramètre tel que  $k \rightarrow 0$

$$\pi_x(n) = \lim_{k \rightarrow 0} p'_{k,x}(n) = \gamma \frac{x^n}{n}, \quad \sum_r \pi_x(n) = -\gamma \ln(1-x) = 1$$

Ce modèle est alors relié au nombre d'espèces possédant  $n$  individus  $\Phi_n$

$$\Phi_n = S \pi_x(n) = S \gamma \frac{x^n}{n} \equiv \alpha \frac{x^n}{n}$$

$$S = \sum_{n=1}^{\infty} \Phi_n = -\alpha \ln(1-x) \quad N = \sum_{n=1}^{\infty} n \Phi_n = \frac{\alpha x}{1-x}$$



## Un modèle dynamique stochastique

- $P_{n,k}$  est la probabilité que l'espèce  $k$  possède  $n$  individus:

$$\sum_{n=1}^{\infty} P_{n,k} = 1$$

- La distribution d'abondance d'espèces  $\Phi_n$  (nombre d'espèces avec exactement  $n$  individus) est égale à

$$\Phi_n = \sum_{k=1}^S P_{n,k}$$

## Formalisme

$P_{n,k}$  = proba. qu'une espèce  $k$  contienne  $n$  individus ( $n > 0$ ) :

$$\frac{dP_{n,k}}{dt} = d_{n+1,k} P_{n+1,k} + b_{n-1,k} P_{n-1,k} - (d_{n,k} + b_{n,k}) P_{n,k}$$

$d_{n,k}$  = proba. qu'une espèce  $k$  contenant  $n$  individus **perde un individu**  
 $b_{n,k}$  = proba. qu'une espèce  $k$  contenant  $n$  individus **gagne un individu**

Processus de Markov

$$\Phi_n = \sum_{k=1}^S P_{n,k} = \sum_{k=1}^S \left( P_{0,k} \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_{i,k}}{d_{i+1,k}} \right)$$

## Neutralité

$$\Phi_n = \sum_{k=1}^S P_{n,k} = \sum_{k=1}^S \left( P_{0,k} \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_{i,k}}{d_{i+1,k}} \right)$$

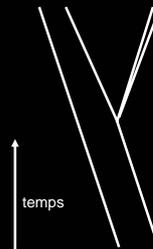
**Hypothèse neutre** : les paramètres démographiques  $b_{i,k}$  et  $d_{i,k}$  **ne dépendent pas de  $k$**  :

$$\Phi_n = S P_0 \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_i}{d_{i+1}}$$

## Neutralité : Des cas particuliers

1. Une communauté écologique neutre infinie avec spéciation
2. Une communauté écologique neutre finie avec spéciation
3. Un échantillon d'une communauté écologique neutre finie (large) avec spéciation

## Spéciation



- **Définition** : divergence d'une lignée évolutive en deux
- Un problème complexe
- Ici, nous supposons que la spéciation est ponctuelle et **immédiate** (cas de la polyploïdisation chez les plantes)

## Communauté infinie avec spéciation

$$b_n = b.n, \quad d_n = d.n, \quad b_0 = v$$

$v$  = taux de 'spéciation' = proba qu'une espèce passe de 0 à 1 individu

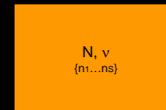
Pas de limite à l'abondance des espèces

$$\Phi_n = SP_0 \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_i}{d_{i+1}} \rightarrow \Phi_n = \frac{SP_0 v (b/d)^n}{b^n} \equiv \alpha \frac{x^n}{n}$$

$$\alpha = \frac{SP_0 v}{b} \quad x = b/d$$

## Une communauté finie fermée avec spéciation

Taille de la communauté:  
N individus



$$\Phi_n = SP_0 \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_i}{d_{i+1}} \rightarrow \Phi_n = \frac{\theta (N+1-n)_n}{n (N+\theta-n)_n}, \quad \theta = \frac{(N-1)v}{1-v}$$

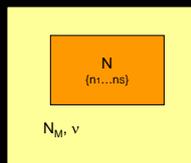
Notation

$$(x)_y = \frac{\Gamma(x+y)}{\Gamma(x)}, \quad \Gamma(n) = 1 \times 2 \times \dots \times (n-1)$$

Moran (1958)

