

Organisation des assemblages d'espèces dans les guildes écologiques

Olivier Hardy (Université Libre de Bruxelles; ohardy@ulb.ac.be)

-> background: génétique des populations
intérêt pour l'écologie des communautés car analogie des mécanismes

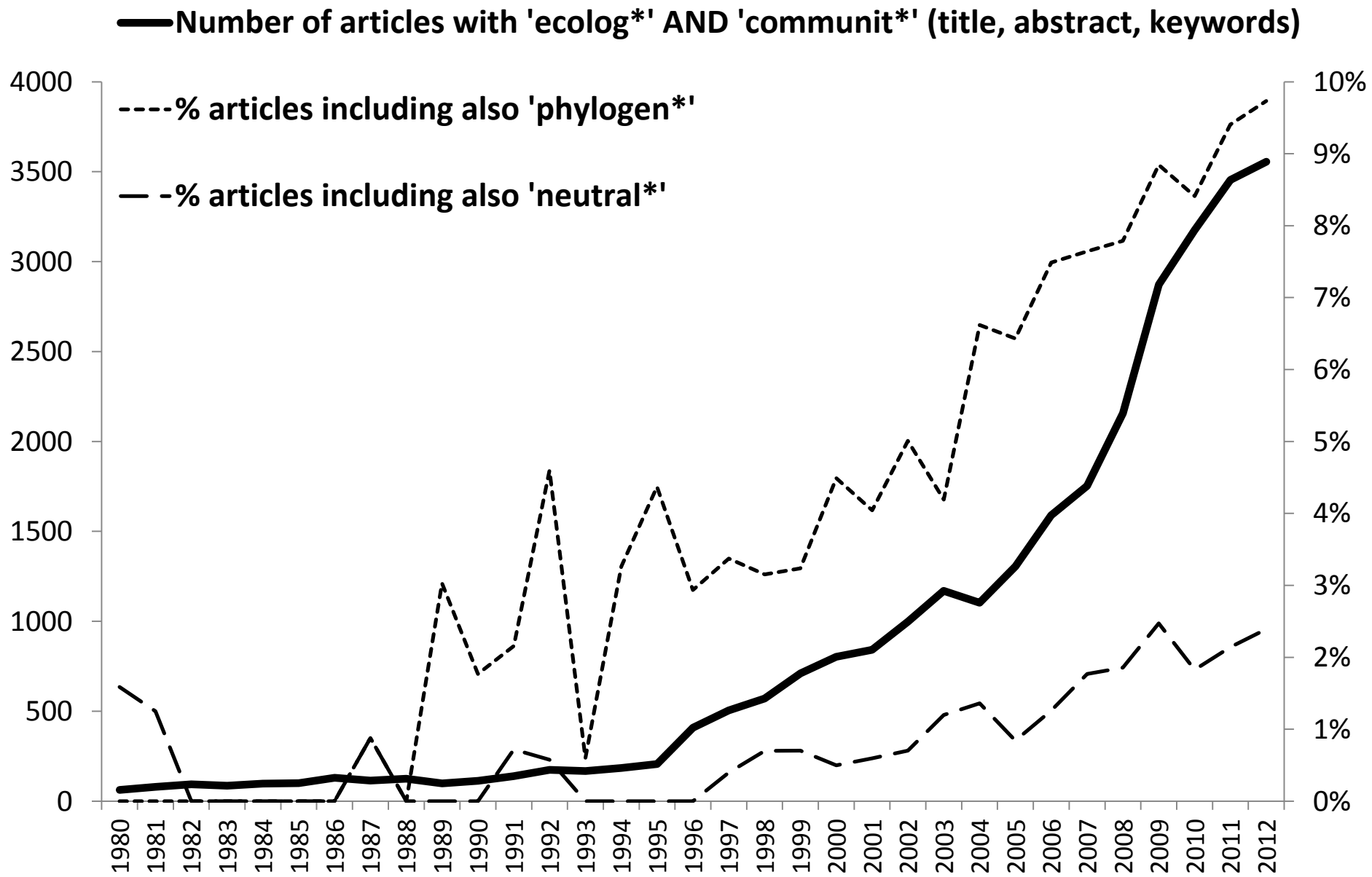
Plan:

Organisation des communautés: visions d'hier et d'aujourd'hui
Introduction au modèle neutre de Hubbell

Organisation spatiale des communautés en condition "quasi"-neutre

Divergence phylogénétique/fonctionnelle et assemblage d'espèces

Test de structure phylogénétique/fonctionnelle – problèmes des modèles nuls



Données tirées de la base de données Scopus pour le sous-ensemble de >4300 revues scientifiques classées dans « Life Sciences ».

Parallélisme des processus de structuration au sein des populations (diversité génétique) et des communautés (diversité spécifique)

Génétique des populations

→ distribution des allèles
au sein d'une espèce

Processus

- mutation
- dispersion (migration)
- dérive génétique

- sélection

modèles
neutralistes

Ecologie des communautés

→ distribution des espèces
au sein d'une communauté

Processus

- spéciation
- dispersion (migration)
- dérive écologique (démographique)

- **adaptation / interactions écol.**

Communautés végétales : visions d'hier et d'aujourd'hui

Quels processus organisent les communautés végétales?

Facteurs déterministes

-> vision « classique »

Facteurs stochastiques

-> modèles neutralistes

Intégration écologie – évolution – biogéographie

-> structure phylogénétique des communautés

Quels facteurs organisent les communautés végétales?

Vision classique : les espèces se distribuent en fonction des gradients environnementaux

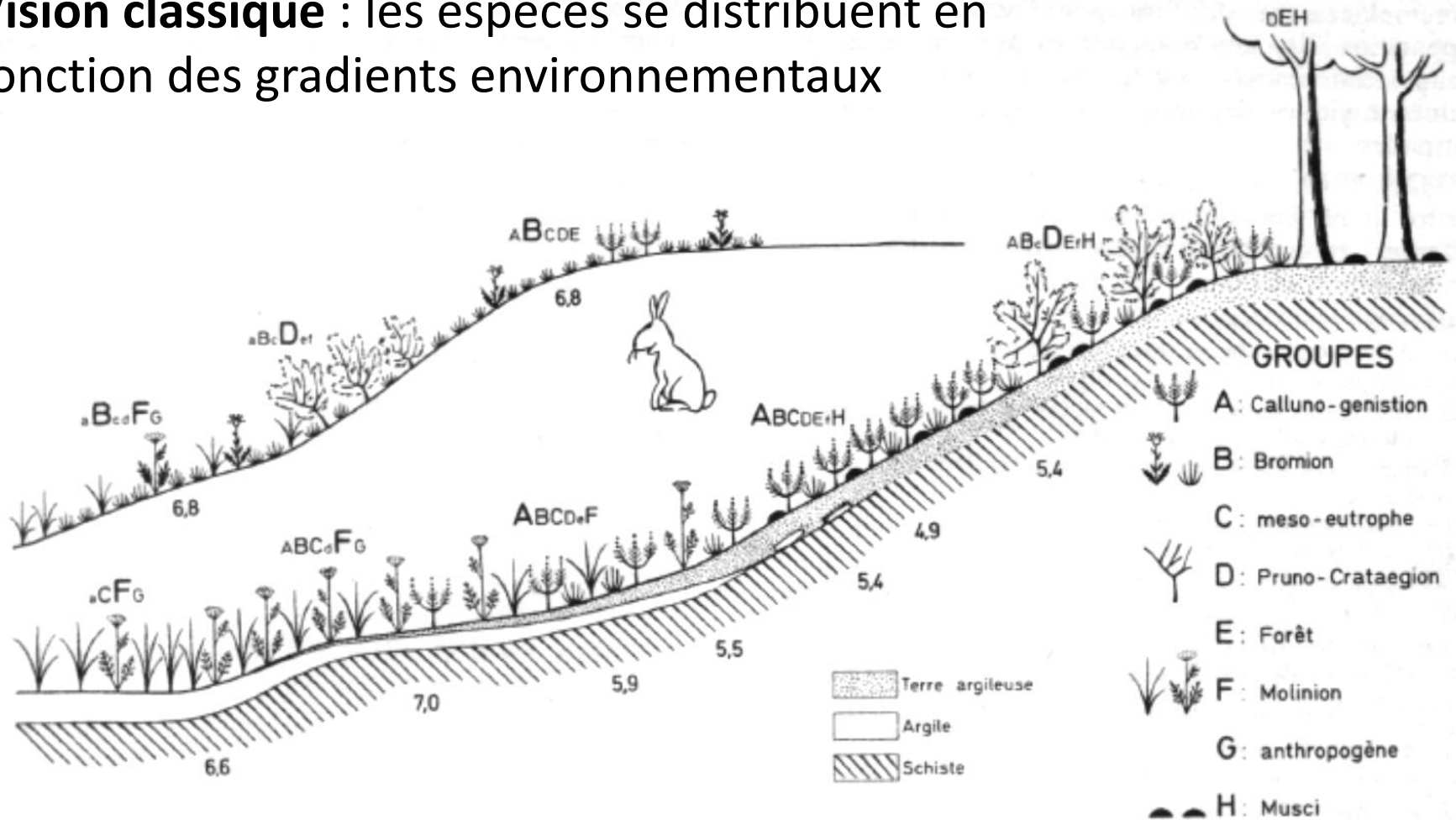
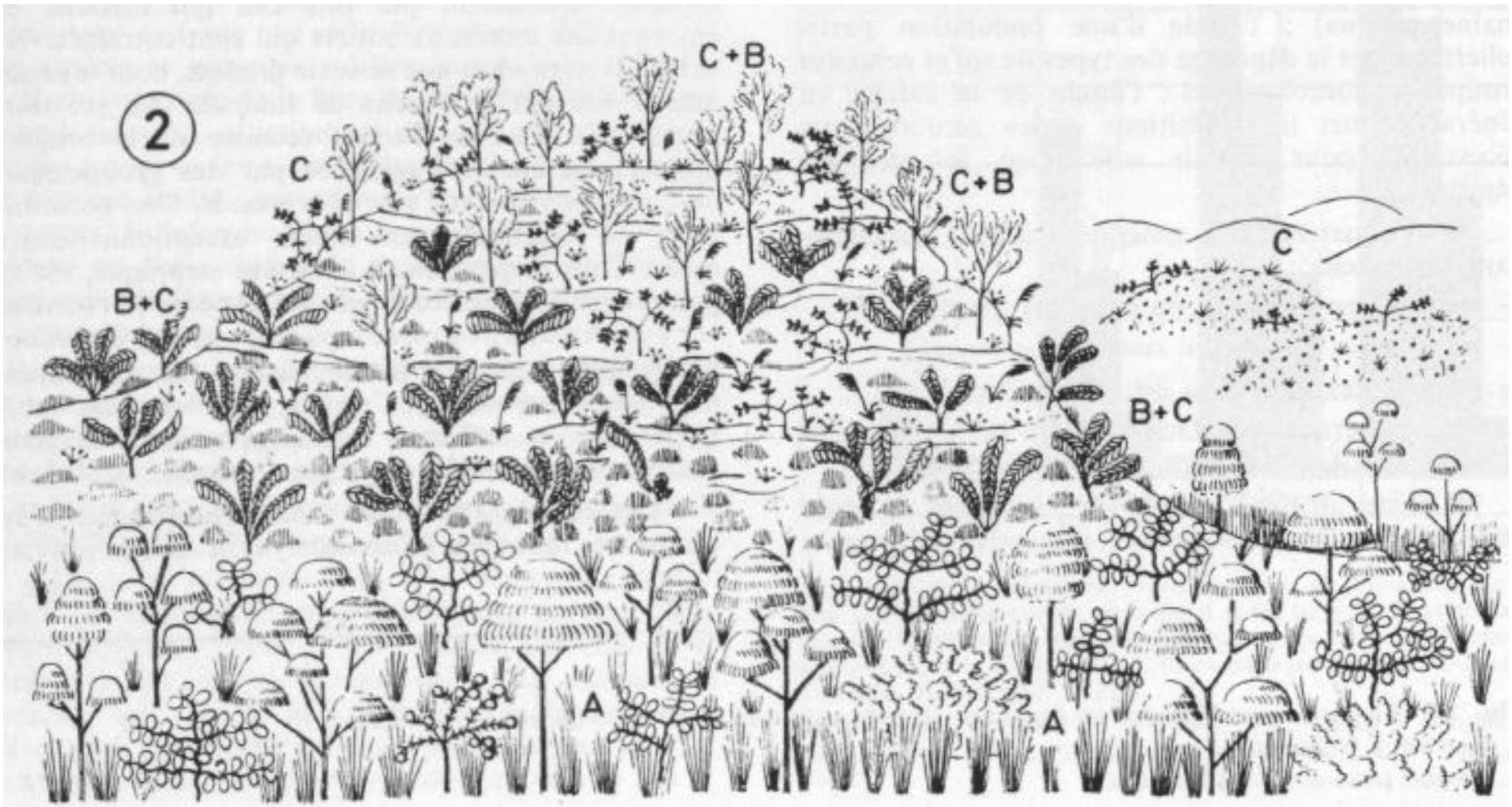


Fig. 3.4 Représentation schématique d'un paysage de Famenne (Belgique) montrant l'enchevêtrement des groupes socio-écologiques et la constitution par ceux-ci des groupements végétaux. La composition de ces groupements est représentée par une formule, où l'importance de chacun des groupes est indiquée par la grandeur et la grosseur du caractère qui le représente. Les chiffres indiquent les valeurs du pH (d'après Duvigneaud, 1946).

Paysage du Bas-Congo – catena des Makanga (Duvigneaud 1953)



A, B, C = groupes socioécologiques distribués selon l'hétérogénéité des conditions du sol

Fondements théoriques de la vision « classique »:

Gause (1934) :

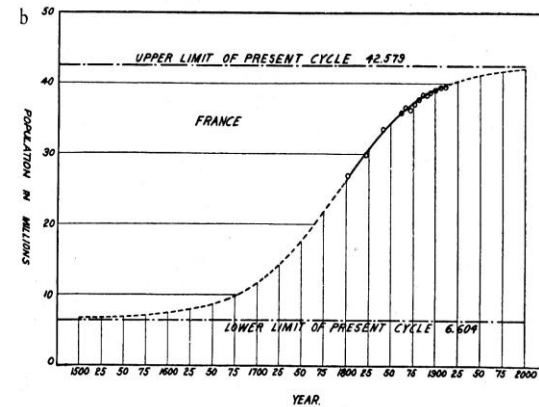
- Les populations de deux espèces ayant des exigences écologiques identiques ne peuvent coexister indéfiniment dans un milieu stable et homogène.
- Ce principe revient à dire que deux espèces ne peuvent partager la même niche écologique (ensemble des exigences écologiques).
- Corollaire : si deux espèces écologiquement semblables coexistent, c'est qu'elles ont nécessairement réalisé une différenciation de niches.

Importance de :

- **Exclusion compétitive**
- **Différenciation de niche**
- **Filtrage environnemental**

Croissance d'une population limitée par compétition intra-spécifique et capacité de charge (K)

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$



Si compétition inter-spécifique (Lotka, Volterra)

$$\frac{du}{dt} = au(t) \left(1 - \frac{u(t)}{u_{\max}} - bv(t) \right)$$

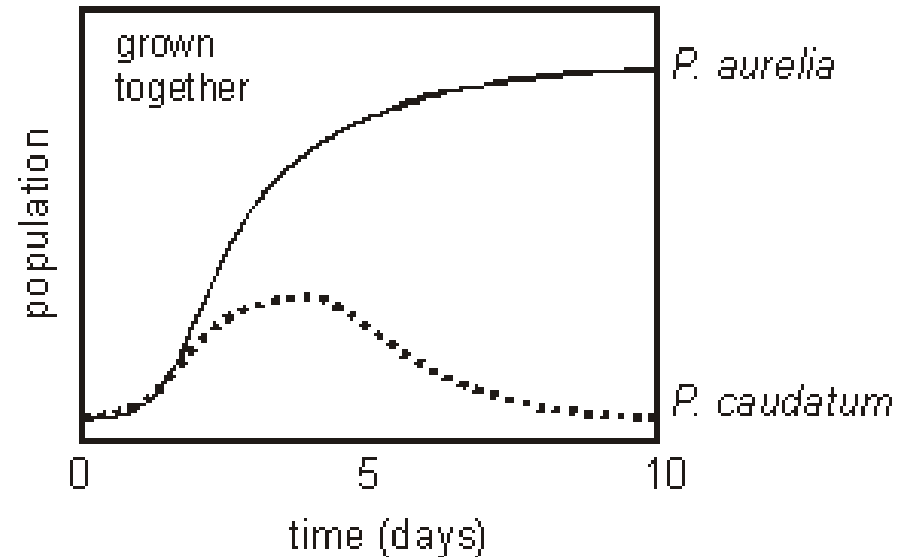
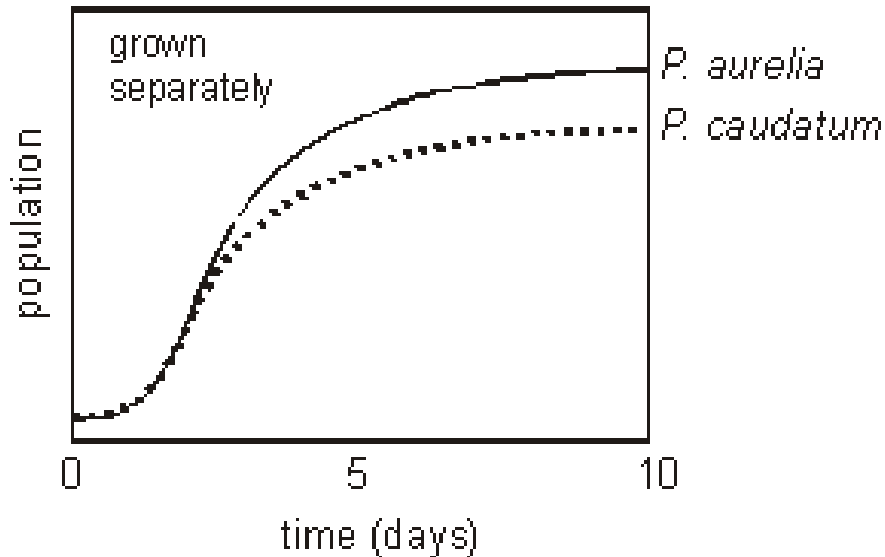
$$\frac{dv}{dt} = cv(t) \left(1 - \frac{v(t)}{v_{\max}} - du(t) \right)$$

Principe d'exclusion compétitive : si deux espèces sont en compétition pour une même ressource, l'une finit par exclure l'autre



1910-1986

GF **Gause** expériences avec des espèces de paramécies
=> test direct des prédictions du modèle de Lotka-Volterra

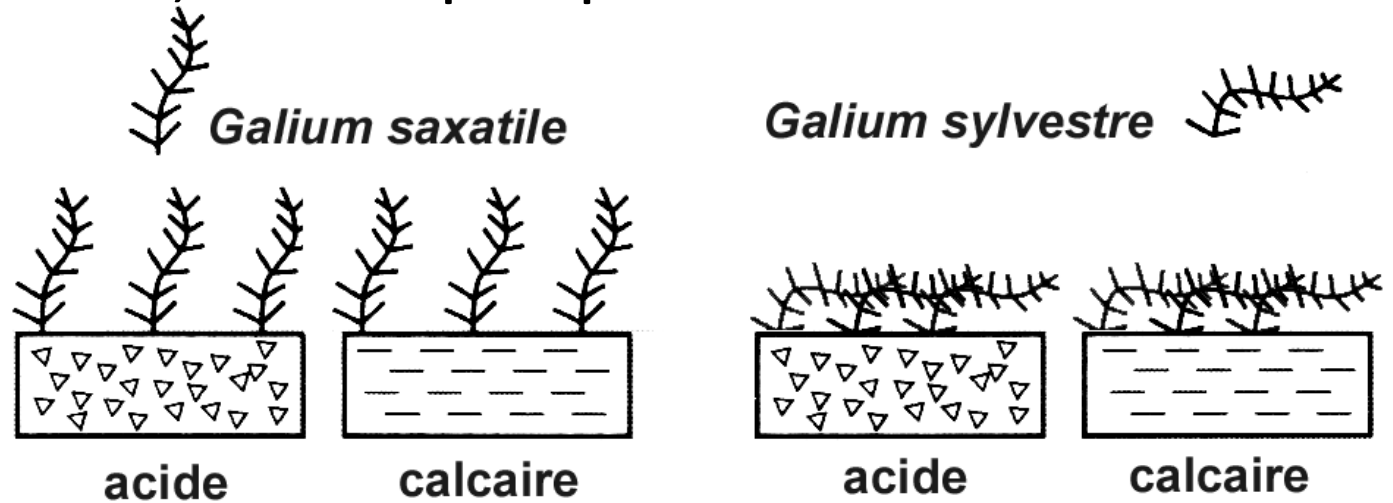


Compétition + différents habitats

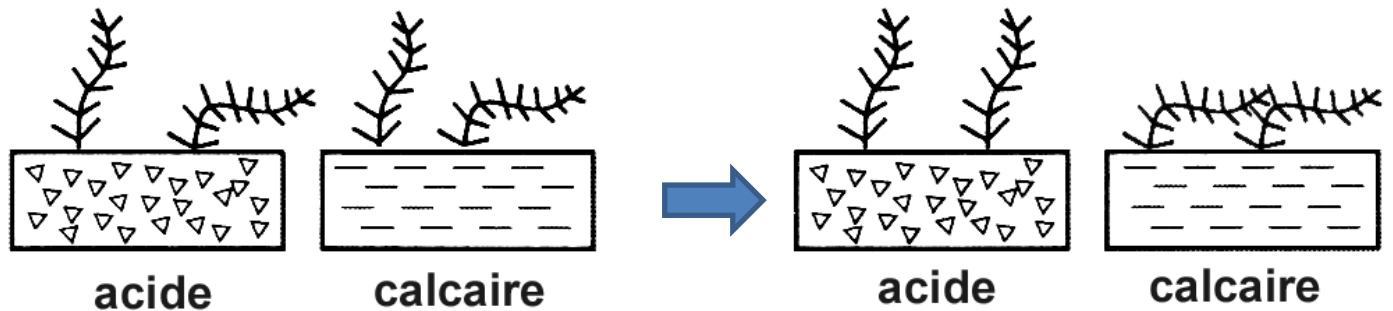


« gaillet » Rubiaceae

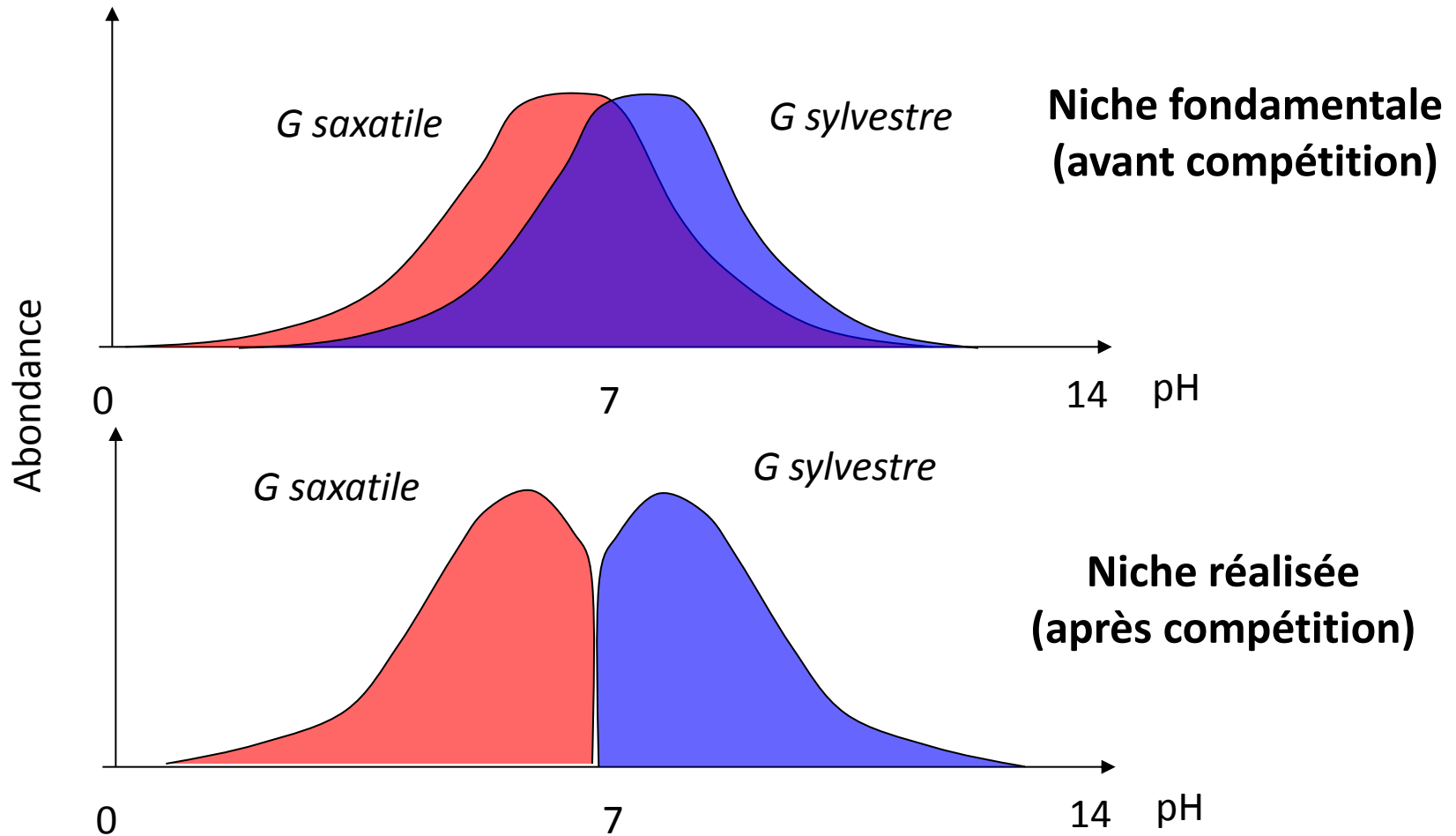
Prises seuls, les deux espèces poussent sur sol calcaire et sur sol acide



