

Biodiversité sous les tropiques : enjeux de modélisation

Franck Jabot & Jérôme Chave

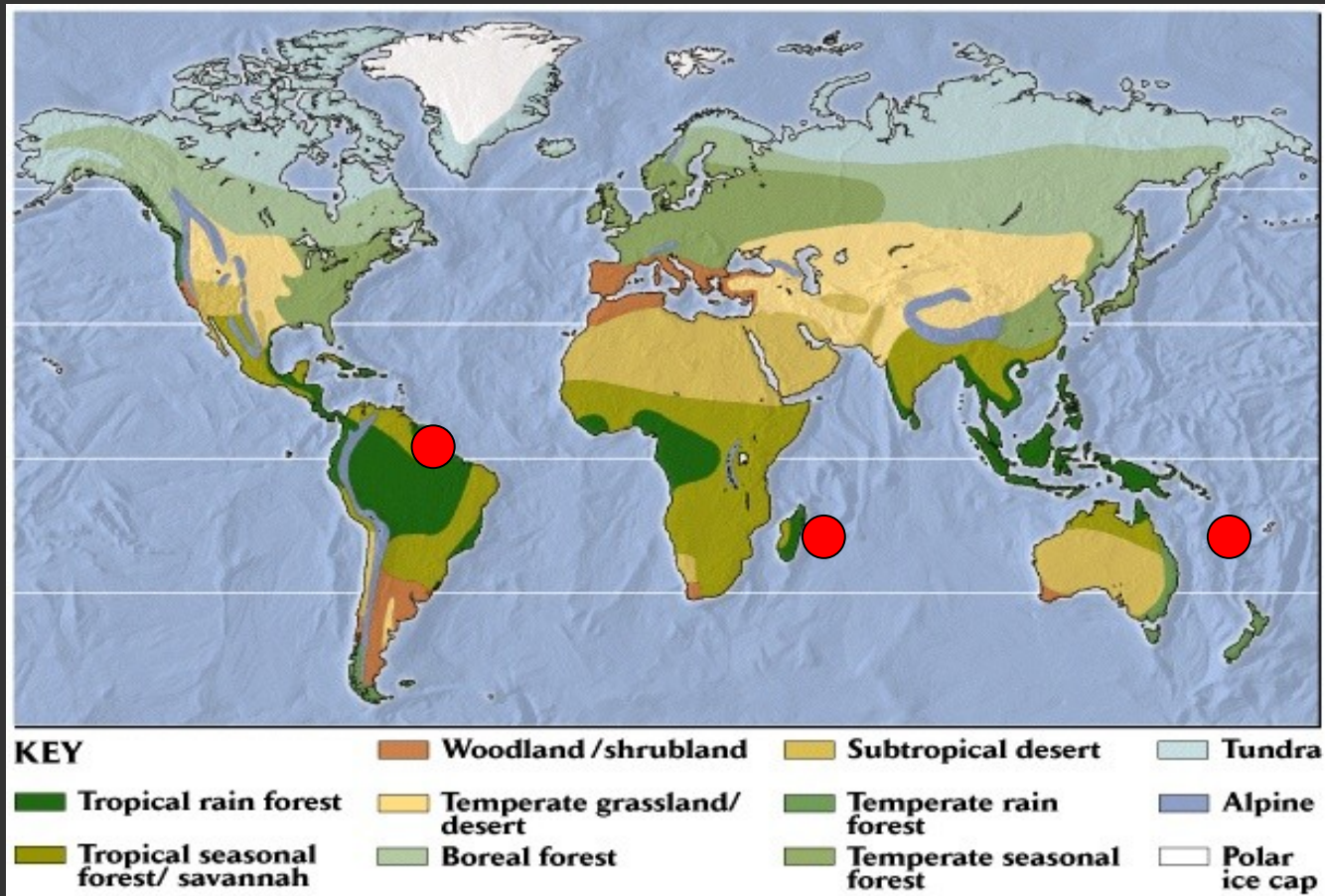
Laboratoire Evolution Diversité Biologique, CNRS
Toulouse
CNRS-Guyane, Cayenne
Dpt Biologie, Ecole Polytechnique