## Un échantillon dans une communauté large

Taille du « réservoir régional d'espèces »:  $N_M$  individus ( $N_M \gg N$ )



$$\Phi_n = SP_0 \prod_{i=0}^{n-1} \frac{b_i}{d_{i+1}} \rightarrow \Phi_n = \frac{\theta (N+1-n)_n}{n (N+\theta-n)_n}, \quad \theta = \frac{(N_M-1)v}{1-v}$$

$\theta$  = « nombre fondamental de la biodiversité » (Hubbell 2001)

Watterson (1974)

## Formule d'échantillonnage de Ewens

$$P(\{\Phi_1, \dots, \Phi_N\} | \theta) = \frac{N!}{\prod_{i=1}^N (i^{\Phi_i} \Phi_i!)} \frac{\theta^{\sum \Phi_i}}{(\theta)_N}$$

$$= \frac{N!}{\prod_{i=1}^S n_i! \prod_{j=1}^N \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(\theta)_N}$$

N taille finie, S espèces

$n_i$  = nombre d'individus de l'espèce i

$\Phi_j$  = nombre d'espèces avec j individus

$$L(\theta | \{n_1, \dots, n_S\}) = C \frac{\theta^S}{(\theta + N - 1)(\theta + N - 2) \dots (\theta + 1)\theta}$$

$$\ln(L(\theta | \{n_1, \dots, n_S\})) = \ln(C) + S \ln(\theta) - \sum_{i=0}^{N-1} \ln(\theta + i)$$

$$\frac{dL(\theta)}{d\theta} = 0 \Rightarrow \frac{S}{\theta} = \sum_{i=0}^{N-1} \frac{1}{\theta + i}$$

Ewens (1972)

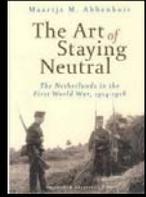
## Spéciation versus immigration

- Dans ce modèle il y a deux forces opposées:
  - La dérive démographique qui tend à éroder la diversité
  - Un autre « mécanisme » qui permet le maintien de la diversité.
- Nous avons supposé que ce mécanisme est la 'spéciation' (ou en tout cas une forme simple)
- Mais tout le raisonnement reste valide en supposant que le mécanisme est l'immigration (un individu appartenant à une espèce différente s'installe sur le site)



## Point d'étape sur les théories neutres

- Un modèle neutre de taille infinie est équivalent au modèle statistique de Fisher (1943)
- Pour un modèle neutre de taille finie où spéciation et extinction locale sont en équilibre (un paramètre  $\theta$ ), il existe une fonction de vraisemblance exacte (formule de Ewens)
- Pour un modèle neutre de taille finie où immigration et extinction sont en équilibre (un paramètre  $m$ ), on peut calculer l'indice de Simpson (1-F)



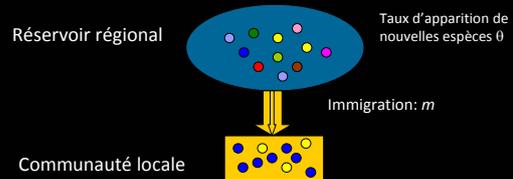
## Modèle neutre de la biodiversité de Hubbell



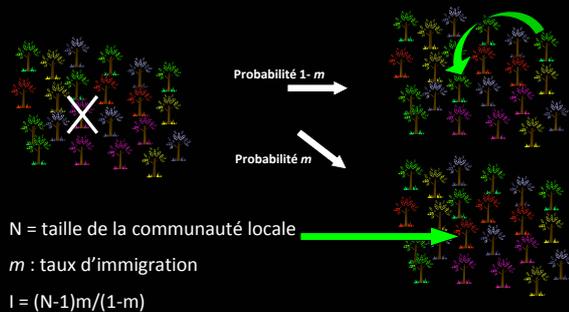
Steve Hubbell

## Modèle neutre de la biodiversité

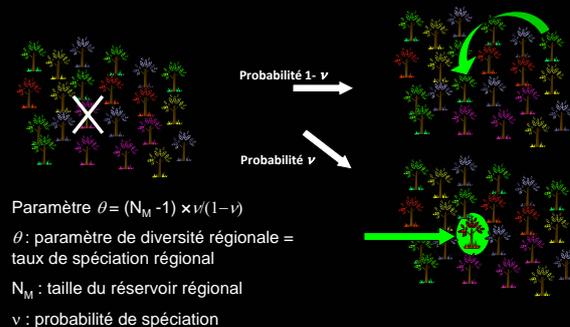
Hypothèse : équivalence des espèces  
Seulement 2 paramètres