En compétition, *G saxatile* exclut *G sylvestre* sur sol acide, *G sylvestre* exclut *G saxatile* sur sol calcaire

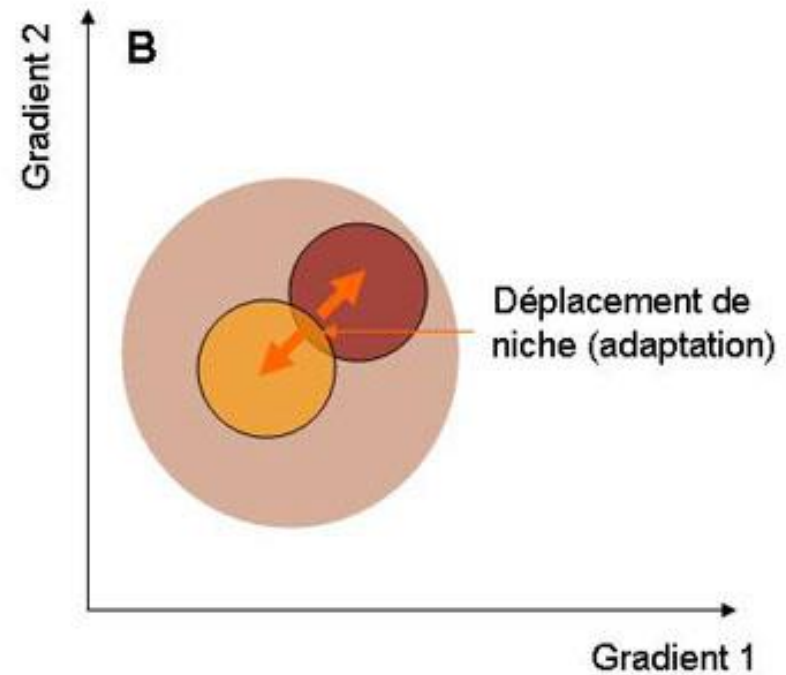
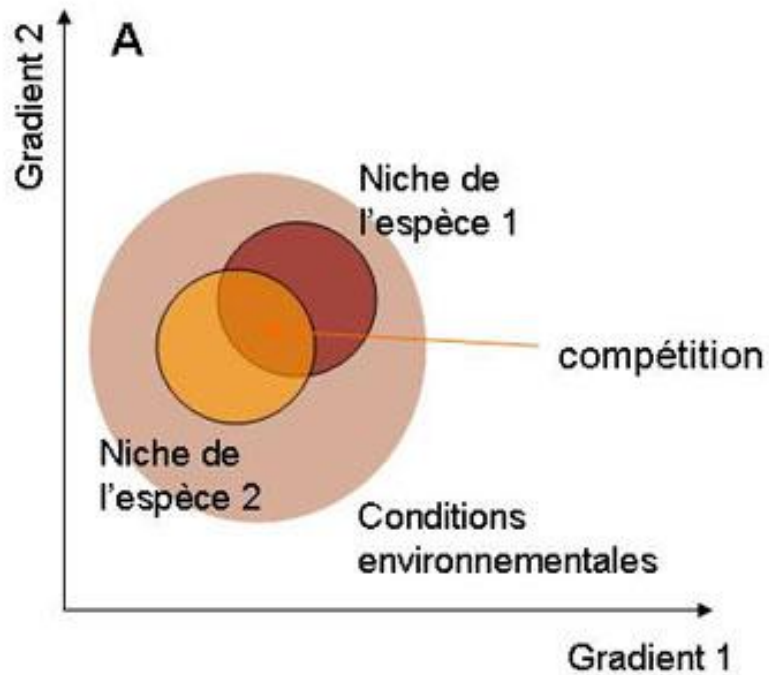


Compétition et niches

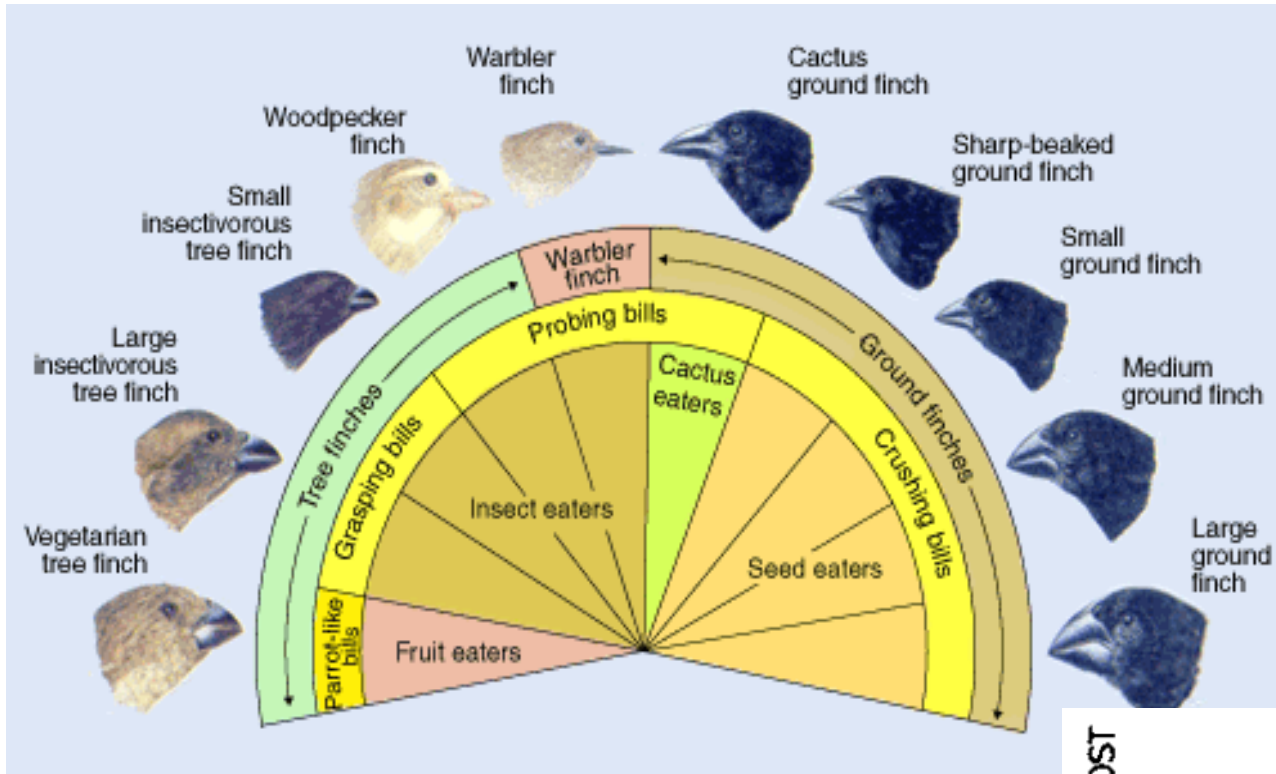


Deux espèces avec des niches similaires ont tendance à modifier leur niche (**déplacement de caractère**), ou S'exclure compétitivement (**non co-occurrence**)

Compétition et niches

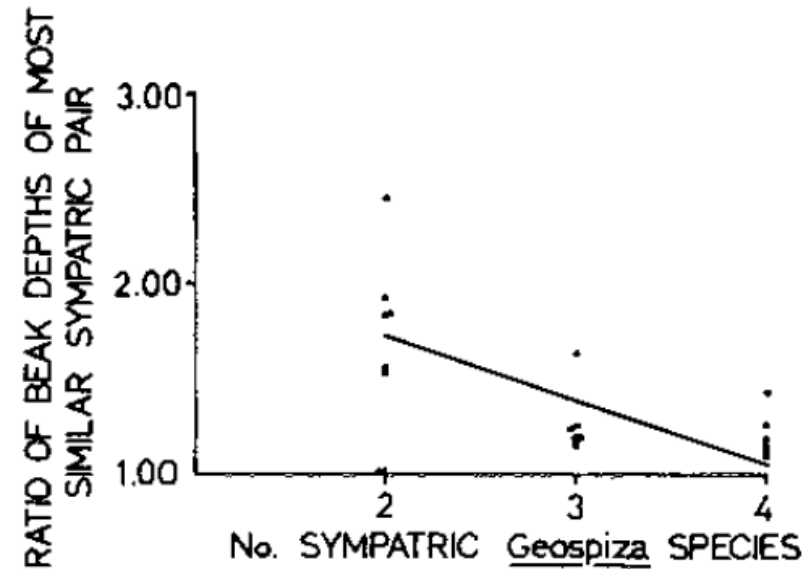


Similarité limitée : test sur les pinsons de Darwin



Si la compétition joue un rôle important, alors dans les îles avec seulement deux espèces sympatriques de *Geospiza* ces espèces devraient avoir des tailles de bec très dissimilaires

Abbott et al. Ecol Monogr (1977)



Fondements théoriques de la vision « classique »:

Gause (1934) :

- Les populations de deux espèces ayant des exigences écologiques identiques ne peuvent coexister indéfiniment dans un milieu stable et homogène.
- Ce principe revient à dire que deux espèces ne peuvent partager la même niche écologique (ensemble des exigences écologiques).
- Corollaire : si deux espèces écologiquement semblables coexistent, c'est qu'elles ont nécessairement réalisé une différenciation de niches => similarité limitée.

Importance de :

- **Exclusion compétitive**
- **Différenciation de niche**
- **Filtrage environnemental**

⇒ **Paradoxe de la biodiversité:**

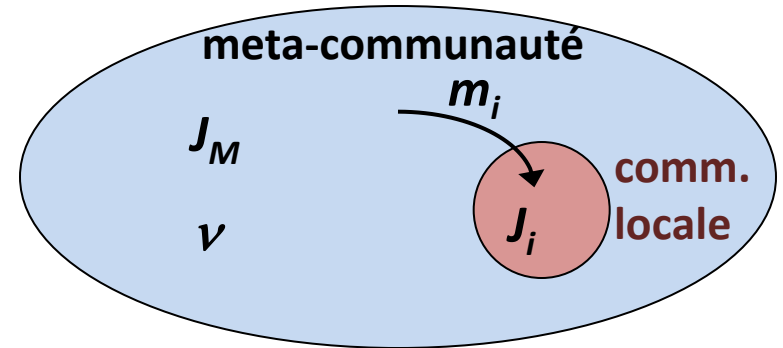
Comment peut-il y avoir autant d'espèces en compétition dans certaines communautés (guilde écologique) : c. 100 espèces d'arbres sur 1 ha de forêt tropicale ?
Dimensionnalité de la niche ???

Modèle de communauté neutre de Hubbell (2001)

postulat: toutes les espèces se comportent de la même manière (même niche)

The Unified Neutral Theory of
BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY

STEPHEN P. HUBBELL



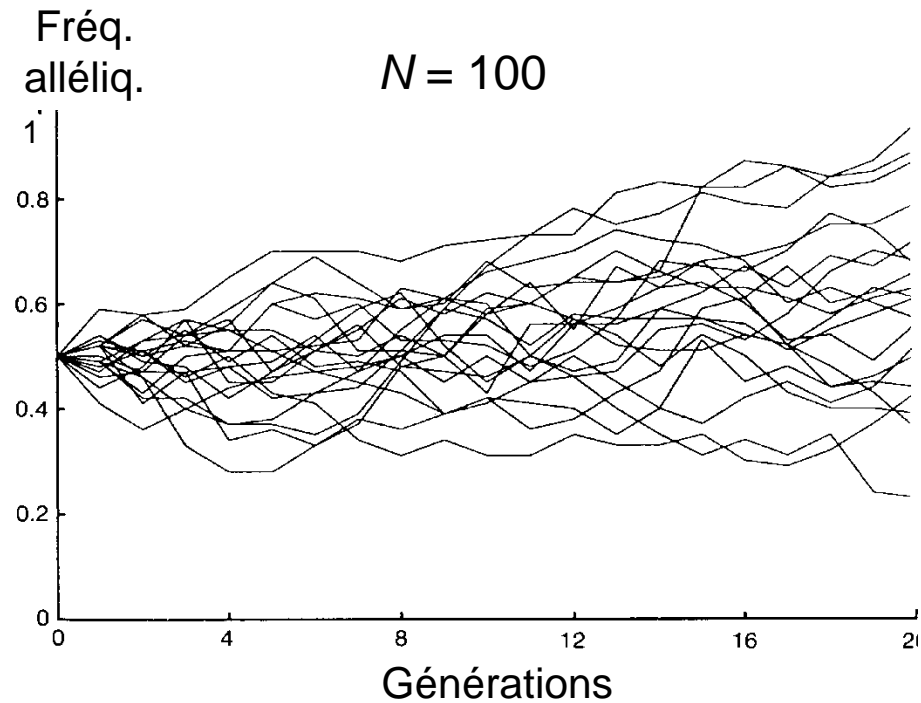
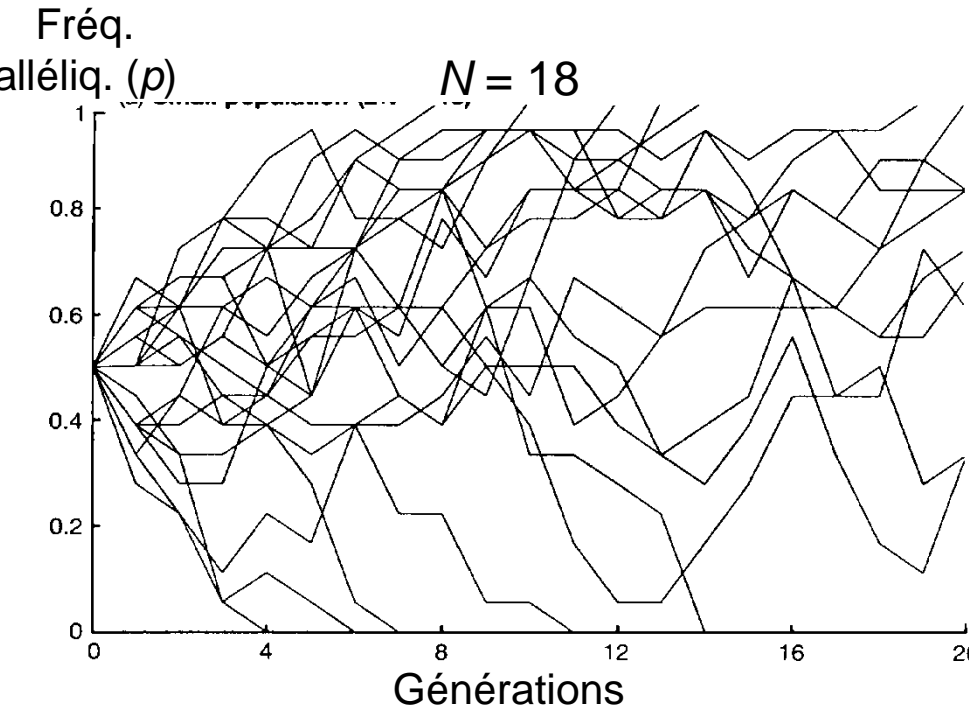
⇒ La diversité dans la meta-communauté régulée par

- taux de spéciation (ν)
- dérive démographique globale (# individus dans la méta-communauté, J_M)

⇒ La diversité dans la communauté locale régulée par

- taux de migration dans la communauté locale, m_i
- dérive démographique locale (# individus dans la communauté locale, J_i)

Influence de la **taille de la population** sur dérive génétique



Règle de transition → **loi binomiale:**

Prob(i allèles A à la génération suivante):

$$P(i) = \left(\frac{N!}{i!(N-i)!} \right) p^i (1-p)^{N-i}$$

Variance de p

haploïde →

$$\text{Var}(p_{t+1} | p_t) = p_t(1-p_t) / N$$

diploïde →

$$\text{Var}(p_{t+1} | p_t) = p_t(1-p_t) / 2N$$

Si $N \searrow$ ⇒

Fluctuations aléatoires plus importantes

⇒

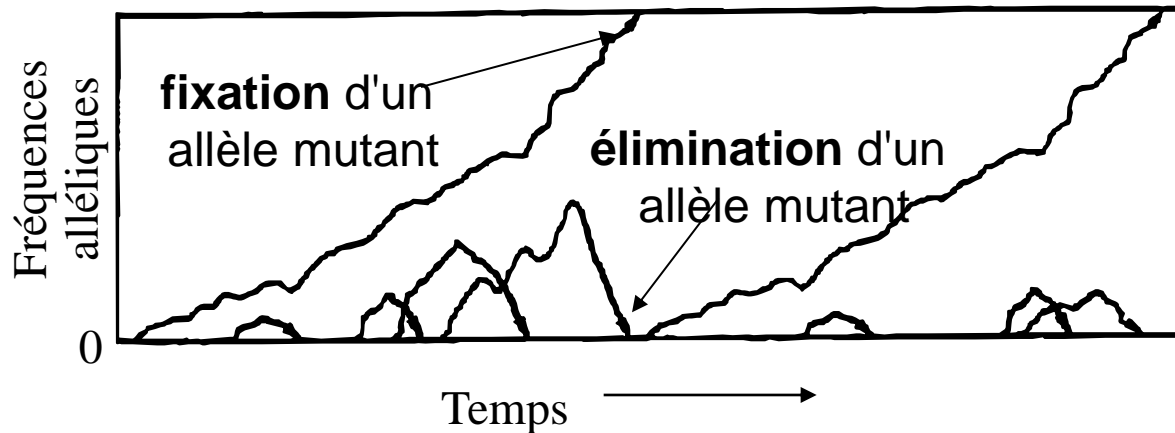
Temps de fixation/élimination plus court

Equilibre mutation - dérive



Apparition de nouveaux allèles
(taux par génération : μ)

Fluctuations des fréquences alléliques
jusqu'à fixation ($p=1$) ou élimination ($p=0$)



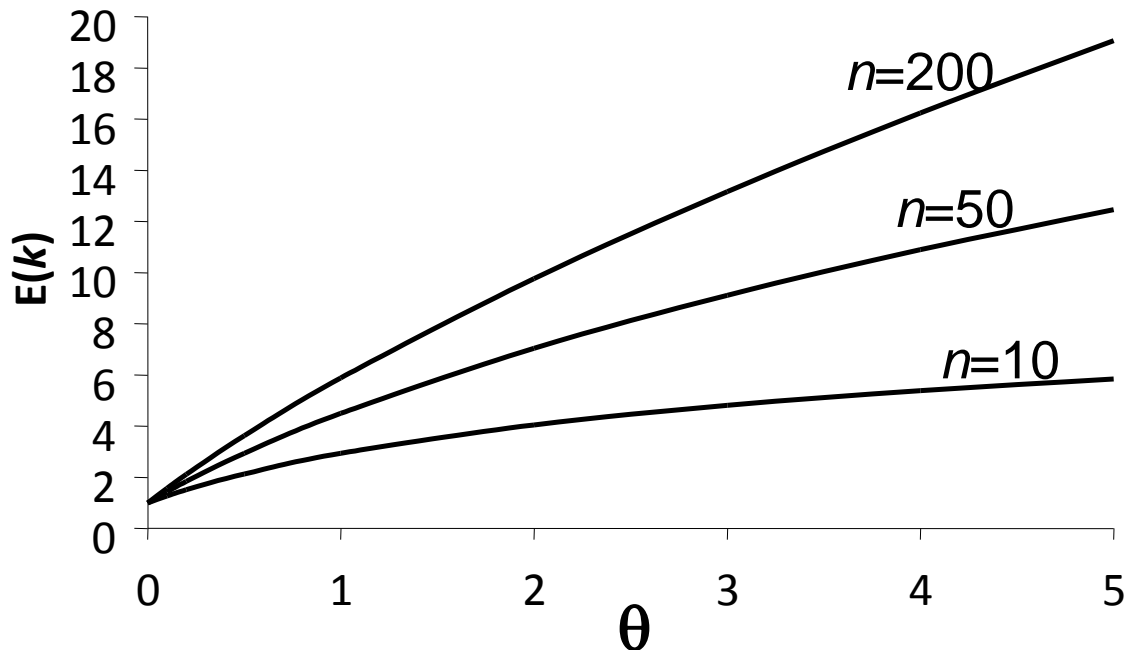
Quelle est la diversité génétique à l'équilibre mutation-dérive ?