Plan

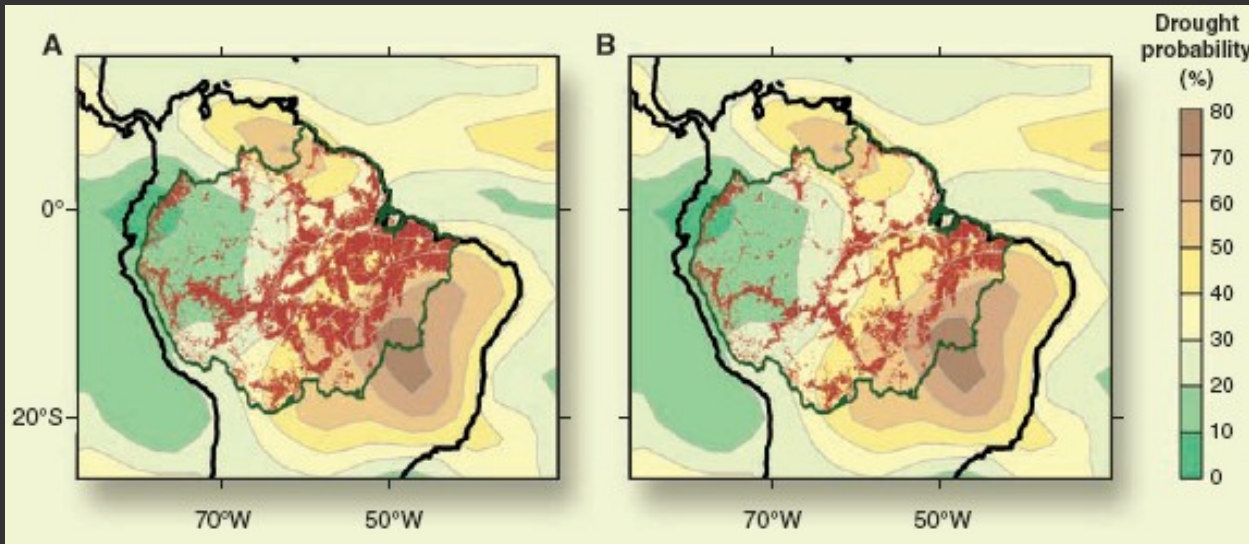
1. Théorie neutre de la biodiversité
2. Neutralité et phylogénies
3. Test de neutralité
4. Modèle non-neutre

Forêts tropicales



- 1 ha = 500 arbres > 10 cm de diamètre ~ 100-200 espèces
- Zone Néotropicale (Amérique du Sud et Centrale) : 22 500 espèces d'arbres

L'avenir des forêts tropicales



Malhi et al. Science (2008)

How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?

Stephen P. Hubbell^{***}, Fangliang He[§], Richard Condit^{*†}, Luis Borda-de-Água^{*‡}, James Kellner[‡], and Hans ter Steege^{**}

^{*}Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles, CA 90095; [†]Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Tropical Research Institute, Unit 0948, APO AA 34002-0948; [‡]Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada T6G 2H1; [§]National Center for Ecological Analysis and Synthesis, University of California, Santa Barbara, CA 93101; [‡]Department of Plant Biology, University of Georgia, Athens, GA 30602; and ^{**}Institute of Environmental Biology, Plant Ecology, and Biodiversity Section, National Herbarium of The Netherlands, Utrecht University, 3584 CA Utrecht, The Netherlands

20-33 % d'extinctions d'espèces d'arbres en Amazonie

Extinction risks of Amazonian plant species

Kenneth J. Feeley¹ and Miles R. Silman¹

Department of Biology, Wake Forest University, Winston Salem, NC 27106

Edited by Harold A. Mooney, Stanford University, Stanford, CA, and approved June 1, 2009 (received for review January 21, 2009)