## Dynamique locale



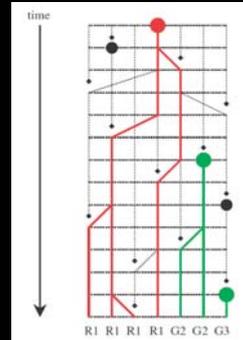
## Dynamique régionale



## Immigration parfaite

Cas  $m=1$  ( $l \rightarrow \infty$ ) : on retombe sur le cas du modèle de Ewens

## Distribution des abondances du modèle de Hubbell



## Distribution : cas général

$$P(\{\Phi_1, \dots, \Phi_N\} | \theta, I) = \frac{N!}{\prod_{j=1}^N (j)^{\Phi_j} \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(I)_N} \sum_{A=S}^N K(\{n_1, \dots, n_S\}, A) \frac{I^A}{(\theta)_A}$$

$$K(\{n_1, \dots, n_S\}, A) = \sum_{\{a_1, \dots, a_S; \sum_{i=1}^S a_i = A\}} \prod_{i=1}^S \frac{s(n_i, a_i) s(a_i, 1)}{s(n_i, 1)}$$

$$\theta = \frac{(N_M - 1)v}{1 - v}, \quad I = \frac{(N - 1)m}{1 - m}$$

Notation

$s(x, y)$  = valeur absolue du nombre de Stirling du premier ordre :

$$(x)_y = \sum_{i=1}^y s(y, i) x^i$$

Etienne Ecol. Lett. 2005

## Application à la diversité des arbres dans une forêt tropicale



Barro Colorado Island, Panama

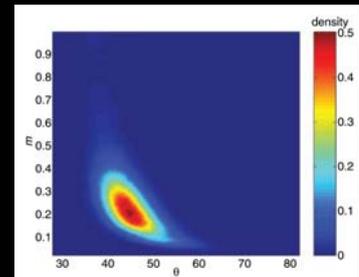
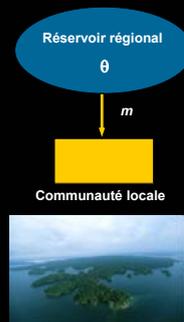


Steve Hubbell & Robin Foster

50 ha (0.5 km<sup>2</sup>)  
240,000 arbres identifiés  
Remesurés tous les 5 ans



## Inférence des paramètres pour les arbres d'une forêt tropicale



Barro Colorado Island, Panama

## Comparaison inter-sites et inter-modèles

Table 1. Comparison of species-abundance models

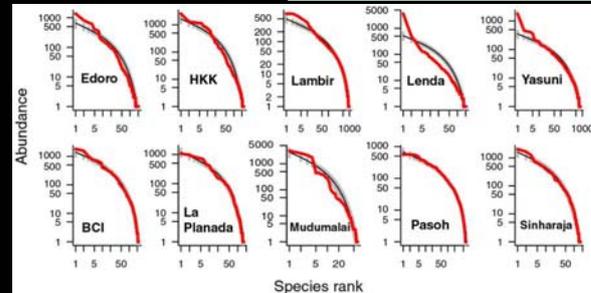
Site	S	J	e <sup>l</sup>	m	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	Model ranking	w <sub>2</sub>	w <sub>3</sub>
BCI	225	21457	47.7	0.093	-308.7	-315.0	-318.8	1 > 2 > 3	0.0018	0.0001
Yasuni	821	17546	204.2	0.429	-297.2	-303.6	-307.6	1 > 2 > 3	0.0017	0.0001
Pasoh	678	26554	190.9	0.093	-359.4	-365.3	-392.5	1 > 2 > 3	0.0027	0.0000
Korup	308	24591	52.7	0.547	-317.0	-323.1	-318.7	1 = 3 > 2	0.0022	0.3318
Lambir	1004	33175	285.6	0.115	-386.4	-391.2	-437.9	1 > 2 > 3	0.0090	0.0000
Sinharaja	167	16936	436.8	0.0019	-252.9	-258.5	-253.8	1 = 3 > 2	0.0037	0.2928

The performance of three species-abundance models are compared in six large tropical forest dynamic plots containing J sampled individuals and S species. Parameters # and m are the maximum-likelihood estimates in model 1. L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub> and L<sub>3</sub> represent the maximum log-likelihood values for the respective models. Model ranking was based on the Akaike weights, w<sub>i</sub>, the probability that model i is more likely than the model with the lowest AIC<sup>1</sup>.