- ↪ mesures:
- hétérozygotie attendue (H)
 - richesse allélique

Nombre d'allèles à l'équilibre mutation-dérive

Ewens → Le nombre attendu d'allèles, $E(k)$, dans un échantillon de n copies de gènes issus d'une population à l'équilibre mutation-dérive (mutation suivant modèle IAM) ne dépend que de n et θ :

$$E(k) = 1 + \frac{\theta}{\theta + 1} + \frac{\theta}{\theta + 2} + \dots + \frac{\theta}{\theta + n - 1}$$



avec $\theta = 4N\cdot\mu$



Transposition dans modèle de méta-communauté neutre:

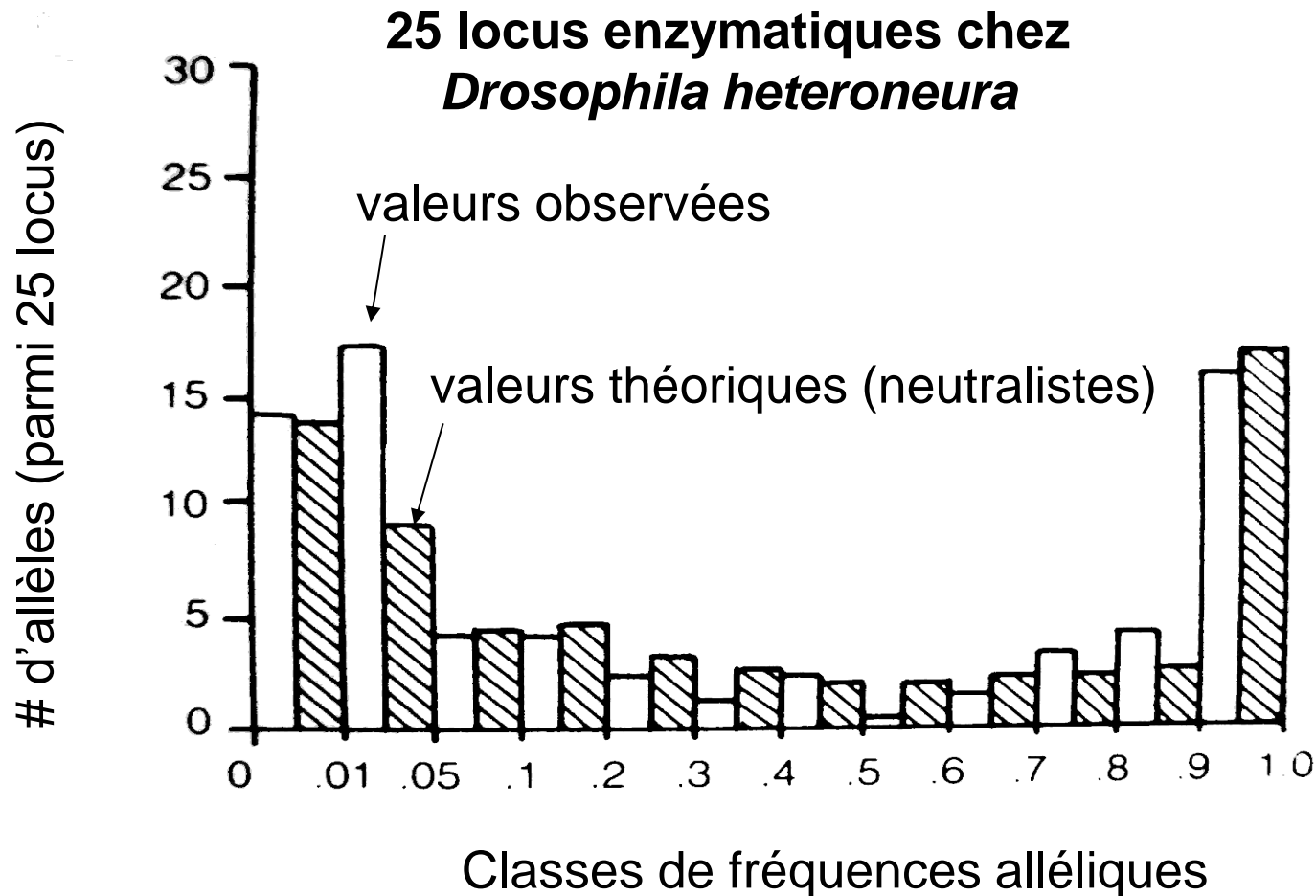
avec $\theta = 2J\cdot v$

Taille de méta-communauté

Taux de spéciation

Distribution des fréquences alléliques

→ généralement quelques allèles fréquents et majorité des autres allèles rares (courbe en U)



Modèle de communauté neutre de Hubbell (2001)

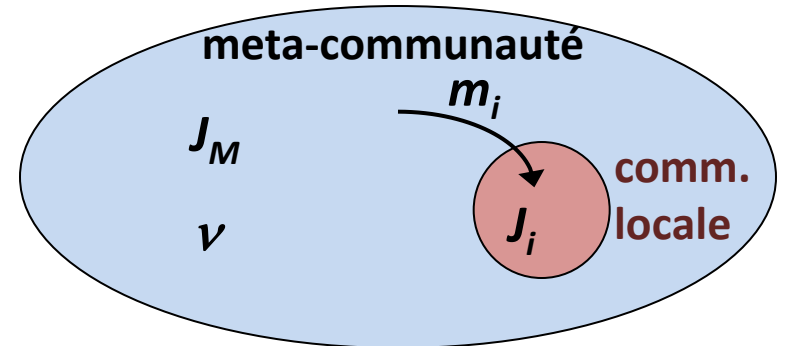
Si 1 pas de temps = 1 événement de mortalité + recrutement (J_M et J_i sont constants)

Meta-community (si on néglige spéciation ν):

$$\Pr(N_{i-1} | N_i) = (N_i / J_M) (J_M - N_i) / (J_M - 1)$$

$$\Pr(N_{i+1} | N_i) = [(J_M - N_i) / J_M] [N_i / (J_M - 1)]$$

$$\Pr(N_i | N_i) = 1 - \Pr(N_{i-1} | N_i) - \Pr(N_{i+1} | N_i)$$



Echantillon de taille J :

$$\Pr(n_1, n_2, \dots, n_S | \theta, J) = \frac{J! \theta^S}{1^{\phi_1} 2^{\phi_2} \dots J^{\phi_J} \phi_1! \phi_2! \dots \phi_J! \prod_{k=1}^J (\theta + k - 1)}$$

$$\theta = 2 J_M \nu$$

Local community:

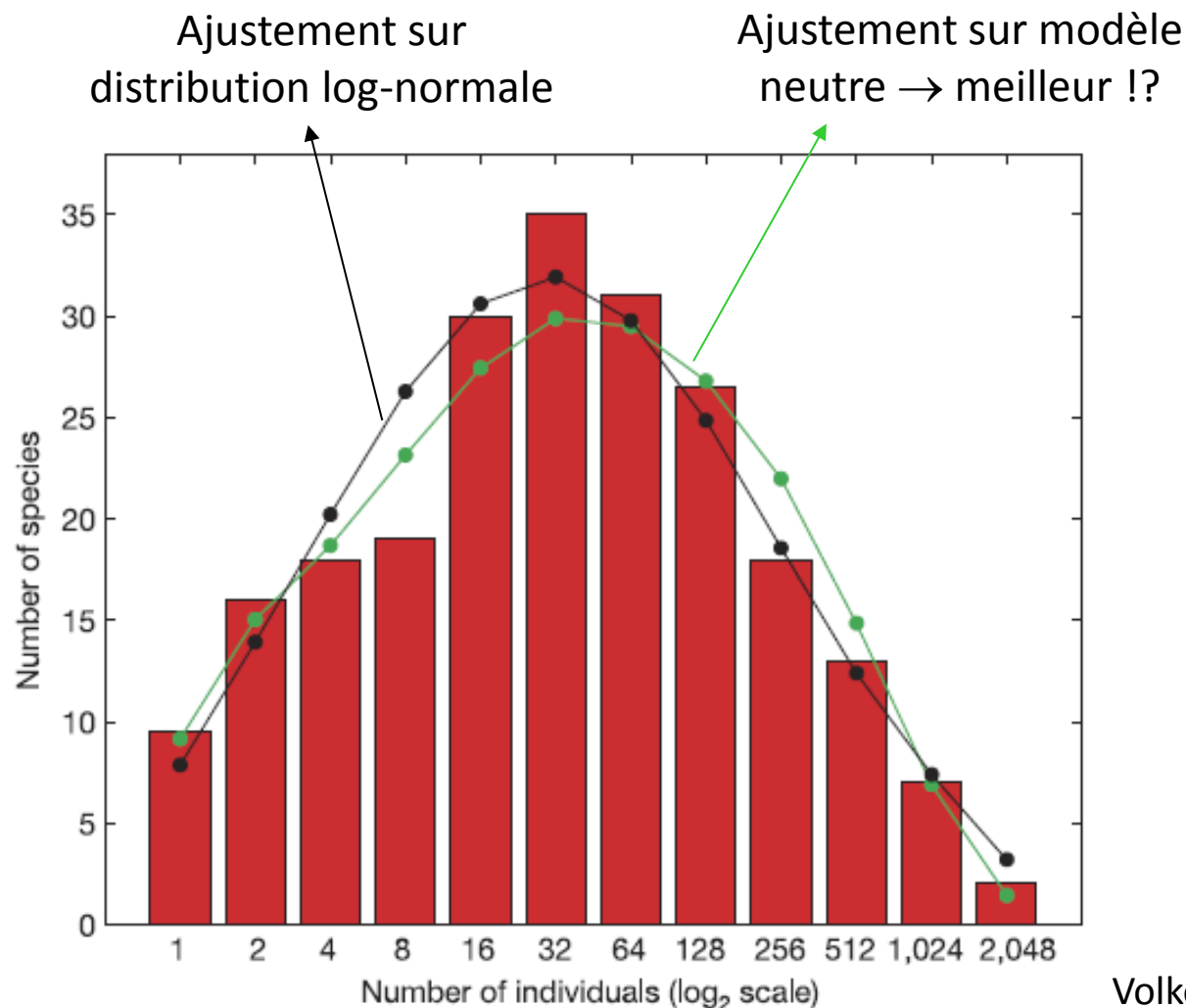
$$\Pr(N_{i-1} | N_i) = (N_i / J_i) [m(1 - P_i) + (1 - m)(J_i - N_i) / (J_i - 1)]$$

$$\Pr(N_{i+1} | N_i) = [(J_i - N_i) / J_i] [m P_i + (1 - m) N_i / (J_i - 1)]$$

$$\Pr(N_i | N_i) = 1 - \Pr(N_{i-1} | N_i) - \Pr(N_{i+1} | N_i)$$

⇒ Distribution d'abondance des espèces = "zero-sum multinomial"
 ressemble à log-normal si $m \ll 1$, log-series si $m \rightarrow 1$

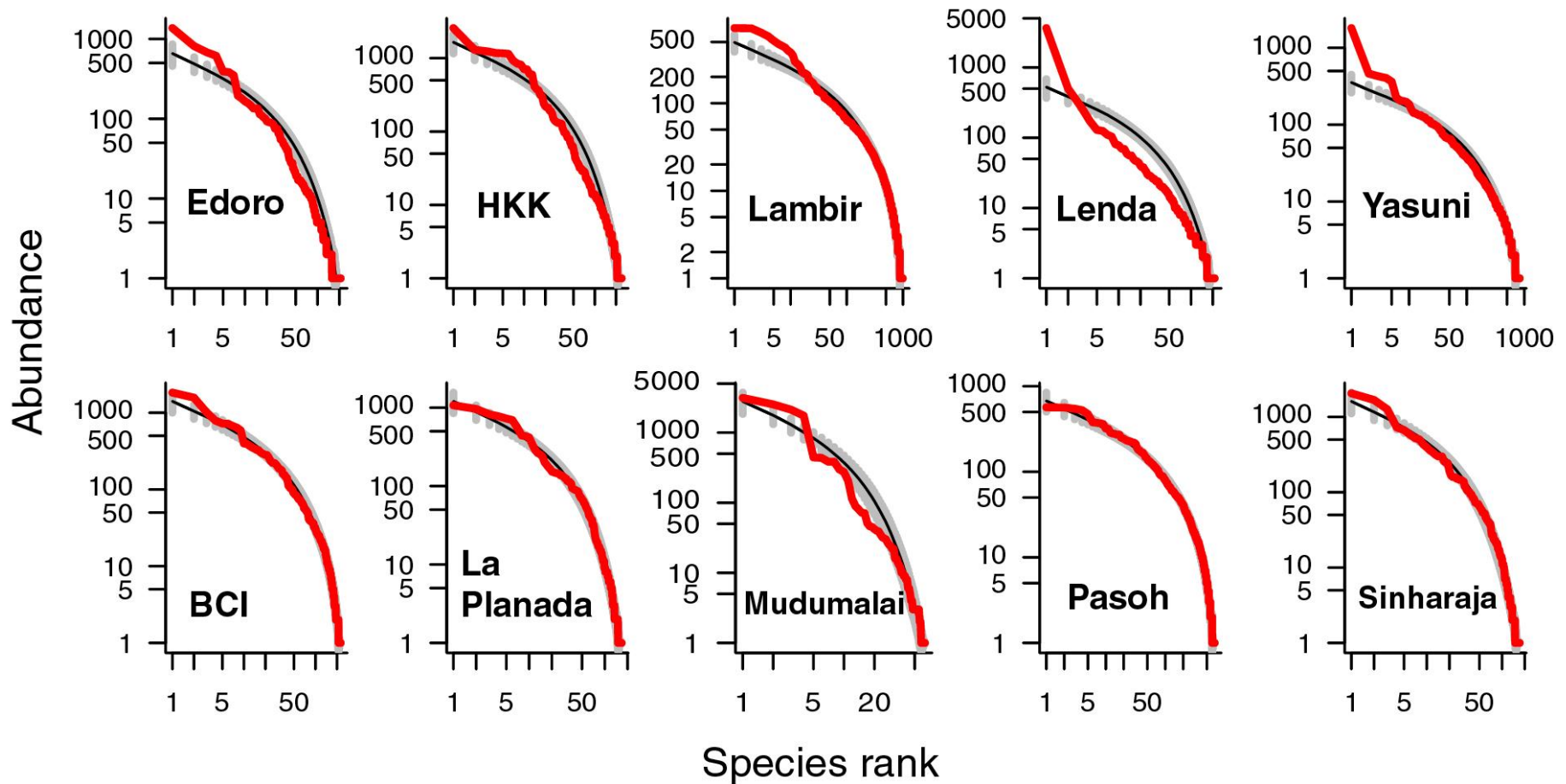
Les modèles neutres prédisent des distributions d'abondance d'espèces très réalistes



Distribution des abondances des espèces d'arbre dans une forêt de 50ha au Panama (BCI)

Un bon ajustement avec les prédictions d'un modèle n'est pas une preuve de sa validité
Certains modèles de niche prédisent aussi ce genre de distribution

Comparaison neutre-empirique



Les modèles neutres prédisent des durées de vie d'espèces irréalistes

Ricklefs (2003, 2005): For a metacommunity of 10^{11} individuals (rough estimate of number of adult trees in Amazonia or Central Africa) and 10^4 tree species, the fission speciation model requires a speciation rate of 10^{-12} , which corresponds to an average species life span of 10^6 generations => 100 million years. Molecular phylogenies suggest average species life-spans 1 to 2 order of magnitude lower.

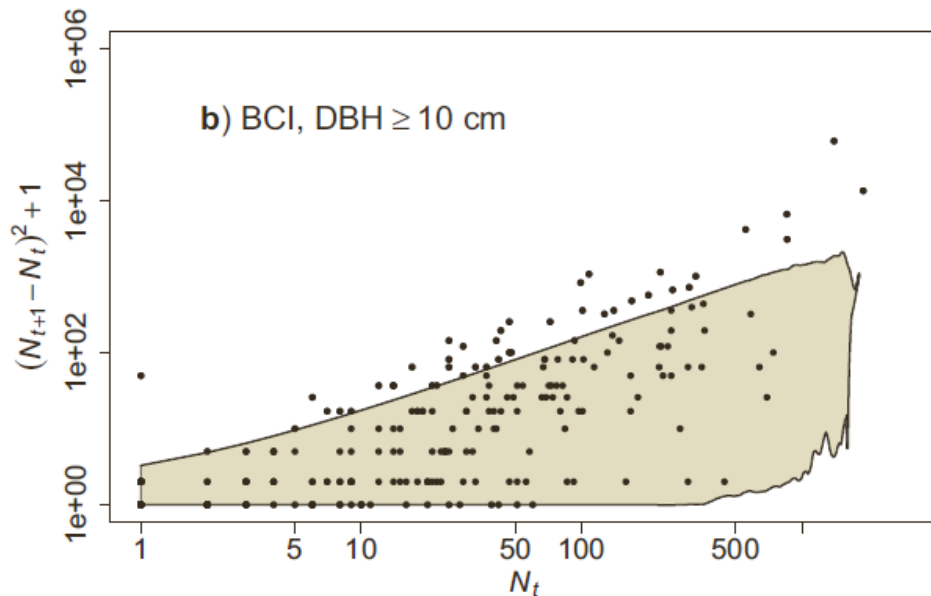
Les modèles neutres prédisent des changements temporels d'abondance d'espèces irréalistes

Fung et al. 2016 (*Ecology* 97: 1207–1217)

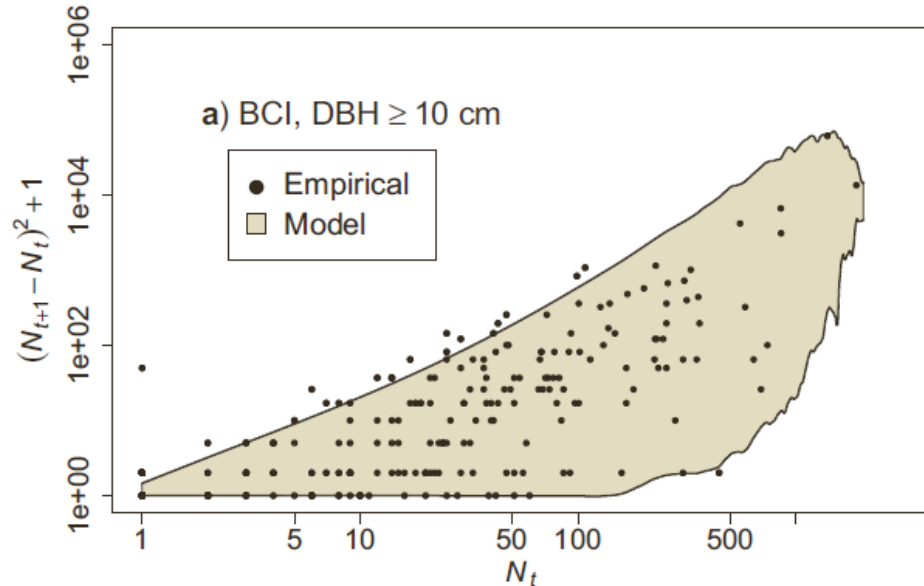
BCI = forêt de 50ha au Panama inventoriée tous les 5 ans
(environ 20 000 arbres de >10cm diam. ; environ 250 espèces)

Changement d'abondance entre 2 inventaires successifs en fonction de l'abondance initiale

Models without environmental variance



Models with environmental variance



En ajoutant de la variance environnementale qui change les abondances des espèces de manière aléatoire on obtient des distributions plus réalistes.

Taille efficace d'une communauté

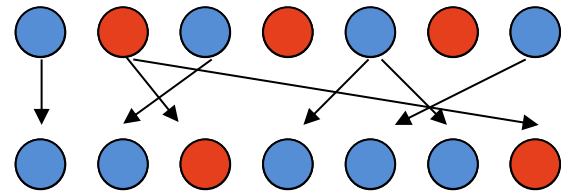
Les discussions sur la dérive écologique sont généralement basées sur J (nombre d'individus dans la communauté).