5-9 % d'extinctions d'espèces de plantes en Amazonie

Theor. Appl. Climatol. 78, 137–156 (2004)
DOI 10.1007/s00704-004-0049-4

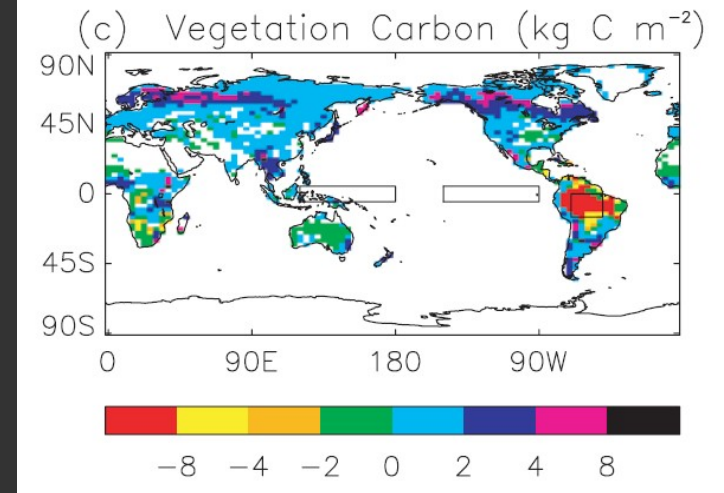
Theoretical
and Applied
Climatology

Printed in Austria

¹ Hadley Centre for Climate Prediction, Research, Met Office, Exeter, UK
² Department of Meteorology, University of Reading, Reading, Berks, UK
³ Centre for Ecology and Hydrology, Wallingford, Oxon, UK

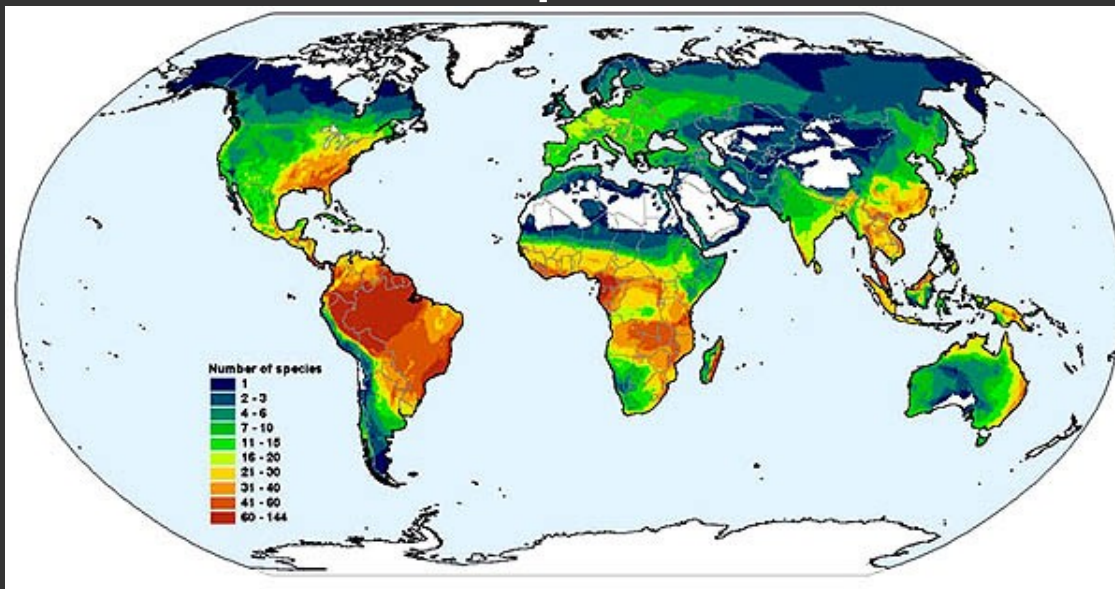
Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century