**Methods.** Model 1 is the neutral model with dispersal limitation of ref. 4, model 2 is the density-dependence model of ref. 3, model 3 is the model 1 but with no dispersal limitation (ref. 4). In models 1 and 3, likelihoods are calculated based on ref. 6. In model 2, likelihoods are calculated based on ref. 5 (see ref. 3). The AIC is defined as 2(p - L) where p is the number of parameters (p = 2 in models 1 and 2, and p = 1 in model 3). The Akaike weights were computed by w<sub>i</sub> = exp(-Δ<sub>i</sub>/2) / (∑ exp(-Δ<sub>i</sub>/2)), where Δ<sub>i</sub> is the difference of AIC between model i and the model with the lowest AIC.

Chave et al (2006)

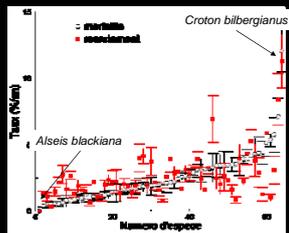
## Autre test pour plusieurs sites



Jabot & Chave Am Nat (2011)

## Hypothèse de neutralité: est-ce réaliste?

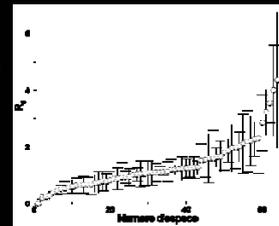
- Equivalence = « tous les individus d'une communauté ont les mêmes chances de reproduction et de mortalité »
- (au moins à Barro Colorado) c'est faux:
  - tests t sur les taux de recrutement et de mortalité des 63 espèces les plus abondantes entre 1990 et 1995: seulement 26 espèces sont « neutres » durant cette période.



Chave (2004)

## Hypothèse de neutralité: est-ce réaliste?

- "According to the neutral theory, mostly what mechanisms remain once per capita relative fitness are equalized, are processes of ecological drift" (p 327)
- "Fitness equivalence" = « toutes les espèces d'une communauté ont succès de reproduction »
- (au moins à Barro Colorado) ça marche:
  - tests t sur les R<sub>0</sub> des 63 espèces les plus abondantes entre 1990 et 1995: 54 espèces sont « neutres » durant cette période.



Chave (2004)

## Abondance régionale connue

Supposons que l'on connaît l'abondance relative des espèces dans le réservoir régional d'espèces {x<sub>1</sub>, ..., x<sub>S</sub>} :

$$P(\{n_1, \dots, n_S\} | \{x_1, \dots, x_S\}, I) = \frac{N!}{\prod_{j=1}^S n_j!} \prod_{j=1}^S (I x_j)^{n_j} (I_N)^{-N}$$

Si on a K sites d'échantillonnage:

$$P(\{n_1, \dots, n_K\} | \mathbf{x}, I) = \prod_{i=1}^K \left[ \frac{N_i!}{\prod_{j=1}^S n_{ij}!} \prod_{j=1}^S (I_j x_j)^{n_{ij}} (I_i)^{-N_i} \right]$$

Jabot et al. (2008)

## Interprétation du modèle

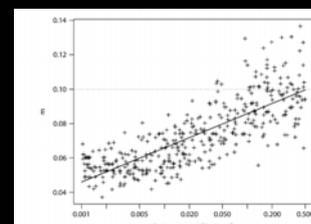
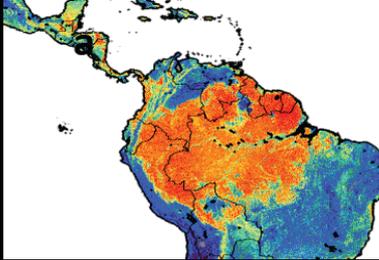


Figure 5. Influence of environmental filtering on the value of m in a simulated non-neutral metacommunity. The dotted line represents the value of the dispersal limitation used in the simulation. By definition (Methods), environmental filtering is more intense for lower values of  $\ell$ , and reaches zero as  $\ell \rightarrow 0.5$ .