En génétique des populations on considère une "taille efficace" (N_e) pour quantifier la dérive car les populations naturelles montrent généralement

- (i) variance du succès reproducteur -> prédiction de Poisson
- (ii) changements de taille de population au cours du temps

Variabilité de la fécondité entre individus

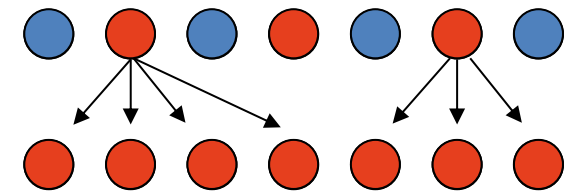
Pop « idéale »
(fécondité constante)



variance du nombre de descendants par individu suivant loi de Poisson

→ $Ne = N$

Pop naturelle
(fécondité variable)



variance du nombre de descendants par individu plus forte que suivant loi de Poisson

→ $Ne < N$

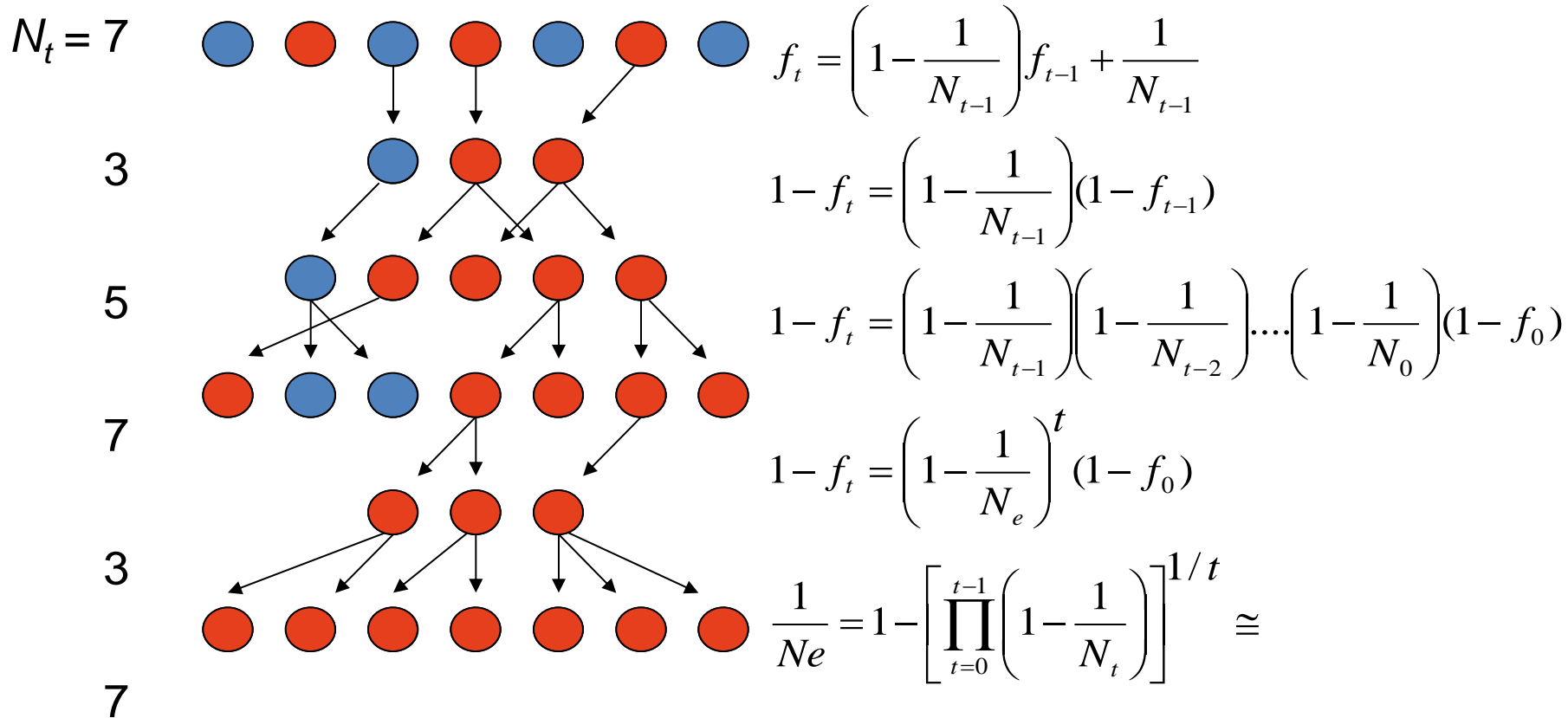
augmentation de la dérive

Variance du nombre de descendants par individu (V_d)

$V_d = 1$

$$Ne = N / V_d$$

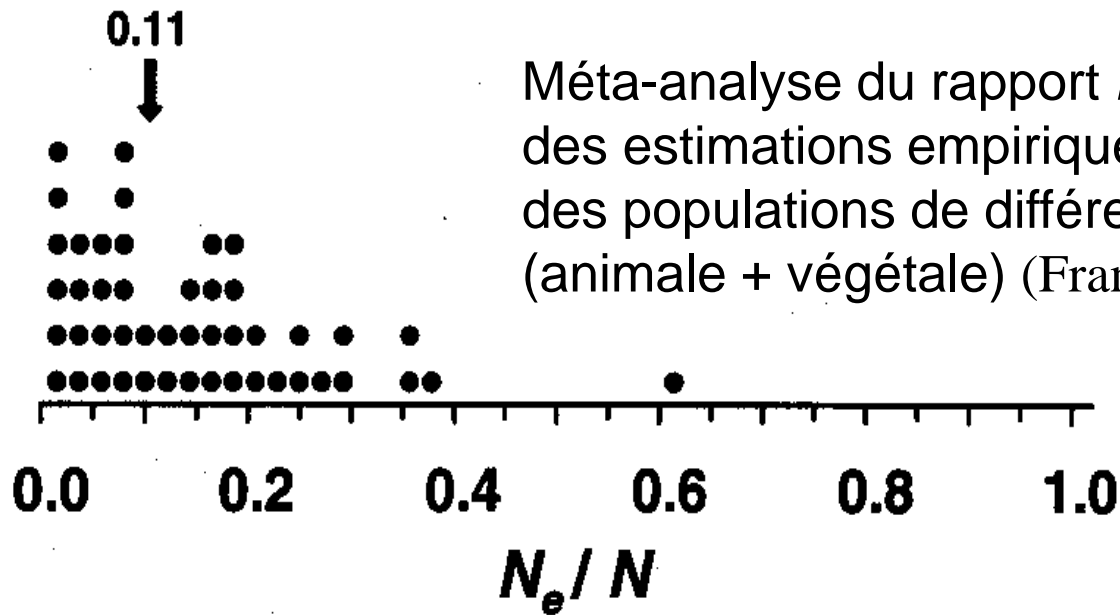
Population de taille variable



$$\frac{1}{N_e} \cong \frac{1}{t} \left(\frac{1}{N_0} + \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_{t-1}} \right)$$

N_e (asymptotique) est une moyenne harmonique de N_t

Rapport N_e/N dans les populations naturelles



⇒ en moyenne $N_e = 11\%$ de la taille réelle des pop à cause de
1) fluctuation temporelle, 2) succès reproducteur

Ces estimations empiriques intègrent la dérive que sur quelques générations.
Le **N_e/N asymptotique** (long terme) peut être beaucoup plus faible encore.

⇒ Dérive écologique: la taille efficace des communautés (J_e) pourrait aussi s'avérer nettement plus petite que le nombre d'individus abrités
=> prédictions temporelles peut-être réalistes ... (à tester)

Quid si J variait dans le temps?

EMPIRICAL EVALUATION OF NEUTRAL THEORY

BRIAN J. MCGILL,^{1,3} BRIAN A. MAURER,¹ AND MICHAEL D. WEISER²

Abstract. We describe a general framework for testing neutral theory. We summarize similarities and differences between ten different versions of neutral theory. Two central predictions of neutral theory are that species abundance distributions will follow a zero-sum multinomial distribution and that community composition will change over space due to dispersal limitation. We review all published empirical tests of neutral theory. With the exception of one type of test, **all tests fail to support neutral theory.** *Ecology*, 87(6), 2006, pp. 1411–1423

RECONCILING EMPIRICAL ECOLOGY WITH NEUTRAL COMMUNITY MODELS

MARCEL HOLYOAK^{1,3} AND MICHEL LOREAU^{2,4} *Ecology*, 87(6), 2006, pp. 1370–1377

Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis

Dominique Gravel,^{1*} Charles
D. Canham,² Marilou Beaudet¹
and Christian Messier¹

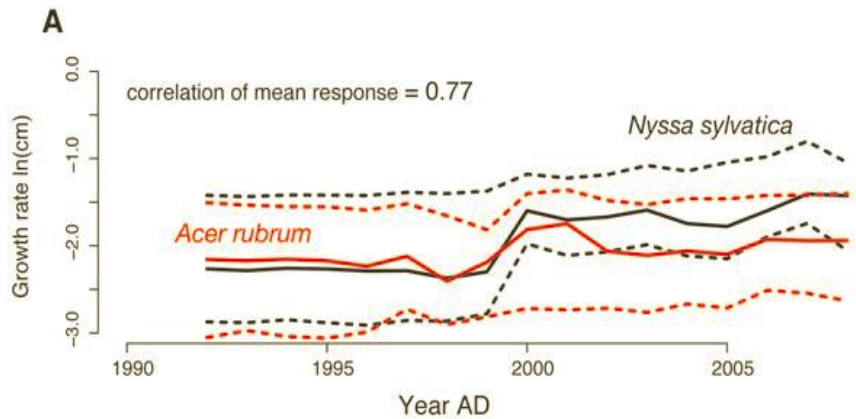
Ecology Letters, (2006) 9: 399–409

In this study, we ask if instead of being fundamentally opposed, niche and neutral theories could simply be located at the extremes of a continuum. First, we present a model of recruitment probabilities that combines both niche and neutral processes. From this model, we predict and test whether the relative importance of niche vs. neutral processes in controlling community dynamics will vary depending on community species richness, niche overlap and dispersal capabilities of species (both local and long distance). Results demonstrate that **niche and neutrality form ends of a continuum** from competitive to stochastic exclusion.

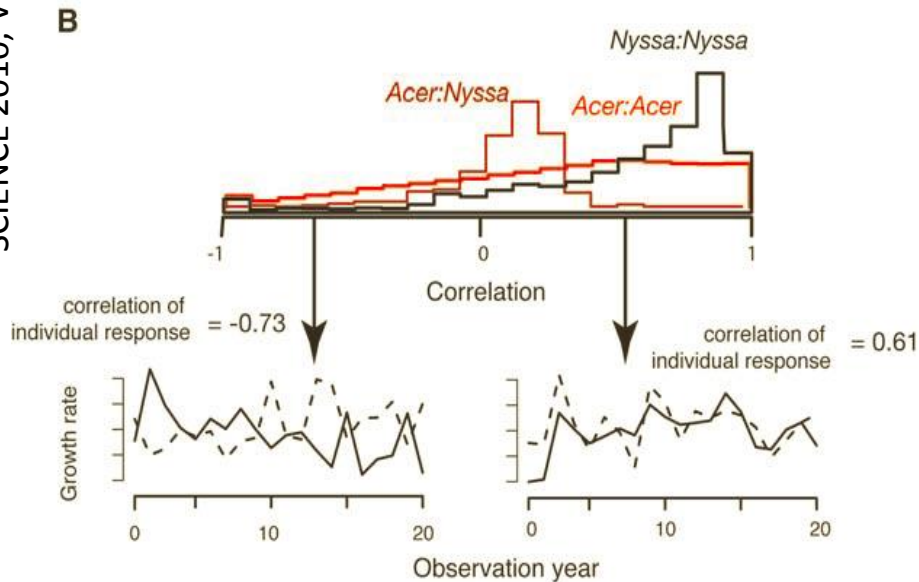
James S Clark:

-> The “Unified Neutral theory of Biodiversity” does not assume niche equivalence but the absence of information on species niche.

Hypothèse: coexistence entre espèces possible car très nombreuses dimensions de la niche



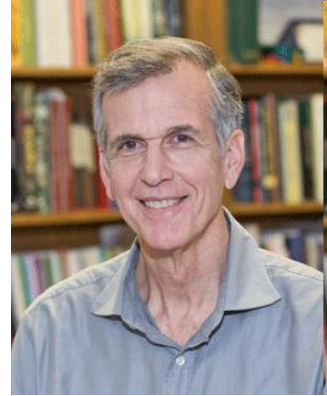
non perceptible si on compare juste quelques axes sur performances moyennes des espèces: Ici 2 espèces montrent la même tendance au cours du temps



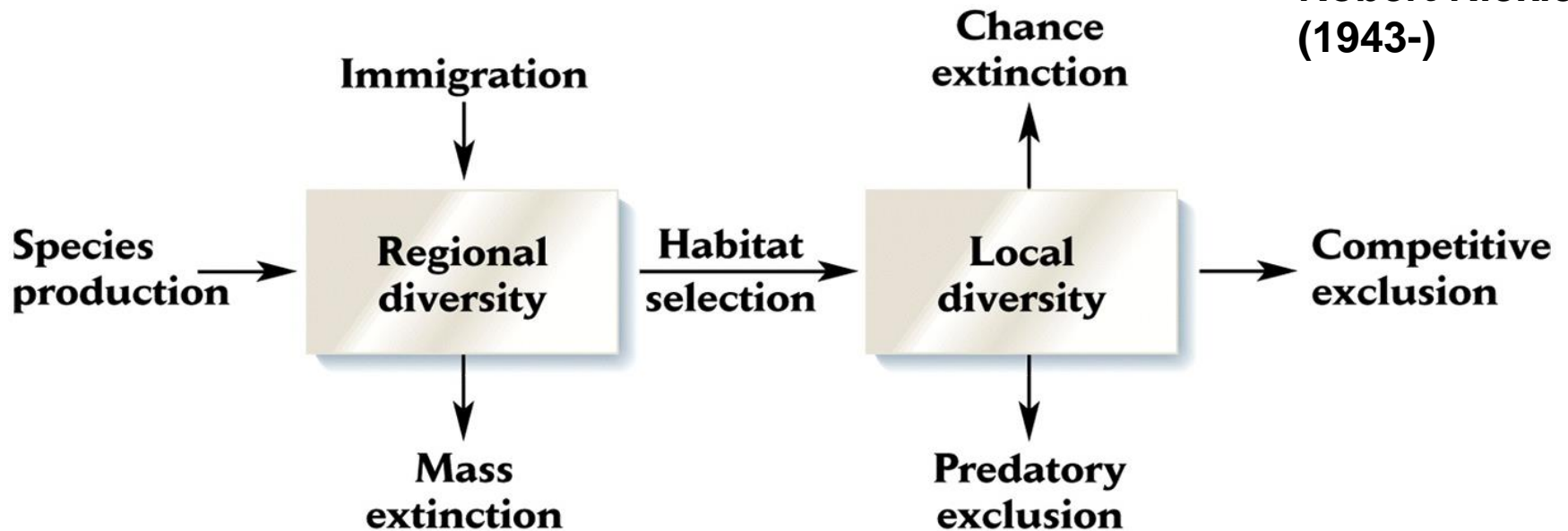
perceptible si on analyse les corrélations des performances entre voisins : condition pour coexistence = compétition intrasp > intersp. Ici les individus voisins des 2 espèces montrent très peu de corrélation alors que les voisins conspécifiques sont très corrélés -> interprété comme présence de nombreux axes de la niche (nombreux facteurs pouvant affecter localement les performances individuelles)

Un modèle général de la biodiversité

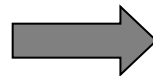
- ⇒ importance de la diversité régionale pour la diversité locale
- ⇒ not. phénomènes biogéographiques (contingence historique)



**Robert Ricklefs
(1943-)**



REGION



COMMUNAUTE
ECOLOGIQUE

Quels facteurs organisent les communautés végétales?

Vision actuelle:

Processus déterministes

exclusion compétitive
différenciation de niche
mutualisme

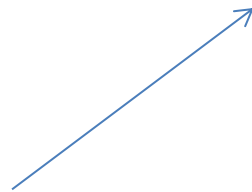
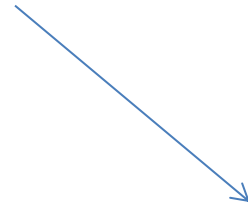
...

Processus stochastiques

dispersion
dérive démographique
Spéciation

Contingence historique

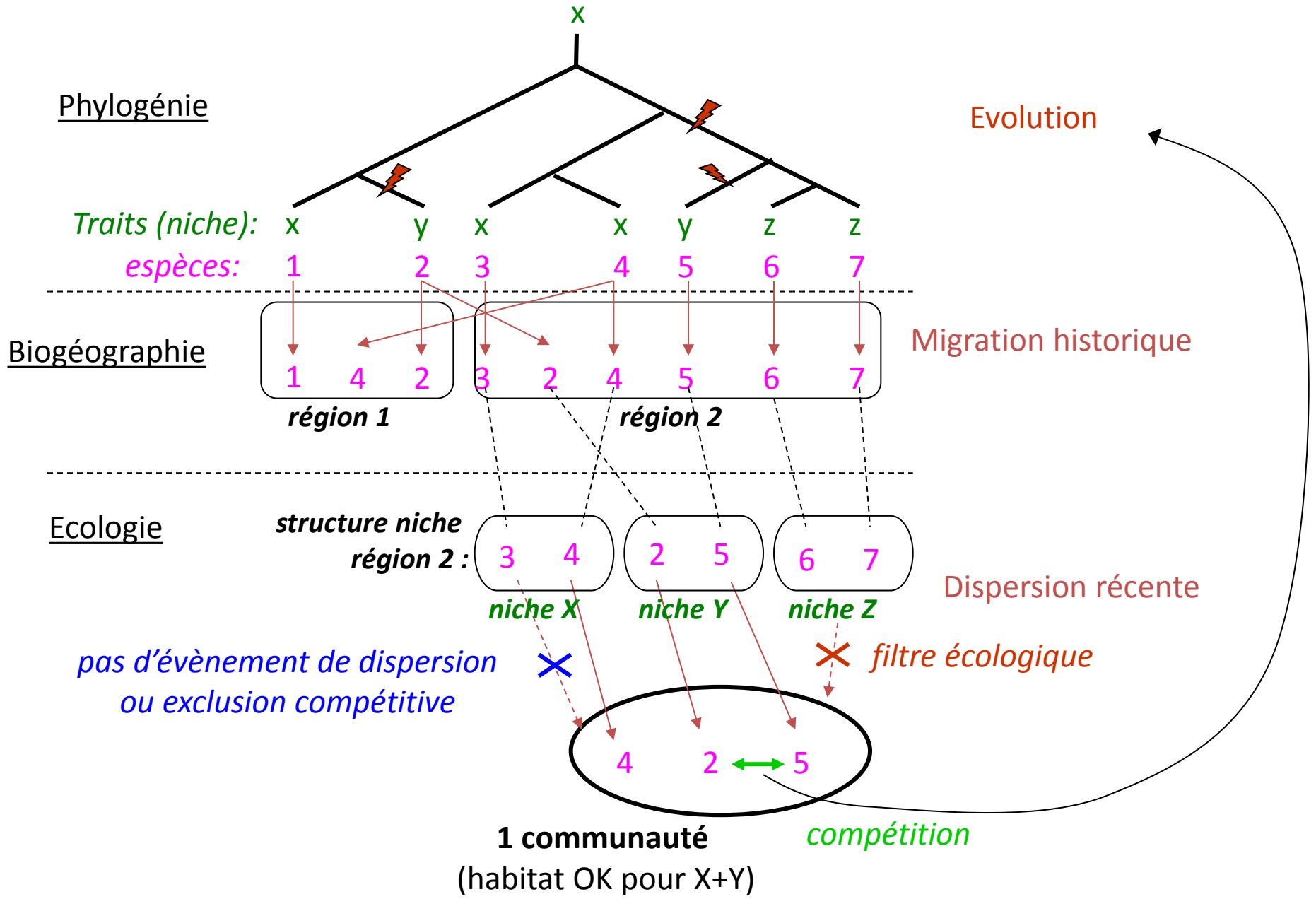
biogéographie
évolution



Importance relative ?

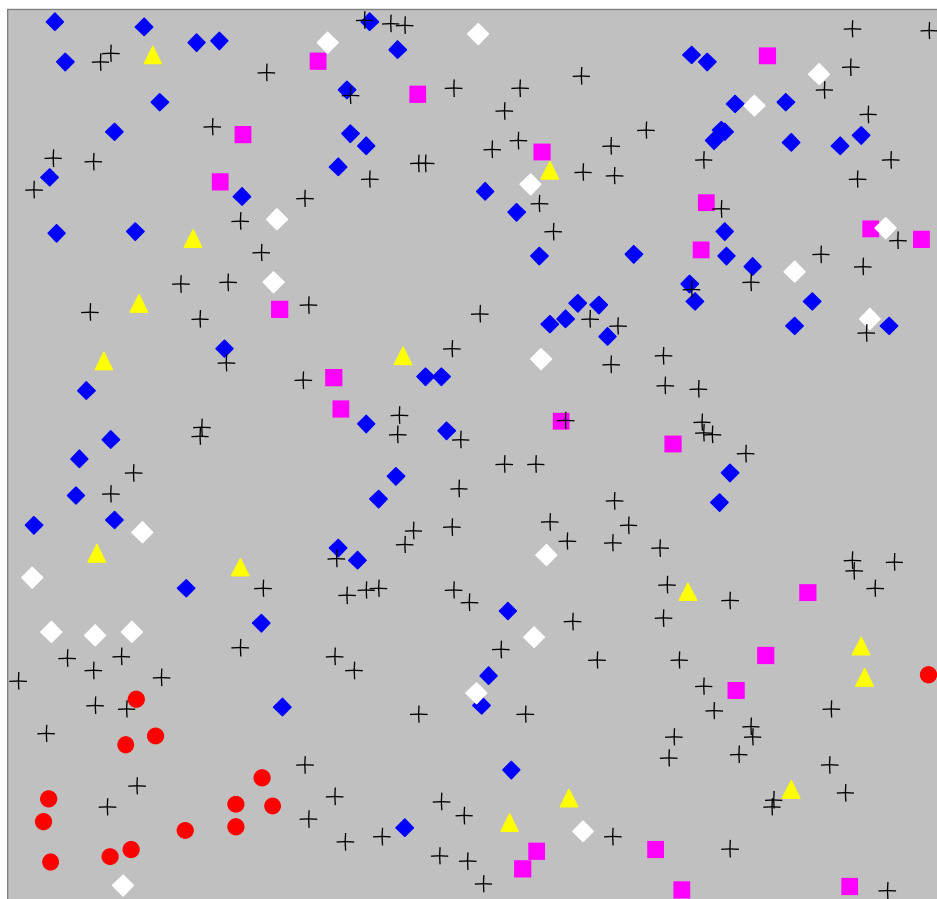
Interactions ?