P. M. Cox¹, R. A. Betts¹, M. Collins², P. P. Harris³,
C. Huntingford³, and C. D. Jones¹



Gradient latitudinal de biodiversité

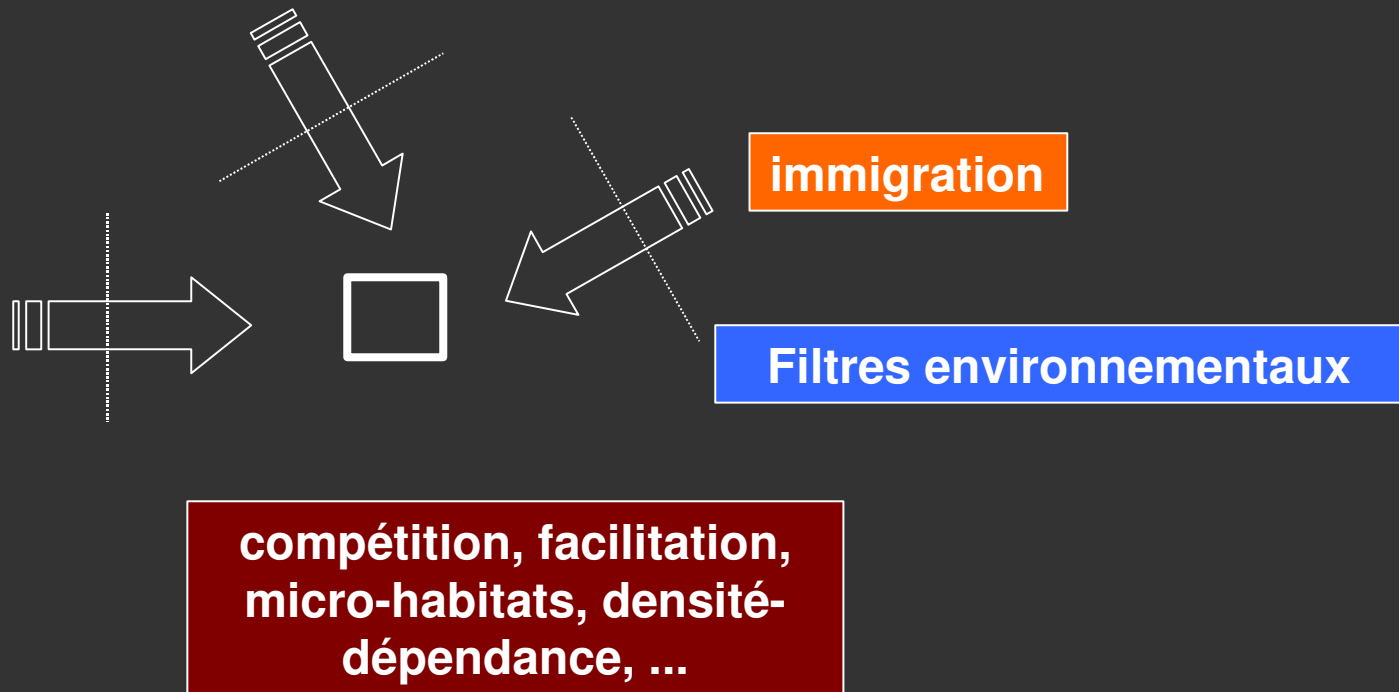
- Amphibiens
 - Grenouilles, Crapauds, Tritons, Salamandres, Céciliens
 - 6200 espèces