Le paramètre m (ou I) varie d'un site à l'autre. Il peut être interprété comme un paramètre de filtrage environnemental

## Test régional de la théorie de Hubbell



## Question comment la diversité varie-t-elle spatialement ?

Theoretical Population Biology 62, 153–168 (2002)  
doi:10.1006/tpbi.2002.1597

TPB

### A Spatially Explicit Neutral Model of $\beta$ -Diversity in Tropical Forests

Jérôme Chave<sup>1</sup>

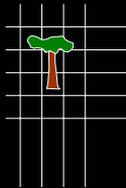
Laboratoire d'Ecologie Terrestre, CNRS UMR 5552, 13, Avenue du Colonel Roche, F-31029, Toulouse, Cedex 4, France; and  
Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544-1003

and

Egbert G. Leigh Jr.

Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, Republic of Panama

## Modèle neutre spatialisé



- (1) Soient N sites et S espèces.
- (2) Un site se vide (chute d'arbre)
- (3) Les arbres des sites voisins dispersent des graines sur ce site
- (4) Des espèces viennent de l'extérieur à un taux  $\nu$  fixe : taux de « spéciation/immigration »

Les arbres ont tous la même fécondité  
Toutes les graines ont la même chance de conquérir le site

Cf Durrett et Levin (1996), Chave (2001)

## Similarité entre parcelles

Similarité entre parcelle A et parcelle B : probabilité que deux arbres pris dans les deux parcelles appartiennent à la même espèce

$$F(A, B) = \sum_i p_i(A) p_i(B)$$

Où  $p_i$  est l'abondance relative de l'espèce  $i$

Dans le modèle spatialisé, on suppose une dispersion Gaussienne des graines (variance  $\sigma$ ), et mutation  $\nu$ . Ainsi, la similarité dépend de la distance géographique

## Equation vérifiée par F

$$\frac{\partial F(\mathbf{x}, t)}{\partial t} = -2F(\mathbf{x}, t) + 2(1-\nu) \left[ \int P(\mathbf{u}) F(\mathbf{x}-\mathbf{u}, t) d\mathbf{u} + \frac{1-F(\mathbf{0}, t)}{\rho} P(\mathbf{x}) \right]$$

$\mathbf{x}$  = position dans l'espace (2D)  
 $P(\mathbf{x})$  = probabilité de disperser à une distance  $\|\mathbf{x}\|$  de l'origine  
 $\rho$  = densité des individus

A l'équilibre, et en supposant que P est une fonction Gaussienne de variance  $\sigma^2$

$$F(\mathbf{x}) = \frac{(1-\nu)\sigma^2}{2\nu} \Delta F(\mathbf{x})$$

Où  $\Delta$  est le Laplacien

## Formule approximée

$$F(r) = \left( \frac{2}{2\rho\pi\sigma^2 + \ln\left(\frac{1}{\nu}\right)} \right) K_0 \left( \frac{r\sqrt{2\rho}}{\sigma} \right) \quad r > \sigma$$

$$F(r) = \left( \frac{1}{2\rho\pi\sigma^2 + \ln\left(\frac{1}{\nu}\right)} \right) \left( \ln\left(\frac{1}{\nu}\right) - \frac{r^2\rho^2}{12\sigma^2} \right) \quad r < \sigma$$

## Note sur le mode de dispersion des graines

- Ce modèle est asymptotiquement valide tant que la distribution possède un premier et un second moments.
- Par contre pour des distributions de dispersion type Lévy, le modèle n'est plus valide
- Cependant, une autre formule limite peut être démontrée (Chave & Leigh 2002)
- Exemple : distribution de Cauchy bidimensionnelle  
 $\Rightarrow F(r) \sim 1/r$

## Test biogéographique de la théorie neutre

### Beta-Diversity in Tropical Forest Trees

Richard Condit,<sup>1</sup> Nigel Pitman,<sup>2</sup> Egbert G. Leigh Jr.,<sup>1</sup> Jérôme Chave,<sup>3</sup> John Terborgh,<sup>4</sup> Robin S. Foster,<sup>5</sup> Perry Nisbet V.,<sup>3</sup> Salamin Aguilan,<sup>6</sup> Renato Valencia,<sup>6</sup> Gerky Villeda,<sup>6</sup> Helene Muller-Landau,<sup>7</sup> Elizabeth Love,<sup>8</sup> Stephen P. Hubbell<sup>9</sup>