Vers une vision plus intégrative : écologie – biogéographie – évolution



Distribution spatiale des individus et modèles neutres / de niches

Distribution de 5 espèces d'arbres dans une parcelle de 25 ha (Guyane française)

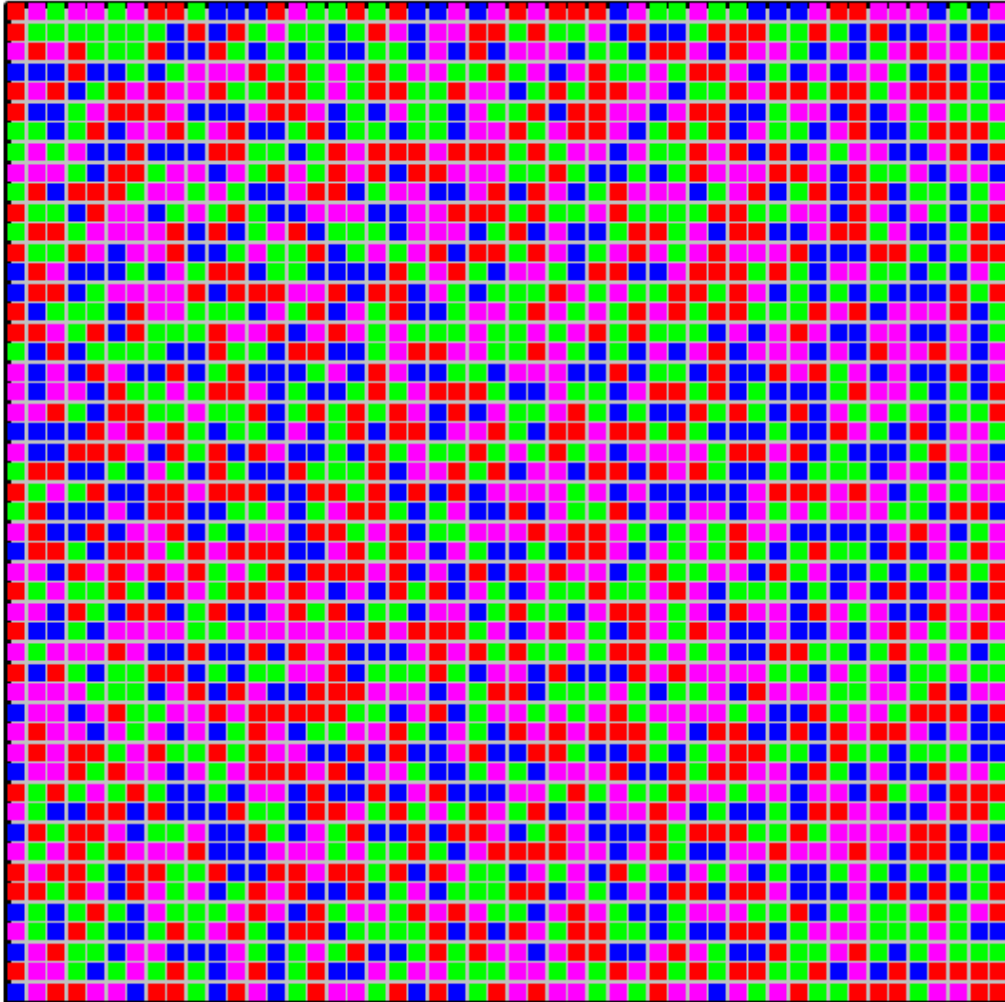


Ces distributions spatiales reflètent-elles

- **l'effet de l'hétérogénéité des conditions du milieu ? -> niche**
- **une dispersion limitée des espèces ? -> neutre**

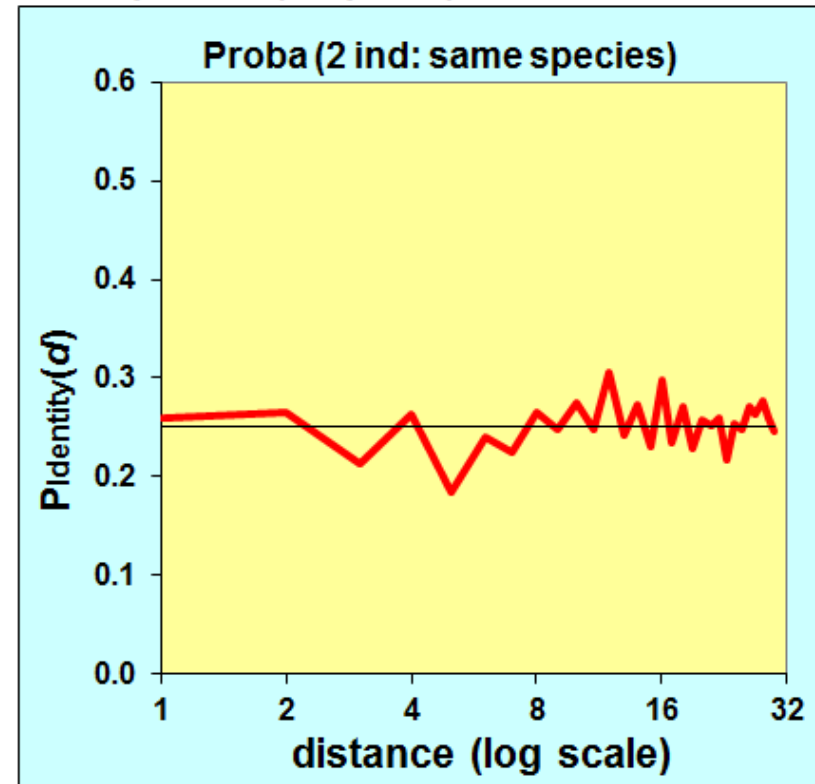
Simulateur (4 espèces sur une grille de 50x50) : état initial

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time = 0																
Habitat selection =	0	R(sp/envi)=	-0																	



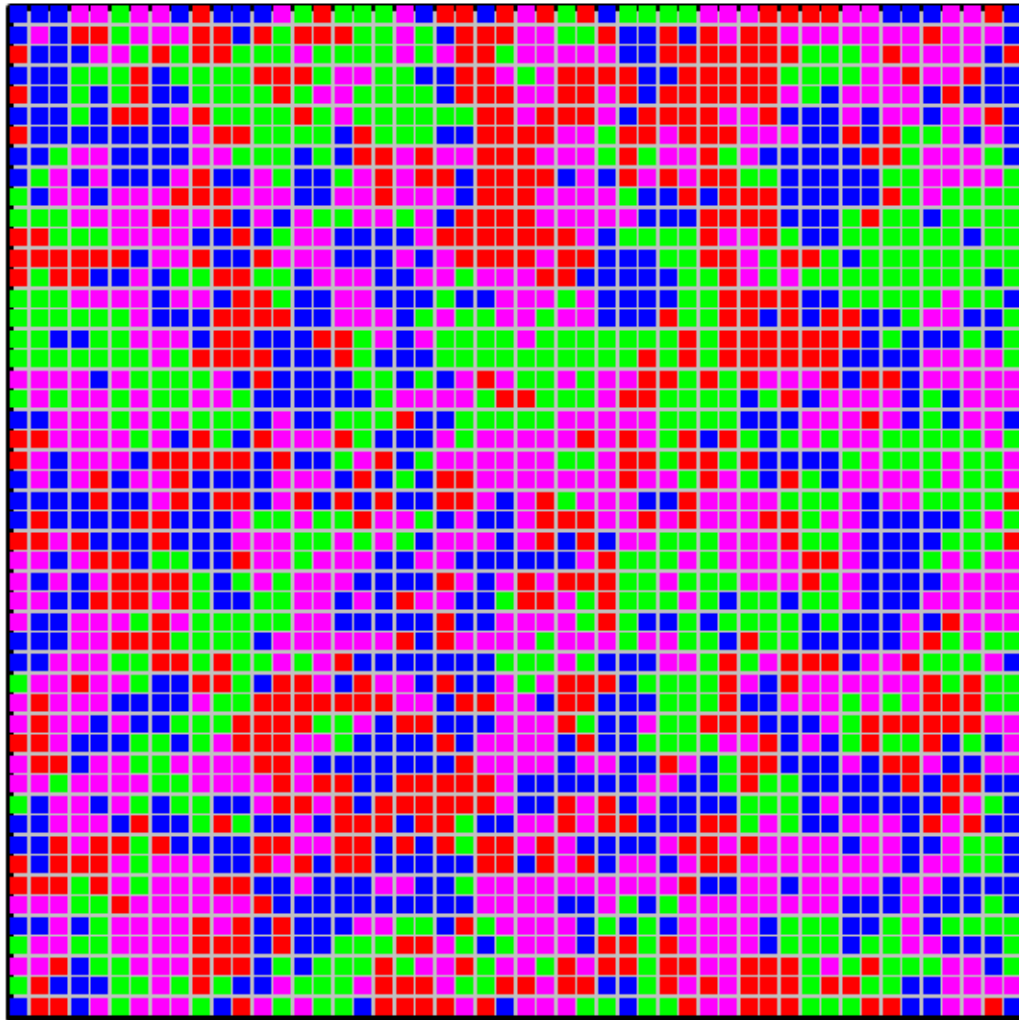
Time = 0

- species1 (freq=0.24)
- species2 (freq=0.26)
- species3 (freq=0.26)
- species4 (freq=0.24)



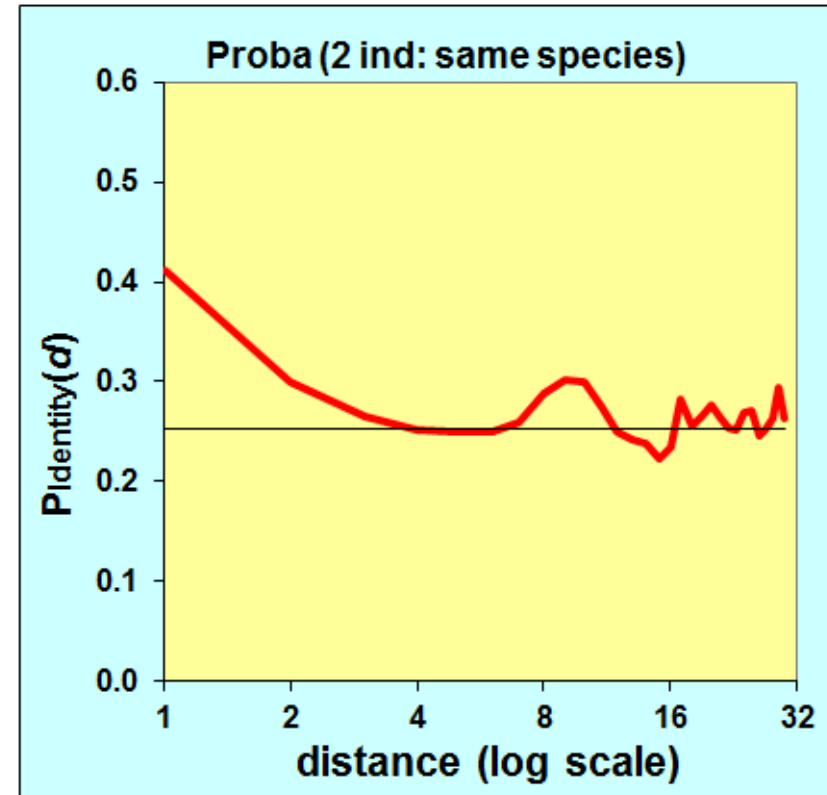
Neutre + dispersion très limitée (10 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time =	10
Habitat selection =	0	R(sp/envi)=	-0		



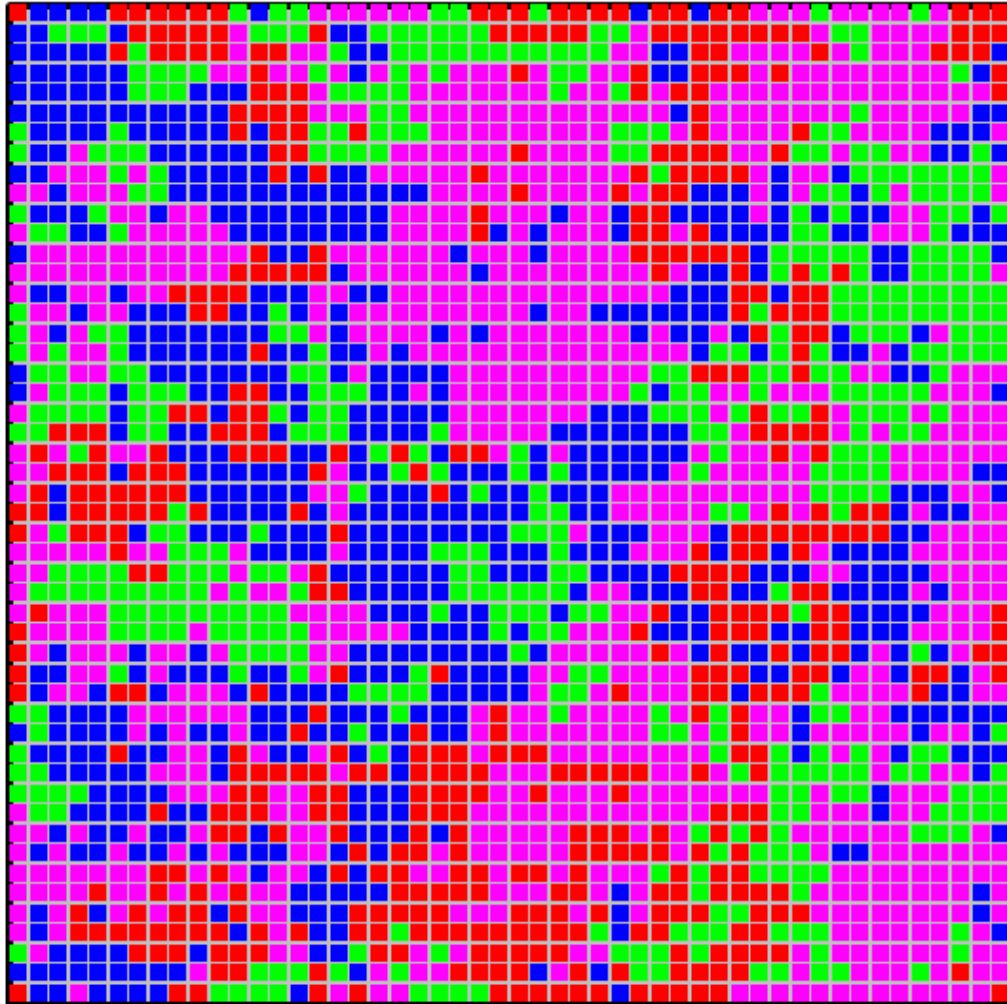
Time = 10

- species1 (freq=0.26)
- species2 (freq=0.22)
- species3 (freq=0.29)
- species4 (freq=0.23)



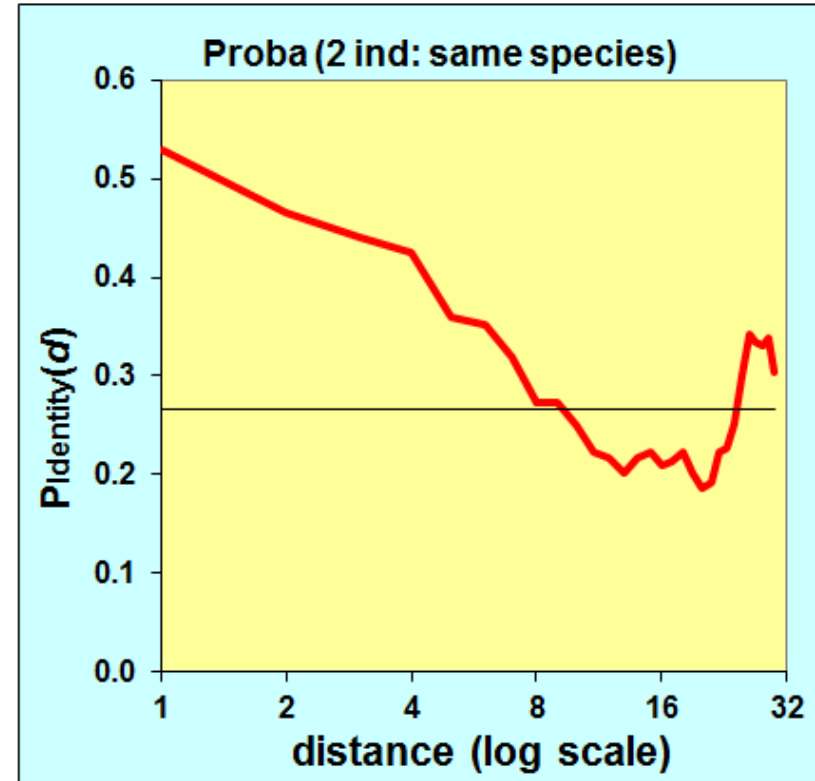
Neutre + dispersion très limitée (50 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time =	53
Habitat selection =	0	R(sp/envi)=	-0		



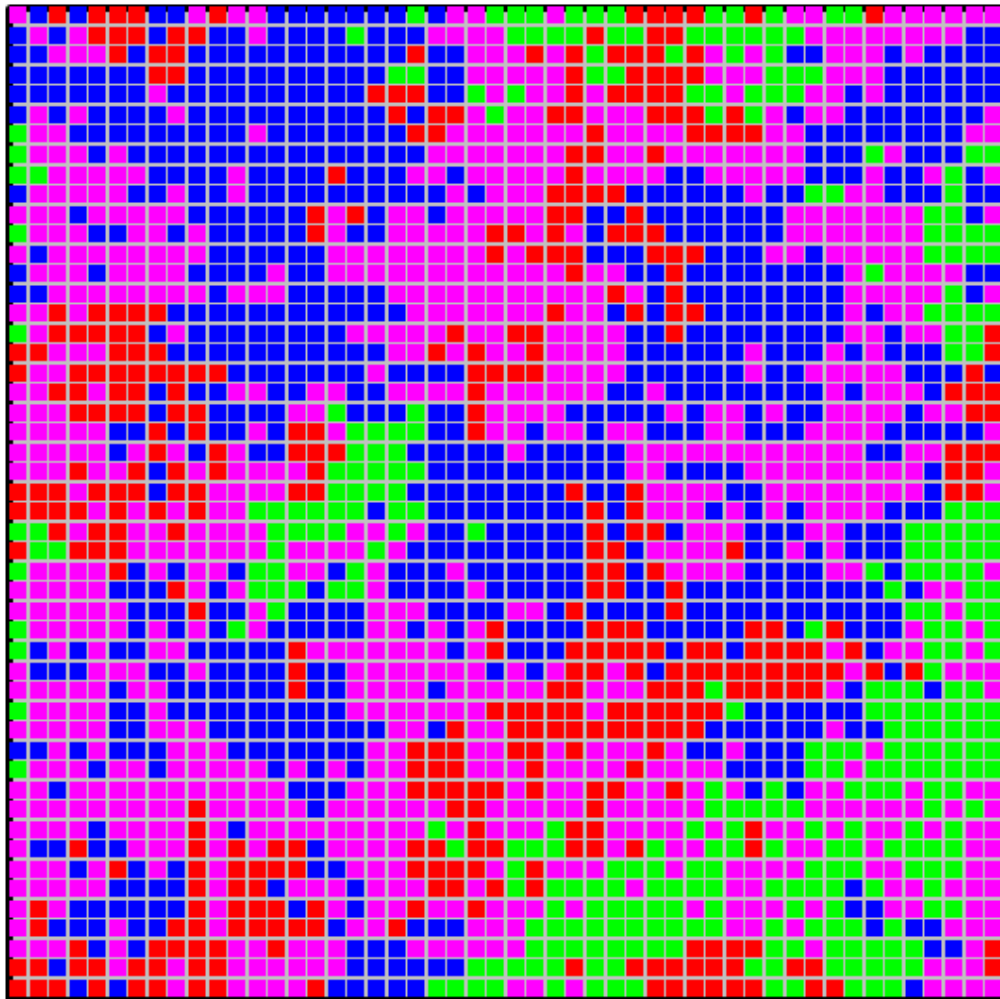
Time = 53

- species1 (freq=0.27)
- species2 (freq=0.2)
- species3 (freq=0.34)
- species4 (freq=0.19)



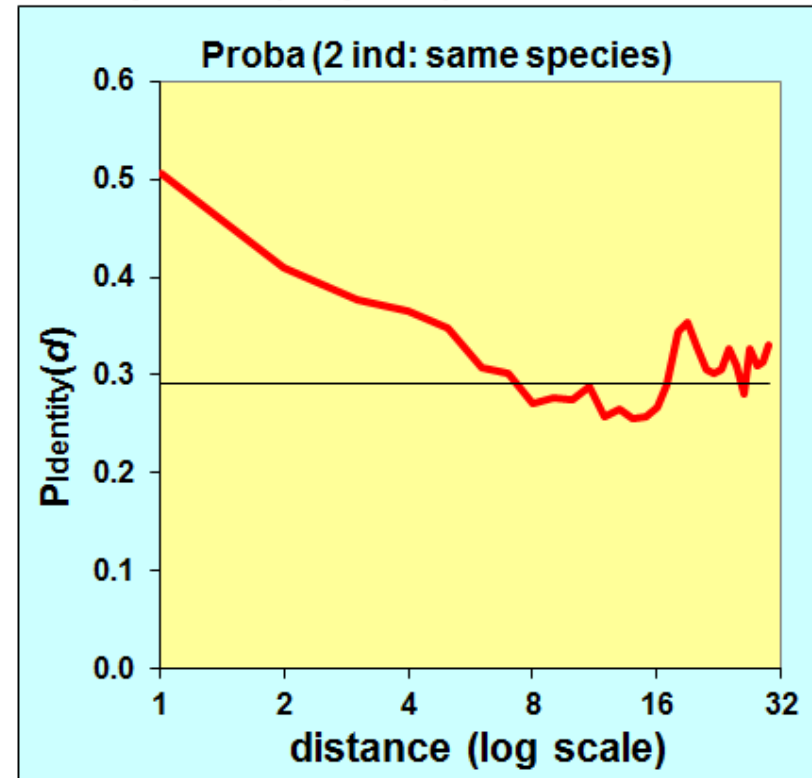
Neutre + dispersion très limitée (150 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time = 153
Habitat selection =	0	R(sp/envi)=	0.2	



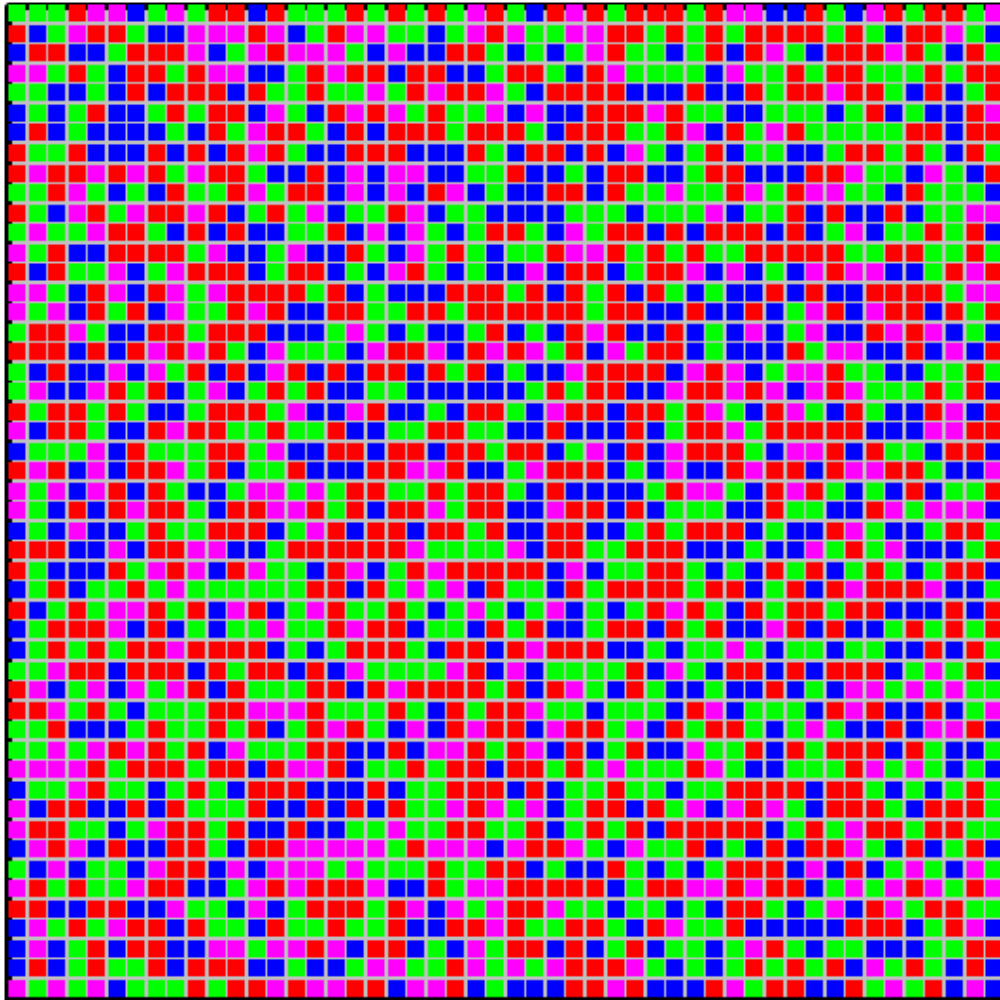
Time = 153

- species1 (freq=0.33)
- species2 (freq=0.17)
- species3 (freq=0.37)
- species4 (freq=0.13)