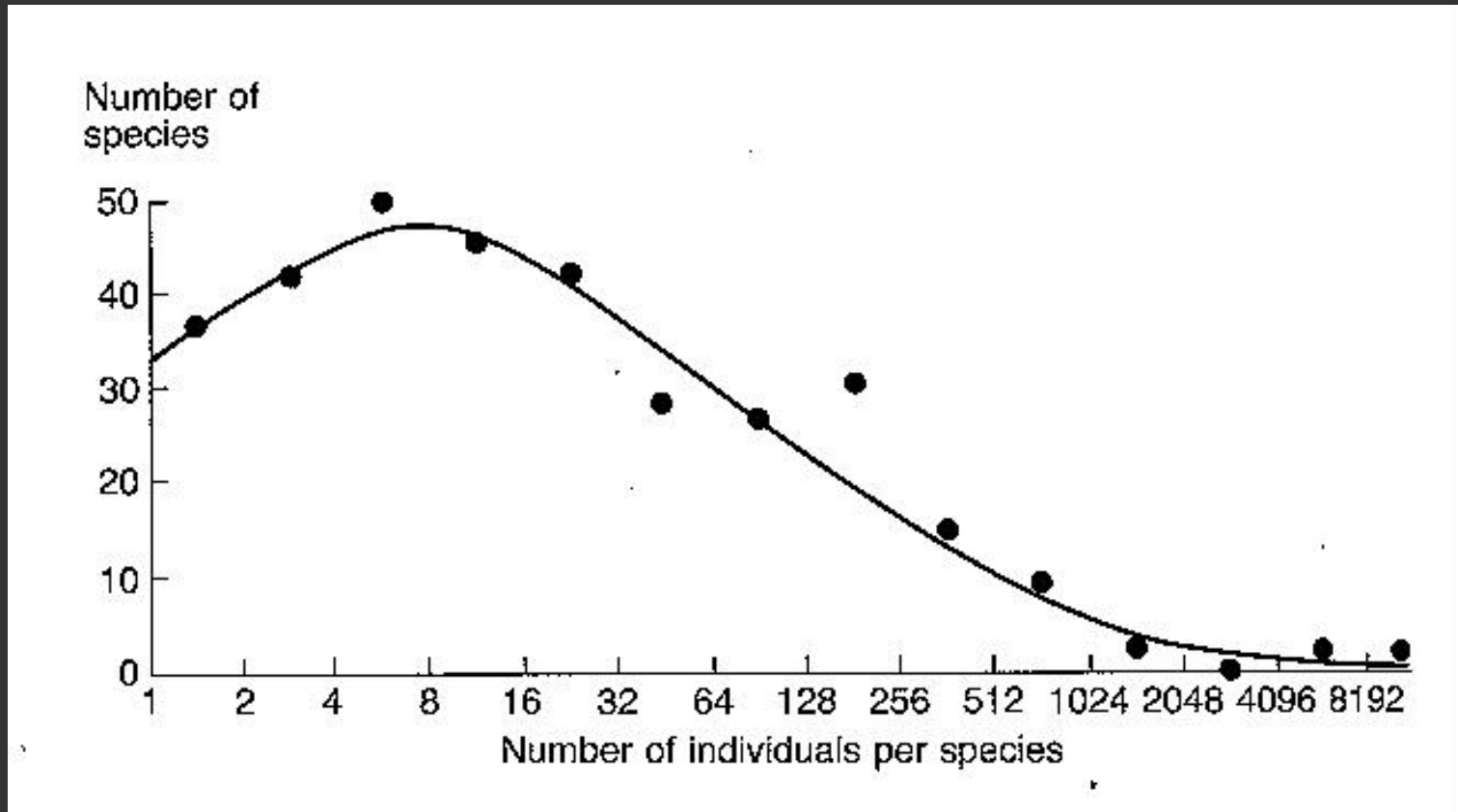
Causes possibles de la forte biodiversité sous les tropiques

- Plus de terres émergées => plus d'espèces
- Plus forts taux de spéciation
- Plus grande hétérogénéité environnementale
- Mécanismes de densité dépendance (régulation biotique) plus intenses
- Plus forte structuration spatiale (due à une plus faible capacité de dispersion)

Maintien de la diversité locale



Distribution d'abondance d'espèces



Modéliser la dynamique locale des assemblages d'espèces



$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \frac{K_i - N_i - \sum_j \alpha_{ij} N_j}{K_i}$$

N_i : abondance de l'espèce i

r_i : taux de croissance de l'espèce i

K_i : capacité de charge de l'espèce i

α_{ij} : interaction de compétition entre l'espèce i et l'espèce j

La « tragédie des paramètres »

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \frac{K_i - N_i - \sum_j \alpha_{ij} N_j}{K_i}$$

- 100 espèces d'arbres : sans interaction entre arbres -> 200 paramètres
- Avec interaction simple -> 10 200 paramètres
- Données pour estimer ces paramètres : dynamique sur moins de 30 ans de 500 arbres

Théorie neutre de la biodiversité

Untangling an Entangled Bank

David Storch, Pablo A. Marquet, Kevin J. Gaston

Hanna Tuomi, Teemu Ruokolainen,¹ Markku Yli-Halla²

The distribution of plant species, the species compositions of different sites, and the factors that affect them in tropical rain forests are not well understood. The main hypotheses are that species composition is either (i) uniform over large areas, (ii) random but spatially autocorrelated because of dispersal limitation, or (iii) patchy and environmentally determined. Using a large data set from western Amazonian rain forests, the hypothesis of uniformity gains no support, but the other hypothesis of environmental determinism explains a larger proportion of the variation between sites than does dispersal limitation; together, they explain 70 to 75% of the variation. Consequently, it is important to consider both dispersal limitation and environmental heterogeneity when planning for conservation and resource use take into account heterogeneity and biogeographic differences.

A test of the unified neutral theory of biodiversity

Brian J. McGill

Department of Ecology and Evolutionary Biology, Arizona 85721, USA

SCIENCE VOL 299 10 JANUARY 2003

Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity

J. Timothy Wootton

© 2005 Nature Publishing Group

Freely available online

Feature

Beyond Neutrality—Ecology Finds Its Niche

Virginia Gewin

From physics to ecology, one formidable goal of scientific exploration is determining the forces at work in nature and how these forces organize our world. In trying to uncover simple laws, scientists must balance the accuracy and complexity necessary to describe essential mechanisms. Sir

Box 1. Neutral Models in Biology Often Spark Controversy

Neutral models are not new in biology, nor is a subsequent debate about their interpretation. Stephen Hubbell, in fact,

Community assembly, and community structure: resource competition, community assembly

REVIEW: ECOLOGY

Neutral Macroecology

Graham Bell

The central themes of community ecology—distribution, abundance, and diversity—display strongly marked and very general patterns. These include the log-normal distribution of abundance, the relation between range and abundance, the species-area law, and the turnover of species composition. Each pattern is the subject of a large literature that interprets it in terms of ecological processes, typically involving the sorting of differently specialized species onto heterogeneous landscapes. All of these patterns can be shown to arise, however, from neutral community models in which all individuals have identical properties, as the consequence of local dispersal alone. This implies, at the least, that functional interpretations of these patterns must be reevaluated. More fundamentally, neutral community models provide a general theory for biodiversity and conservation biology capable of predicting the fundamental processes and patterns of community ecology.

ate an artificial community. Neutral models provide a driving force for ecological dynamic model. Ecological processes responsible for the distribution and abundance of species are invariant, then the null model, a demographic model, and govern the community. We ask, what patterns of community in which demographic characteristics of species they belong