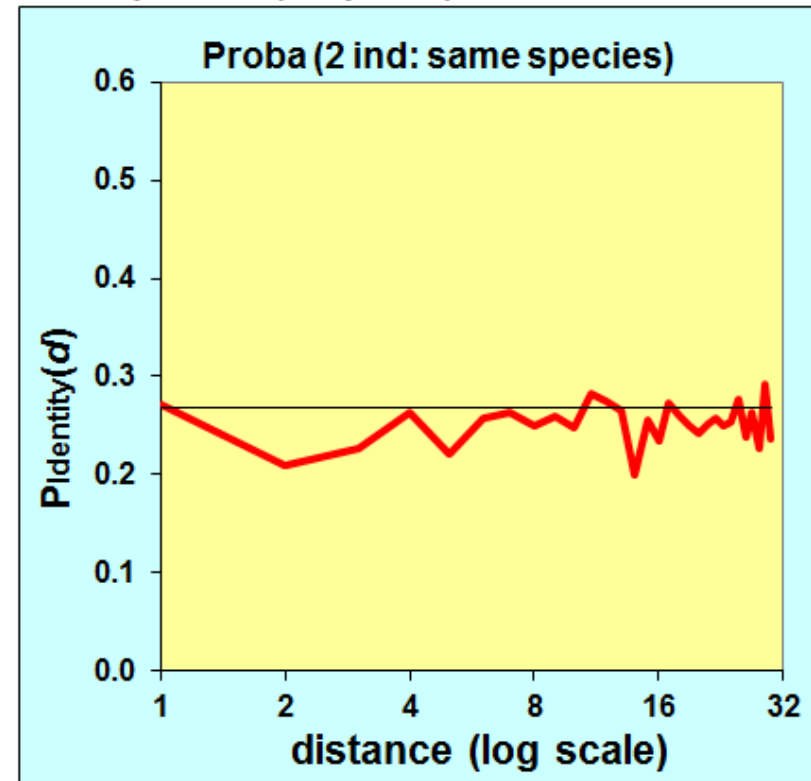
Neutre + dispersion étendue (100 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	10 step	Time = 100
Habitat selection =	0	R(sp/envi)=	0.01	



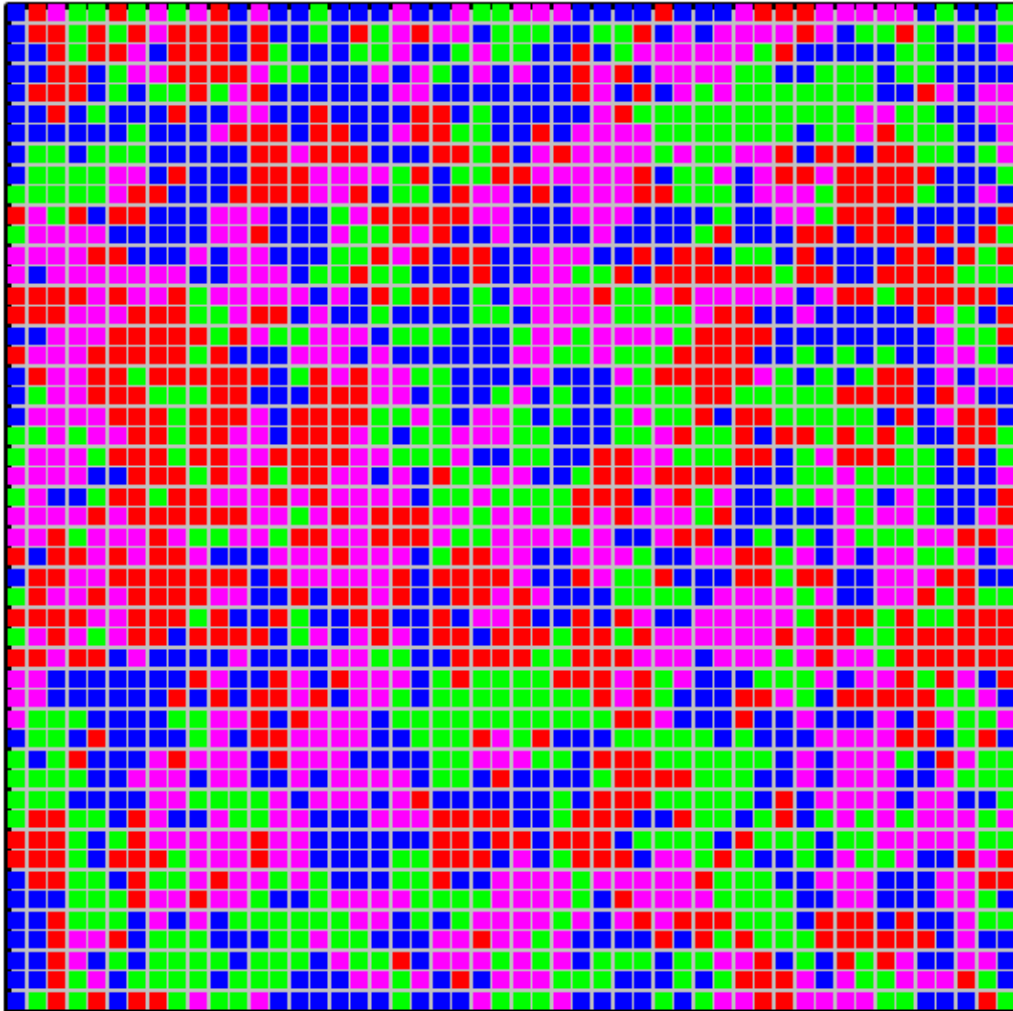
Time = 100

- species1 (freq=0.25)
- species2 (freq=0.34)
- species3 (freq=0.15)
- species4 (freq=0.26)



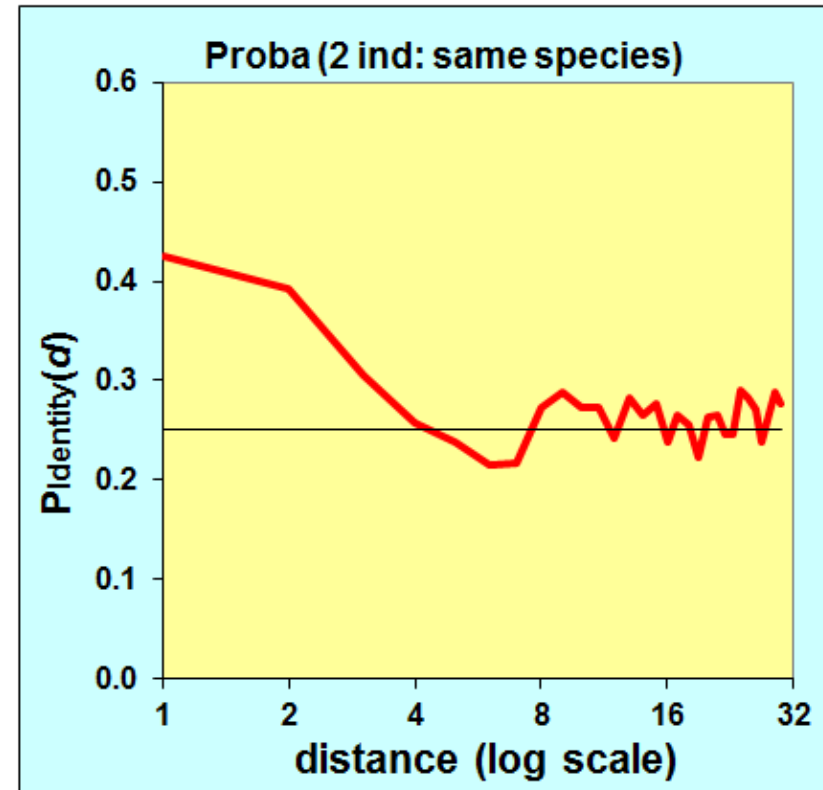
Filtre environnemental sur gradient ecol + dispersion très limitée (10 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time = 10					
Habitat selection =	0.1	R(sp/envi)=	0.07						



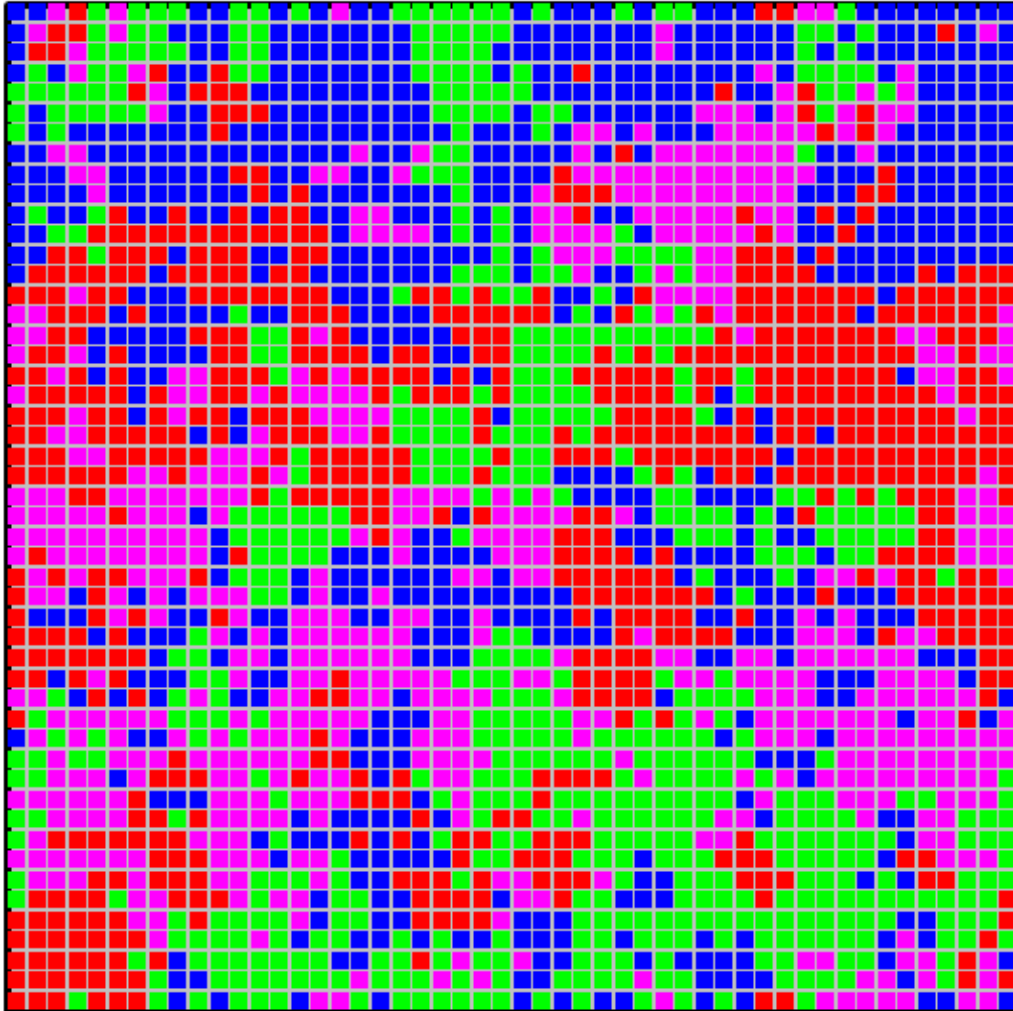
Time = 10

- species1 (freq=0.28)
- species2 (freq=0.24)
- species3 (freq=0.25)
- species4 (freq=0.23)



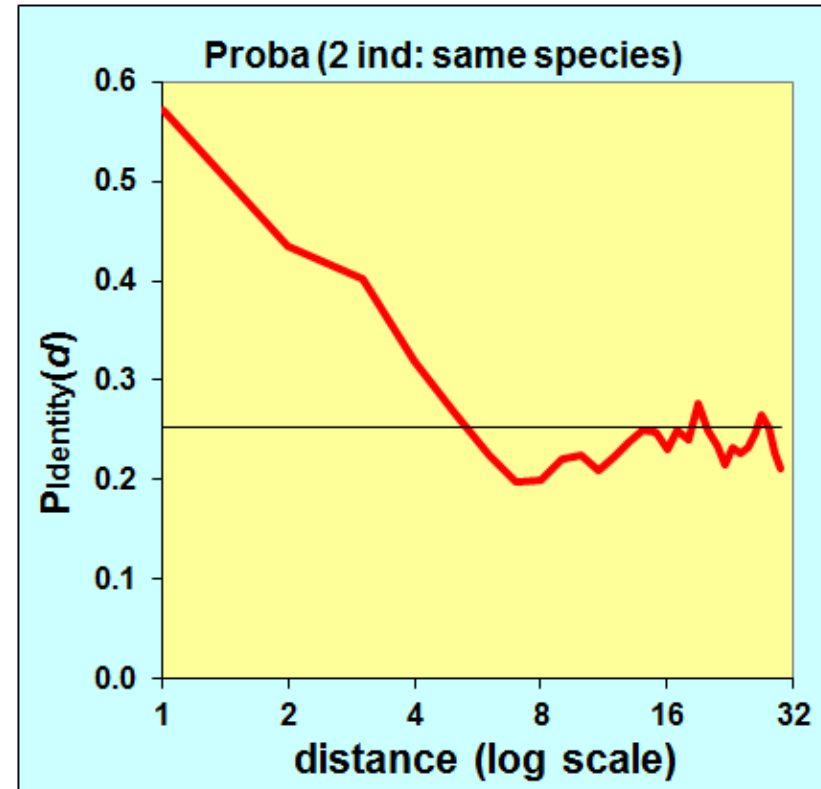
Filtre environnemental sur gradient ecol + dispersion très limitée (50 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time =	50
Habitat selection =	0.1	R(sp/envi)=	0.29		



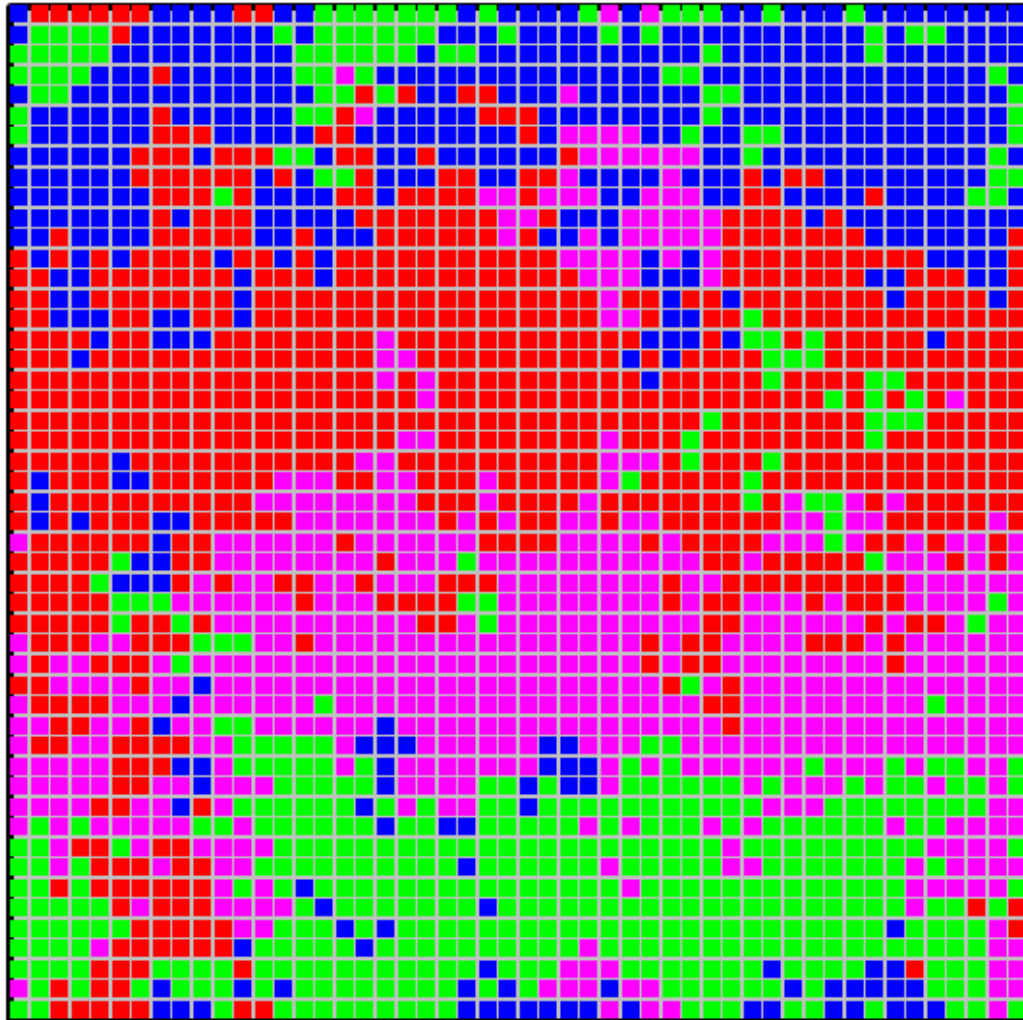
Time = 50

- species1 (freq=0.28)
- species2 (freq=0.26)
- species3 (freq=0.23)
- species4 (freq=0.23)



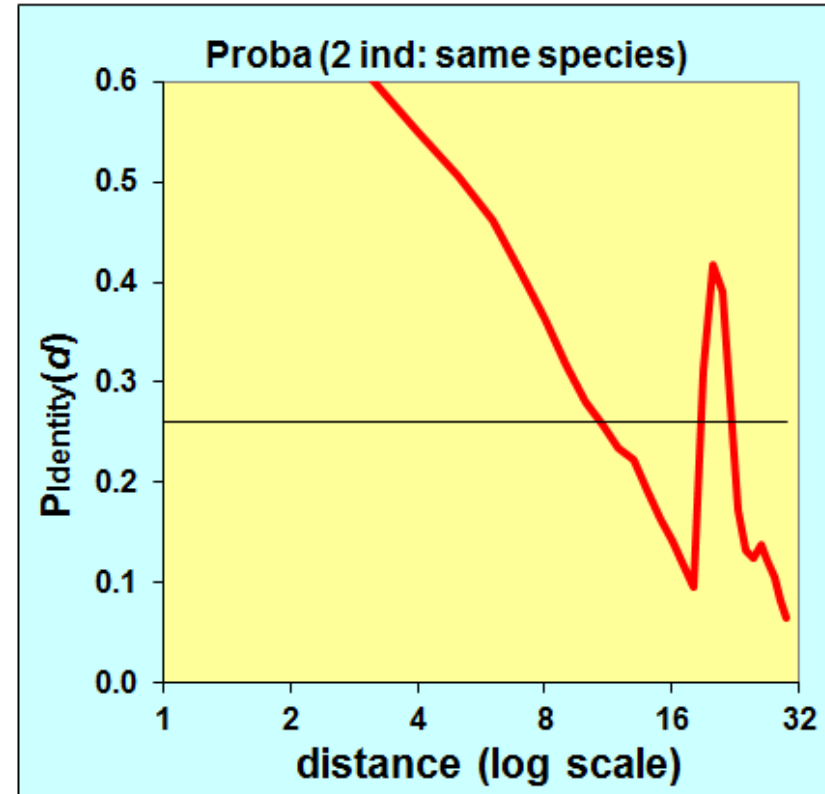
Filtre environnemental sur gradient ecol + dispersion très limitée (150 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	1 step	Time = 150
Habitat selection =	0.1	R(sp/envi)=	0.58	



Time = 150

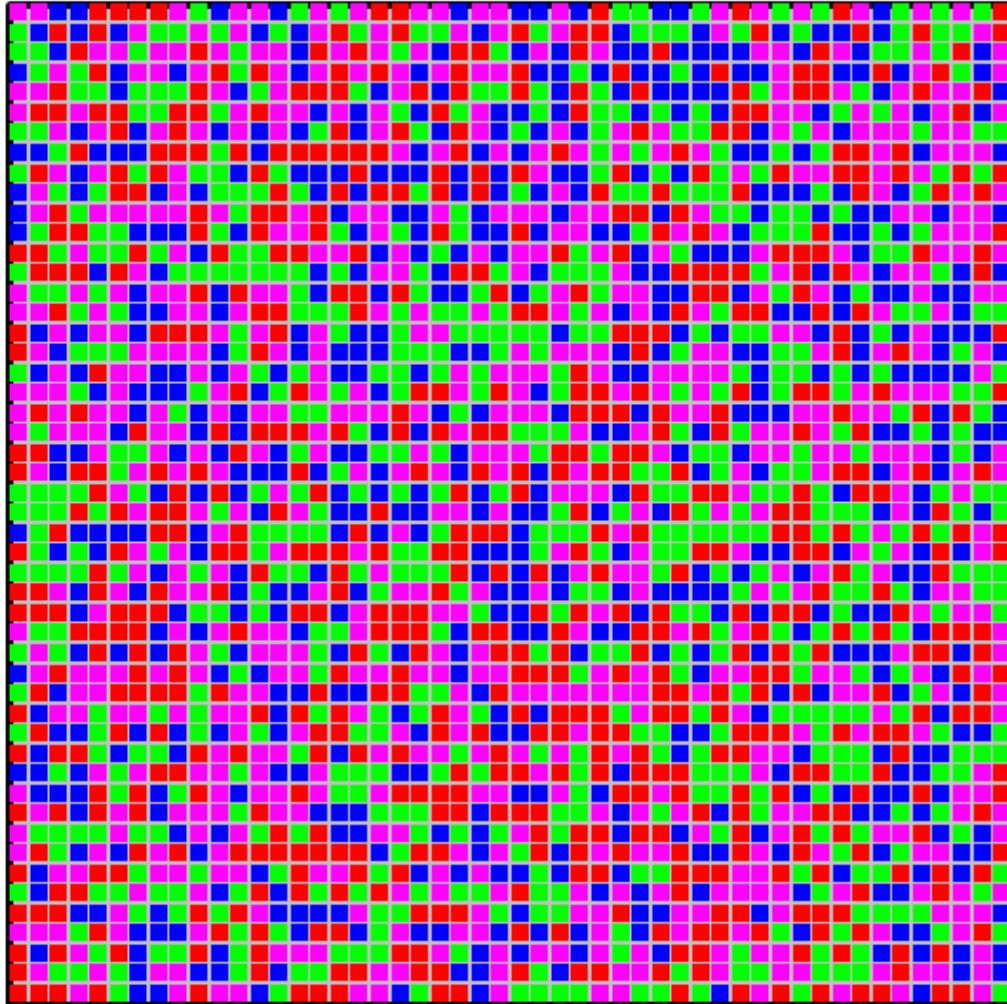
- species1 (freq=0.2)
- species2 (freq=0.34)
- species3 (freq=0.25)
- species4 (freq=0.21)



Filtre environnemental sur gradient ecol + dispersion étendue (état initial)

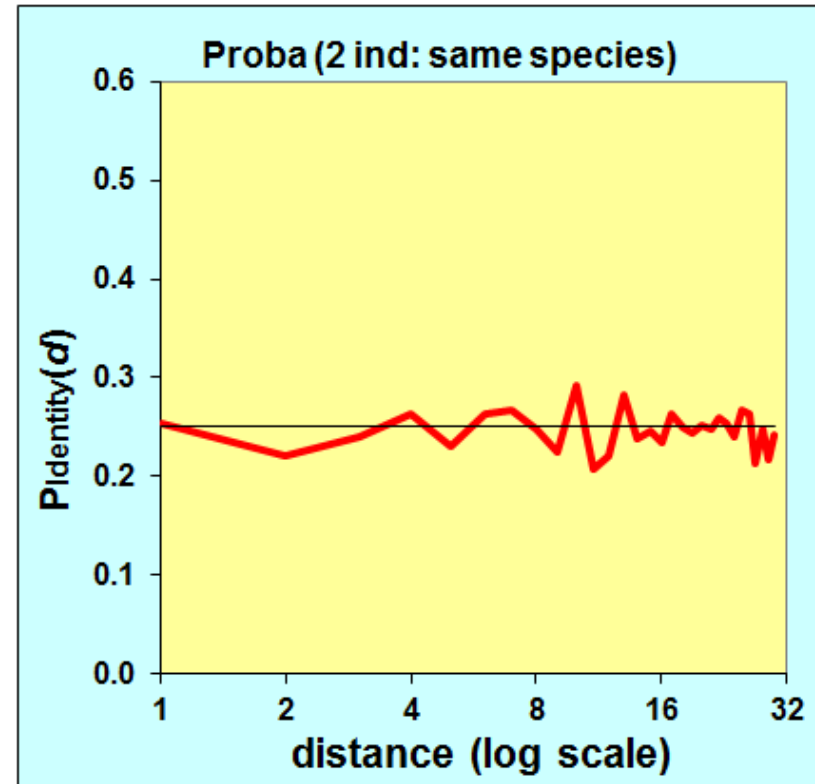
Mortality rate = 50% Dispersal distance = 10 step Time = 0

Habitat selection = 0.1 $R(sp/envi) = 0.01$



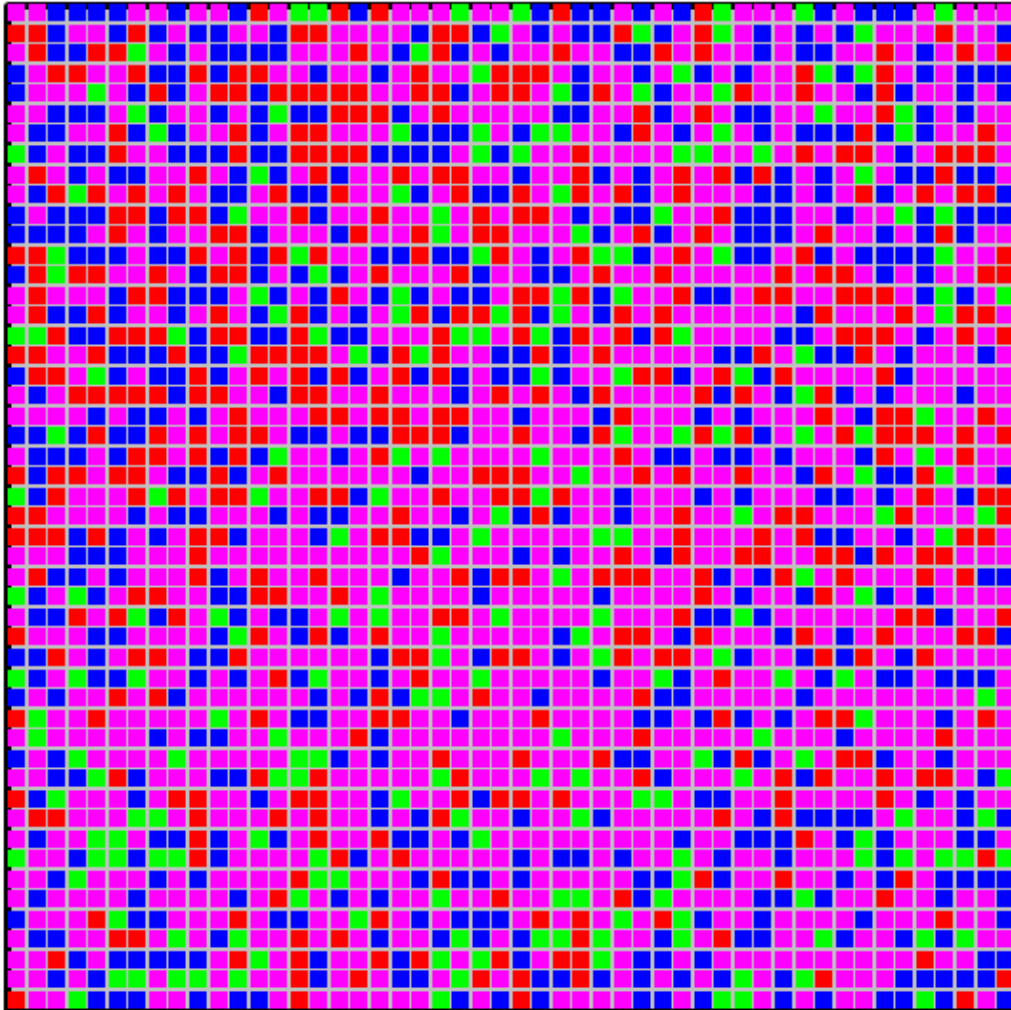
Time = 0

- species1 (freq=0.24)
- species2 (freq=0.26)
- species3 (freq=0.26)
- species4 (freq=0.24)



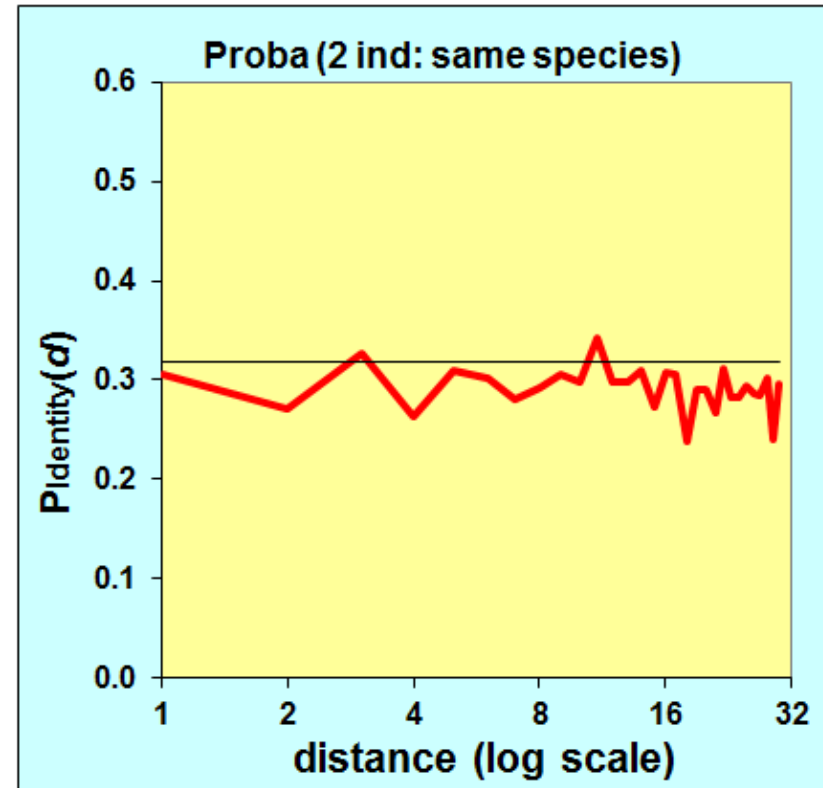
Filtre environnemental sur gradient ecol + dispersion étendue (100 pas de temps)

Mortality rate =	50%	Dispersal distance =	10 step	Time =	100
Habitat selection =	0.1	R(sp/envi)=	0.1		



Time = 100

- species1 (freq=0.25)
- species2 (freq=0.2)
- species3 (freq=0.45)
- species4 (freq=0.09)



Modèle de communauté neutre (Hubbell 2001)

-> toutes les espèces sont équivalentes;

la notion d'espèce se réduit à une étiquette héritable

Modélisation d'une communauté neutre

+ capacités de dispersion limitées dans l'espace:

-> **des espèces peuvent coexister longtemps malgré l'absence de différenciation de niche**

-> **des structures spatiales apparaissent**

↪ **effet confondant avec l'impact d'une hétérogénéité du milieu**

Modélisation avec différenciation de niche:

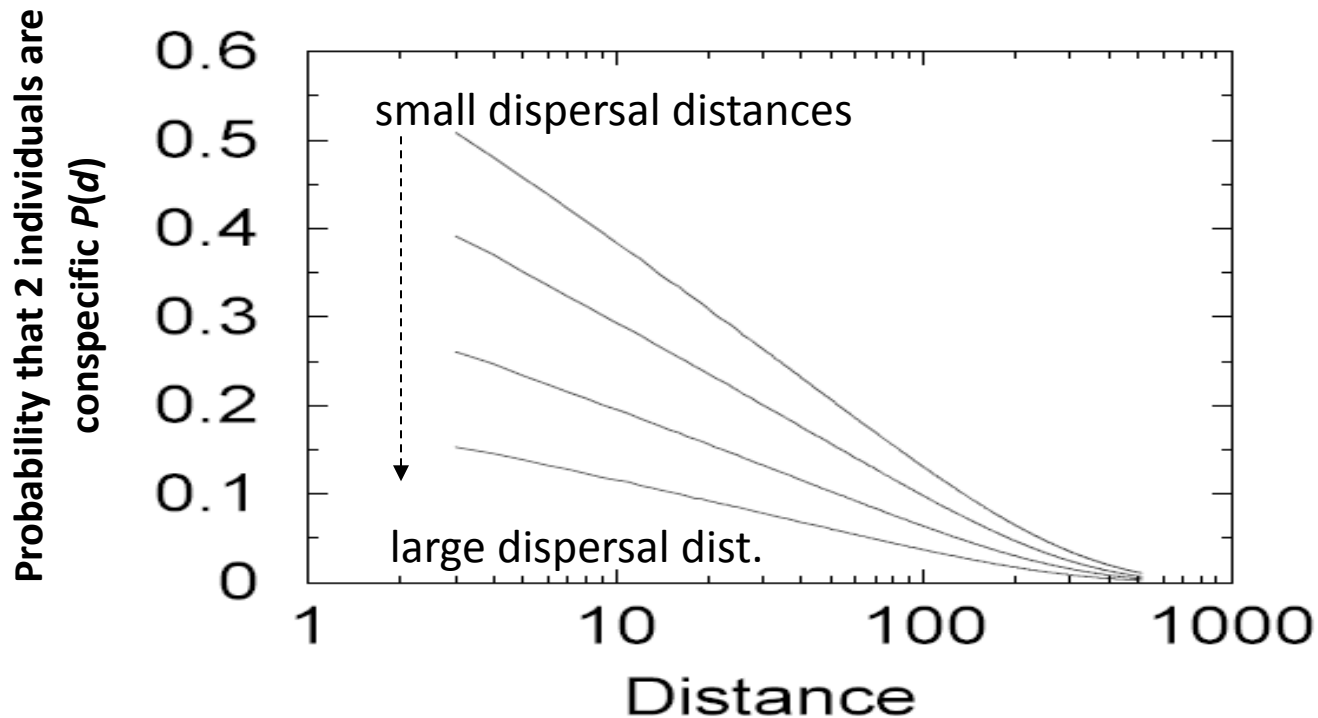
-> **la dispersion limitée peut accroître la réponse des espèces à l'hétérogénéité du milieu**

A Spatially Explicit Neutral Model of β -Diversity in Tropical Forests

J. Chave & E.G. Leigh

Theoretical Population Biology 62, 153–168 (2002)

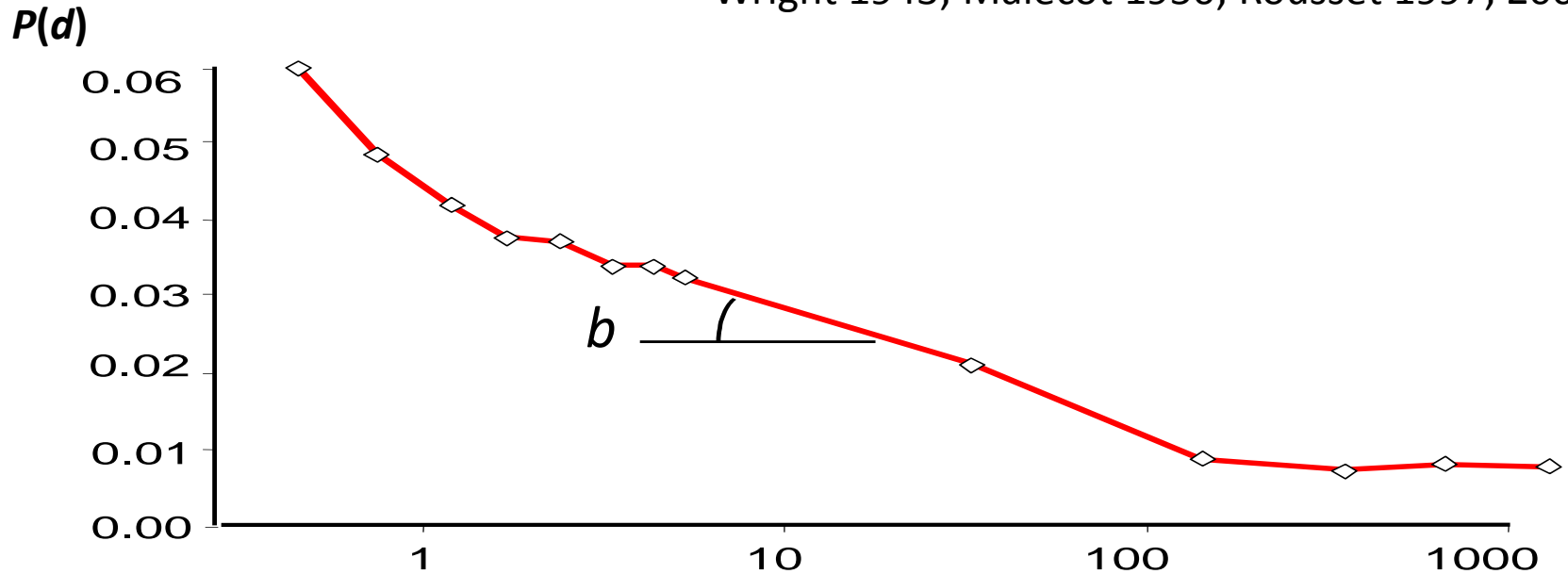
Spatially continuous community with dispersal limitation



⇒ identical to "isolation-by-distance" theory in population genetics

Isolation-by-distance theory

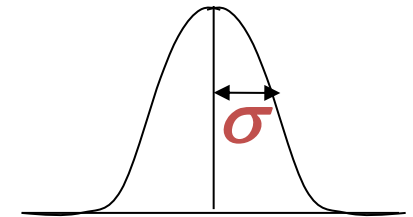
Wright 1943; Malécot 1950; Rousset 1997, 2000



regression slope: $b \approx 1/(2\pi D \sigma^2)$

σ^2 : mean squared dispersal distances

D : density of individuals



spatial pattern of alleles/species distribution

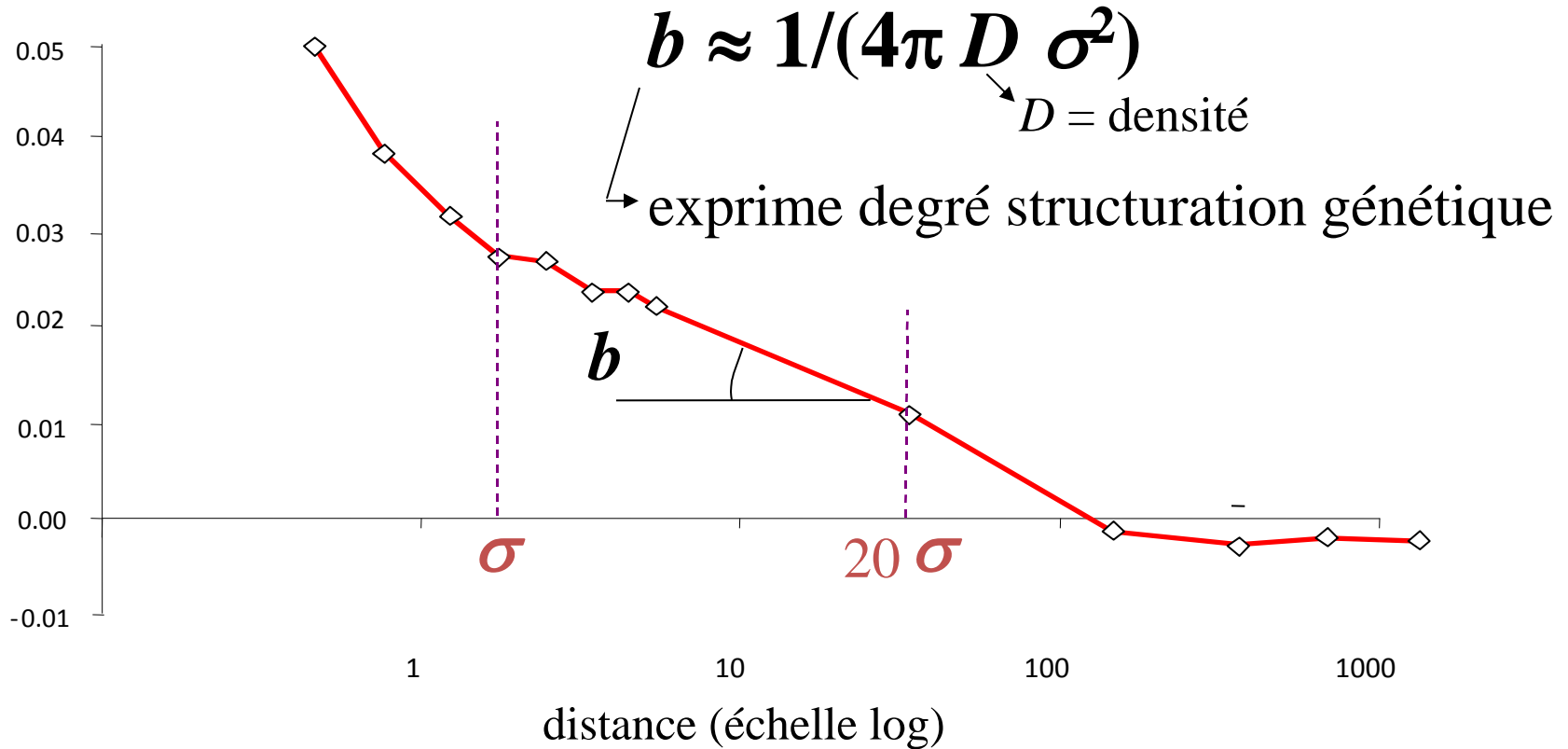
↳ inference of dispersal distances

Relation dispersion des gènes – structure génétique

Prédiction du « modèle d'isolement par la distance »

apparentement inter-indiv.

$F(d)$



impact de la forme de la courbe de dispersion

approximation valable

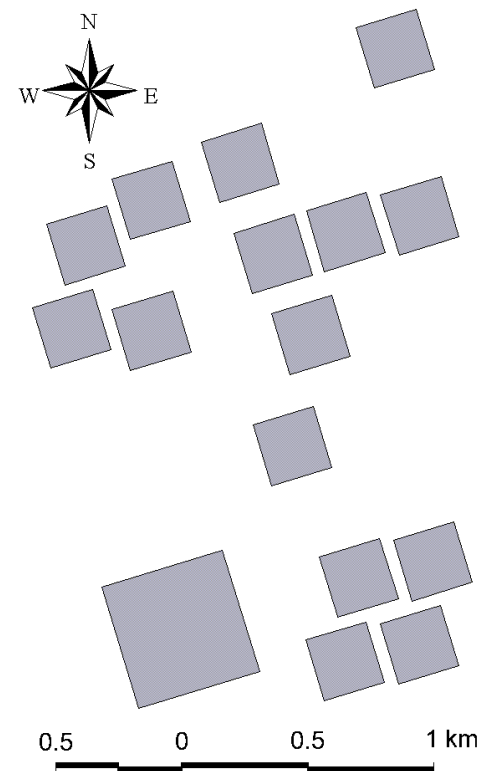
impact des mutations et dispersion longue distance

Application: estimation des flux de gènes chez des arbres tropicaux (Guyane)

Marqueurs génétiques : # individus (# locus)

Espèce	Allo- zyme	Micro- satellite	RAPD
<i>Moronobea coccinea</i>			68 (40)
<i>Vouacapoua amer.</i>		187 (8)	59 (40)
<i>Carapa procera</i>			65 (46)
<i>Symphonia globulifera</i>		171 (4)	57 (66)
<i>Eperua grandiflora</i>	50 (3)		54 (42)
<i>Chrysophyllum sang.</i>	54 (4)		68 (48)
<i>Dicorynia guianensis</i>	135 (4)	181 (6)	70 (51)
<i>Virola michelii</i>	111 (2)		80 (32)
<i>Sextonia rubra</i>		184 (4)	39 (28)

dispositif d'étude de la
régénération des arbres
(site de Paracou)

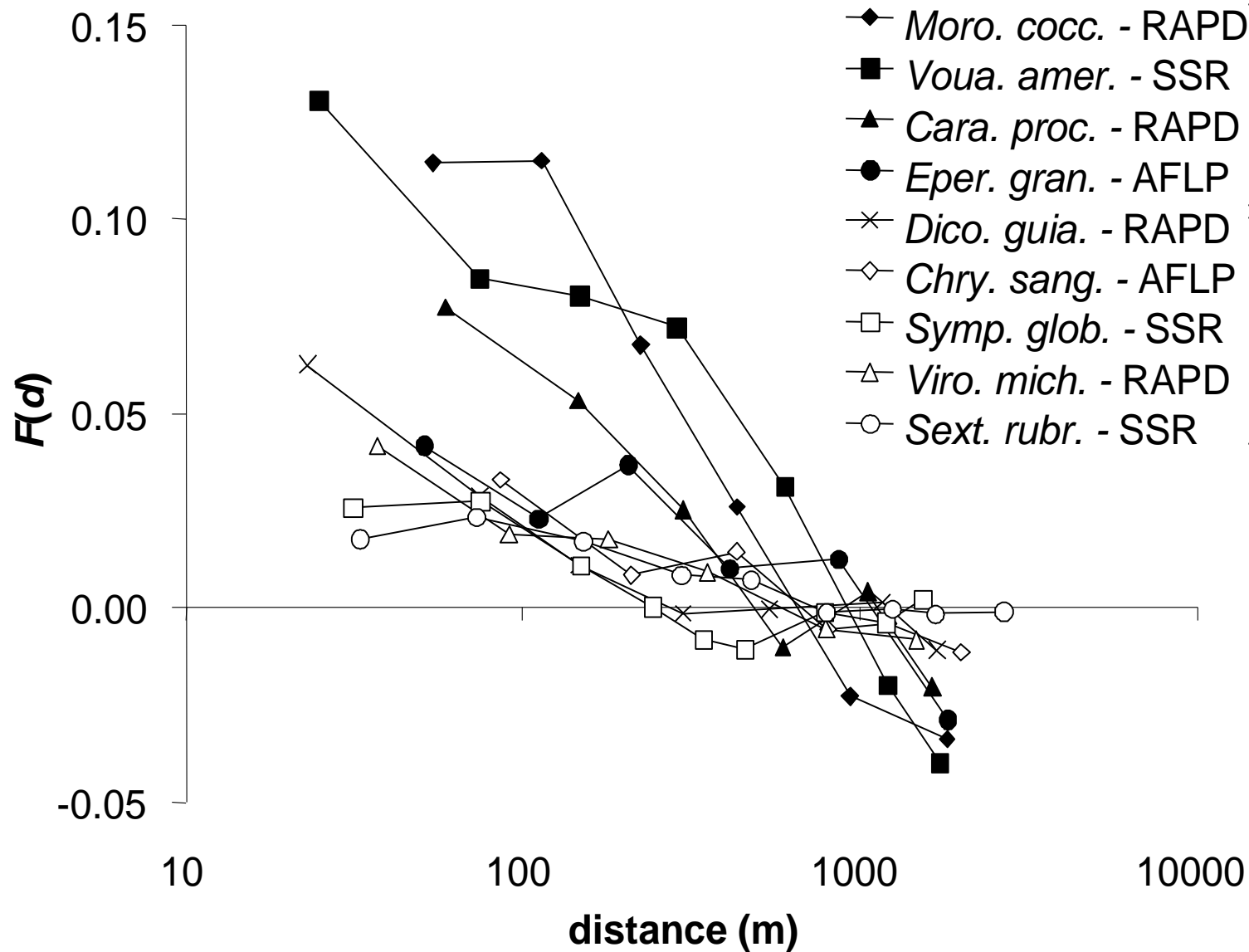


Structures génétiques de populations d'arbres tropicaux (Guyane)

capacité dispersion
graines :

faible

élevée



Hardy *et al.* 2006,
Molecular Ecology

Estimation des distances de dispersion des gènes

(après prise en compte de la densité D)

	σ	Vecteur de dispersion des graines
<i>Symphonia globulifera</i>	141 m	Chauve-souris
<i>Vouacapoua americana</i>	176 m	Rongeur
<i>Carapa procera</i>	182 m	Rongeur
<i>Moronobea coccinea</i>	195 m	Rongeur
<i>Dicorynia guianensis</i>	203 m	Vent, graines lourdes
<i>Eperua grandiflora</i>	323 m	Gravité
<i>Chrysophyllum sanguin.</i>	413 m	Singes
<i>Virola michelii</i>	505 m	Oiseaux, singes
<i>Sextonia rubra</i>	743 m	Oiseaux
<i>Jacaranda copaia</i>	1180 m	Vent, graines légères

Isolation-by-distance theory at the community level

Population genetics

(genes within a species)

- **dispersal** rate & life cycle
equal for all alleles

Community ecology

(species within a community)

- **dispersal** rate & life cycle
species specific
↳ deviation from neutrality 1

Is IBD theory transposable to study community spatial organization?

- genes **neutral** (molecular markers)

- **habitat differentiation**
↳ deviation from neutrality 2

Community organization : niche *versus* dispersal assembly determinism?



Inference on dispersal
👉 **works !!!**



Inference on dispersal
👉 **possible ???**

(cf. Chave & Leigh, TPB 2002;
Condit et al., Science 2002)

Isolation-by-distance in a “quasi-neutral” community

- 
- same behavior with respect to (a)biotic factors
 - different life-cycles (dispersal,...)

Simulation model:

- 30 species (non-overlapping gener)
- seed dispersal species specific $\sigma = 1, 2, 4$ or 8 units

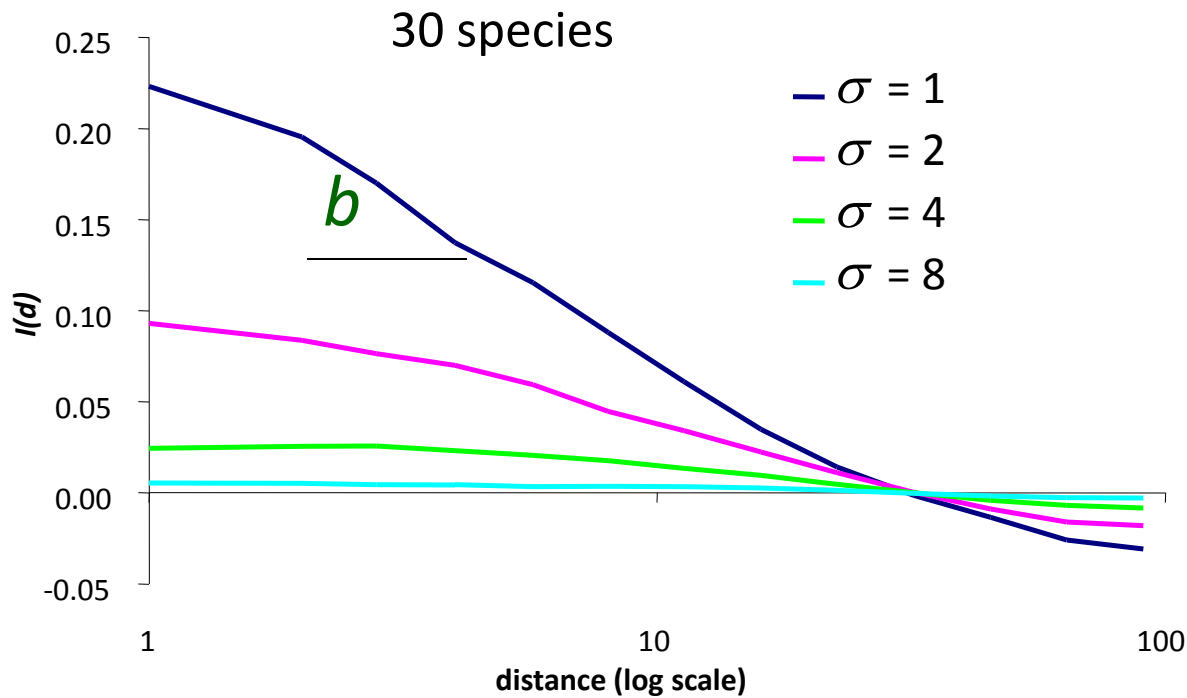
Analyses of spatial pattern :

1°) global 📍 species turnover, $P(d)$ (Prob. 2 indiv. at dist d are conspecific)

2°) per species 📍 $P(d)$ reduced to 2-species (focal / other spp)

and standardized \rightarrow

$$I_{sp}(d) = \frac{P_{sp}(d) - \bar{P}_{sp}}{1 - \bar{P}_{sp}} \rightarrow \text{equivalent to Moran's I}$$



1°) $I_{sp}(d)$ as well as $P(d) \sim \ln(d)$ as in IBD theory

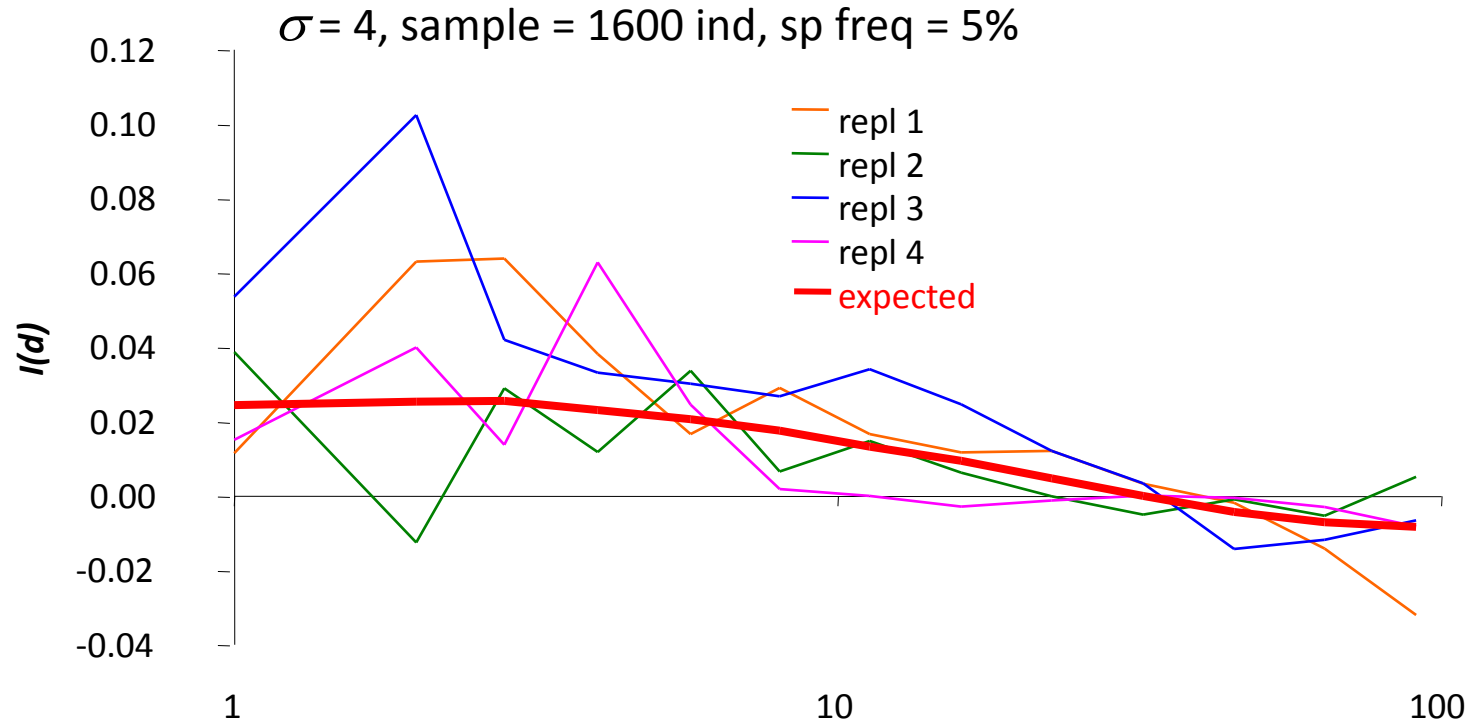
2°) $b_{sp} \approx 1/(2\pi D \cdot \sigma_{sp}^2)$ as IBD theory

where D = global density (all species confounded)

→ IBD theory = good approximation in species rich communities

Estimating dispersal distances (σ_{sp})

Huge stochastic variation :



3°) estimation of σ per species from spatial distribution might be possible
but - **low precision**
- **simplistic model**

adding realism

- overlapping generations (mortality rate per cycle)
- minimal age for reproduction
- minimal age (size) for sampling

⇒ if **parameters equal** for all species : $b_{sp} \approx 1/(2\pi De \cdot \sigma_{sp}^2)$

where De is the effective global density (all species confounded)

$De/D = f(\text{variance reprod success among individuals})$

⇒ if **parameters different** among species : $b_{sp} \approx 1/(2\pi De \cdot K \cdot \sigma_{sp}^2)$

$$K \approx ? \frac{Ds_{sp}}{De_{sp}} \quad \begin{array}{l} \text{sampling density of } sp \\ \text{effective density of } sp \end{array}$$

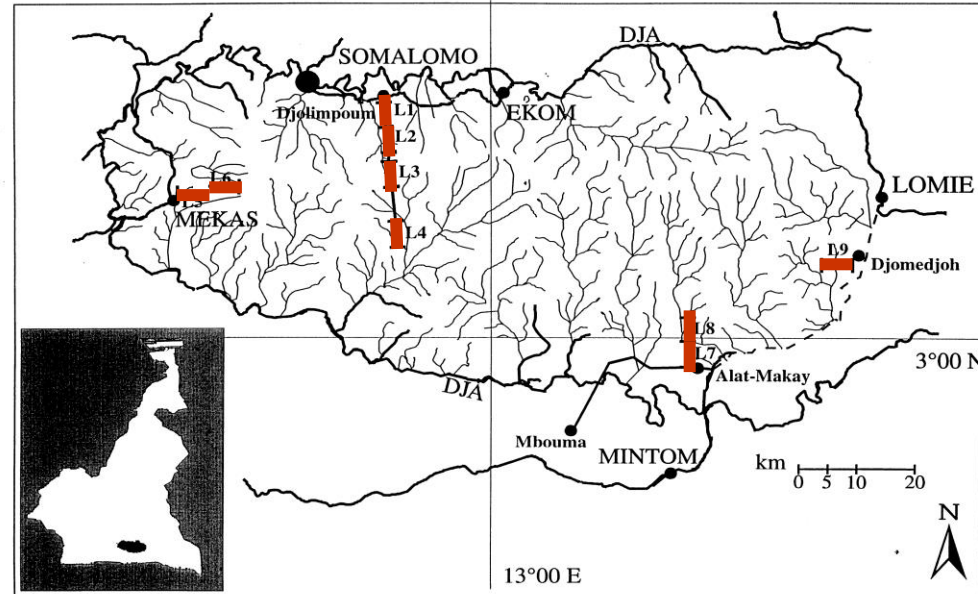
→ estimating σ requires the effective density of each species

↳ difficult to obtain

Spatial distribution of tree species in Dja forest (Cameroon)

B. SONKE

- 9 transects 5 km x 5 m
- 11500 trees (DBH > 10 cm)
375 sp (90 sp with > 30 indiv.)
- 3 main **habitat** types:
 - upland primary forest 74%
 - swamp forest 12%
 - secondary forest 14%



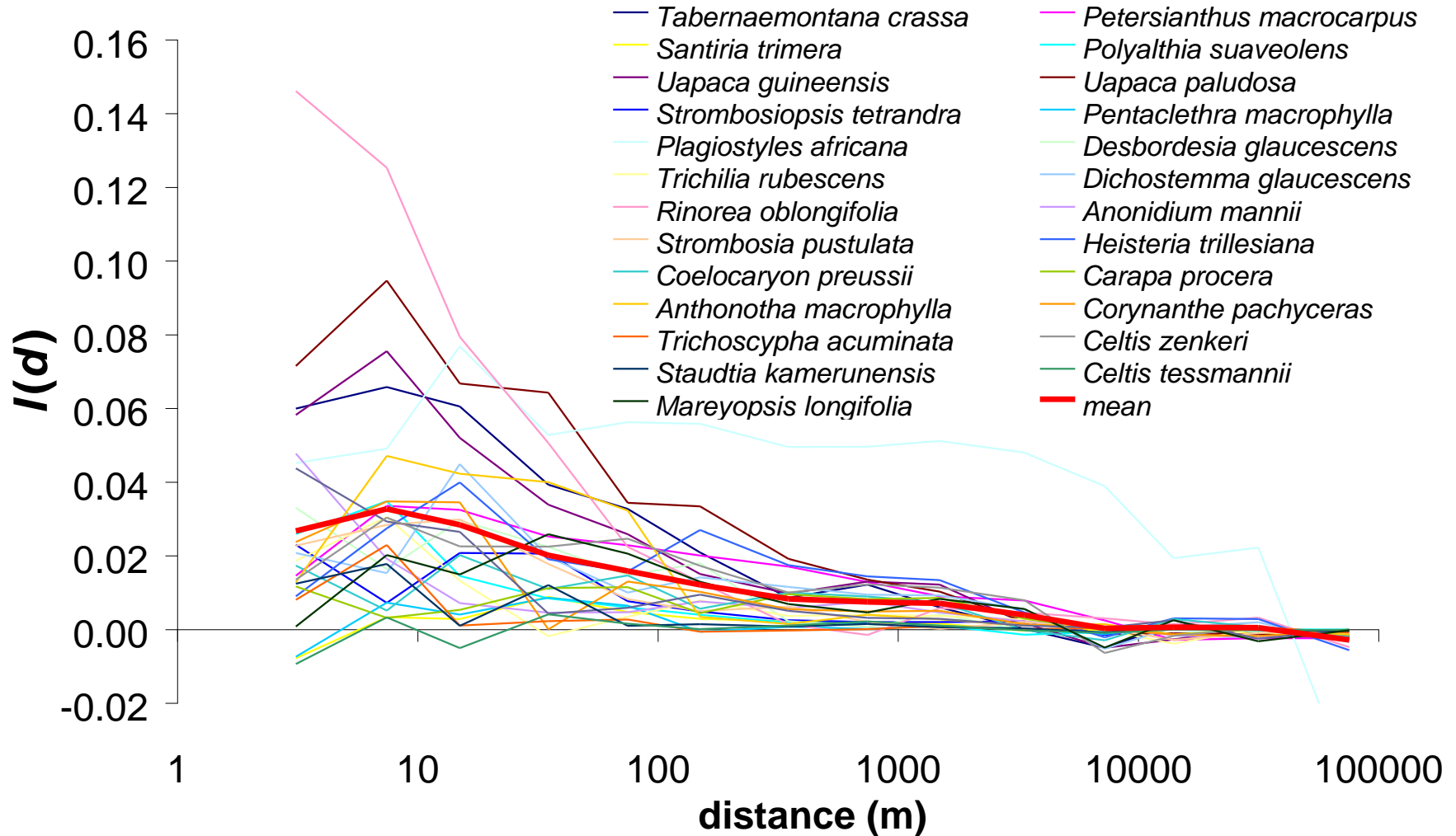
- **Analyses:**
 - $I_{sp}(d)$ per species (> 30 ind) within habitat
 - $P(d)$ among habitat

VS

(Hardy & Sonké, For. Ecol. Manage. 2004)

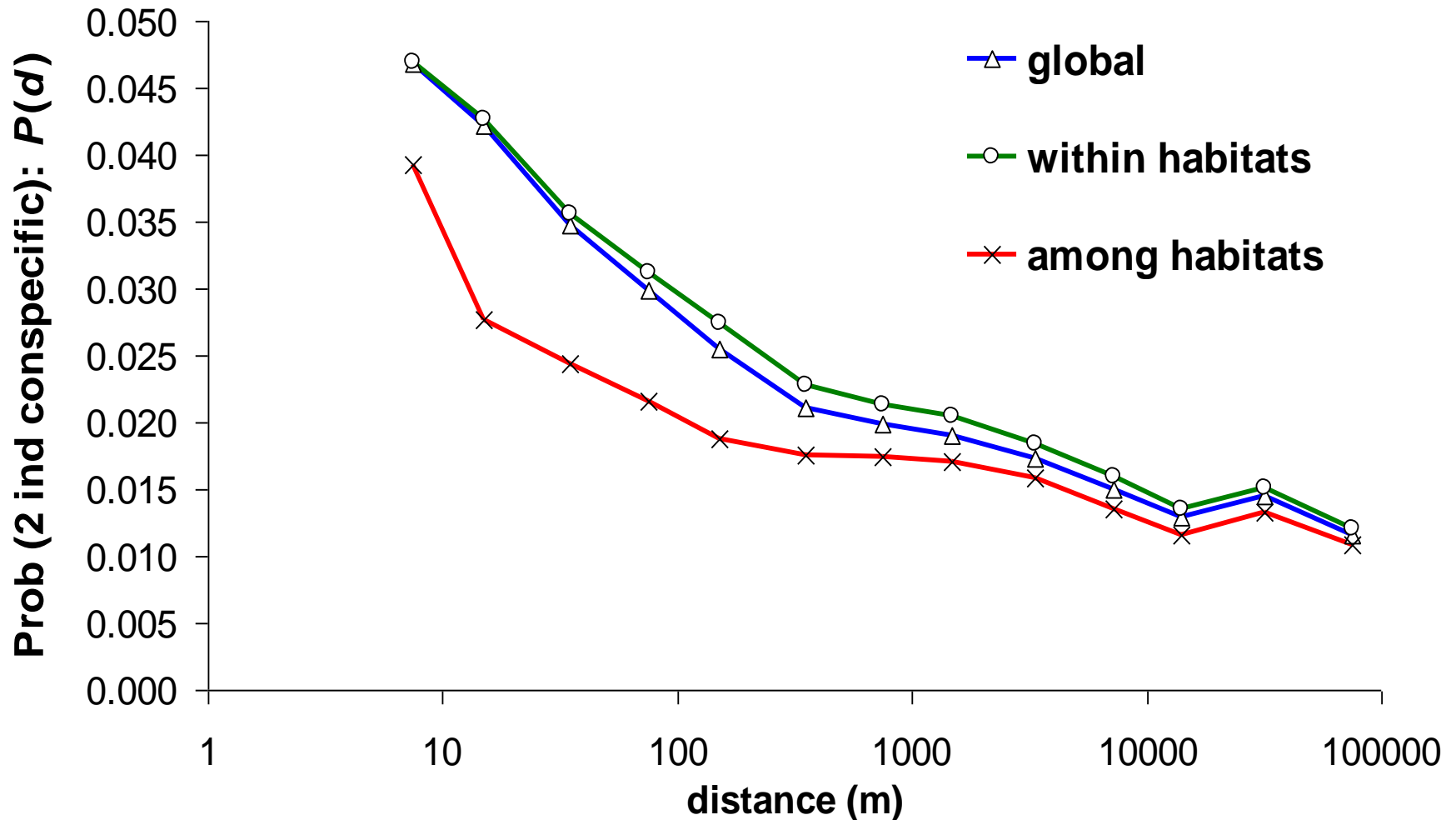
Spatial distribution of tree species in Dja forest (DBH > 10 cm)

25 species (≥ 100 ind)



For many species (and global mean) $I(d) \sim \ln(d) \Rightarrow$ pattern consistent with IBD

Habitat effect



There is a clear habitat effect ($P(d)$ among habitats $<$ $P(d)$ within habitats)
but this affects little the global pattern ($P(d)$ global \approx $P(d)$ within habitats)

Conclusions

- Theory of isolation-by-distance (population genetics)
 - ⇒ useful to predict behavior of neutral communities
- Estimating seed dispersal distances (σ) from the spatial distribution of a species ⇒ possible in theory but differences in life cycles (growth rate, mortality rate,...) among species limit applicability
- Spatial distribution of tree species in tropical forest globally consistent with predictions under dispersal-assembly rules, although niche-assembly also occurs. Relative importance still unclear.