PLOS BIOLOGY

www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0403458101

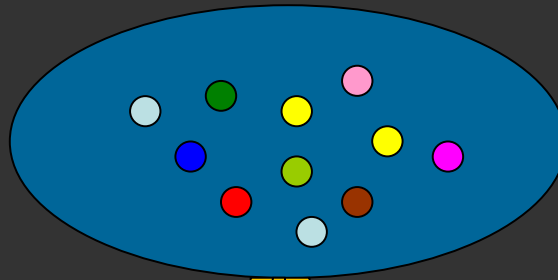
Théorie neutre de la biodiversité



Hypothèse : équivalence des espèces

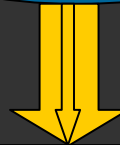
Seulement 2 paramètres

Réservoir régional

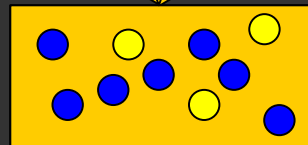


Taux d'apparition de nouvelles espèces θ

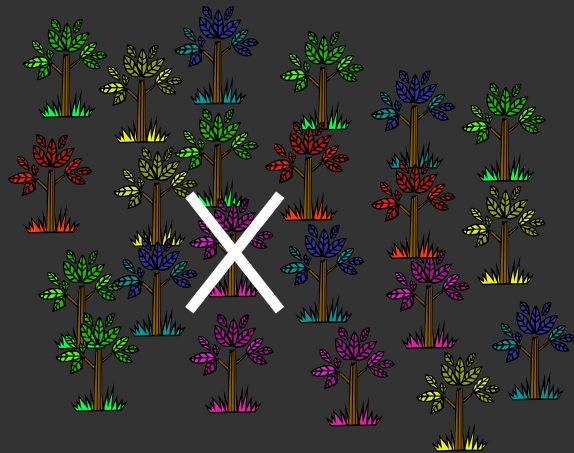
Immigration: m



Communauté locale



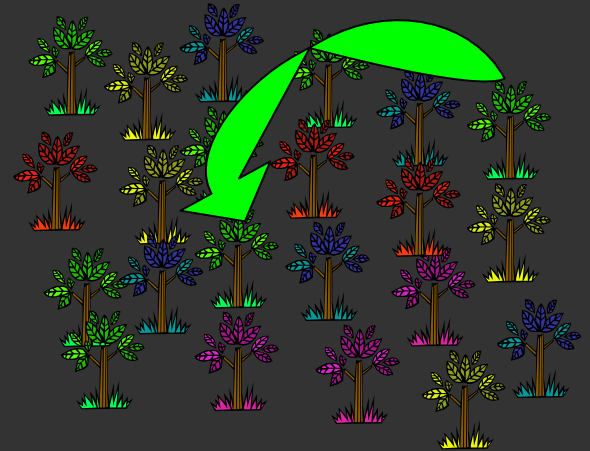
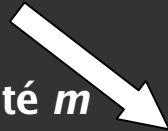
Dynamique locale



Probabilité $1 - m$



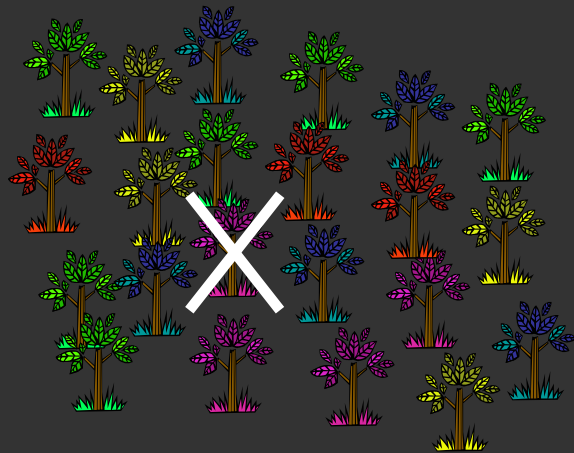
Probabilité m



J = taille de la
communauté locale

m : taux d'immigration

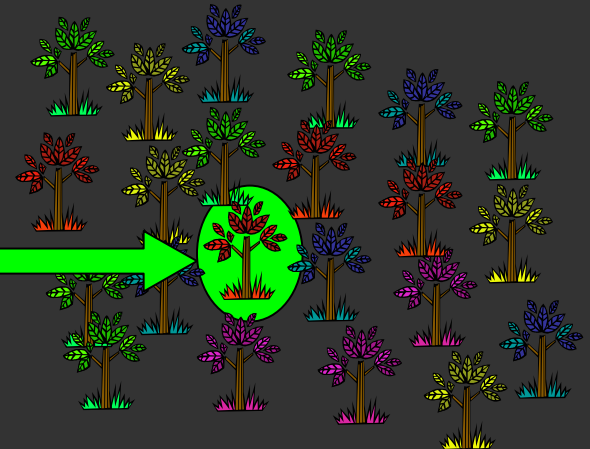
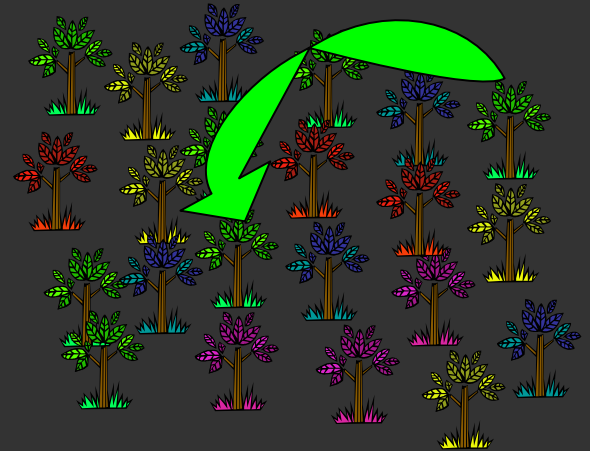
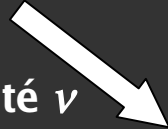
Dynamique régionale



Probabilité $1 - \nu$



Probabilité ν



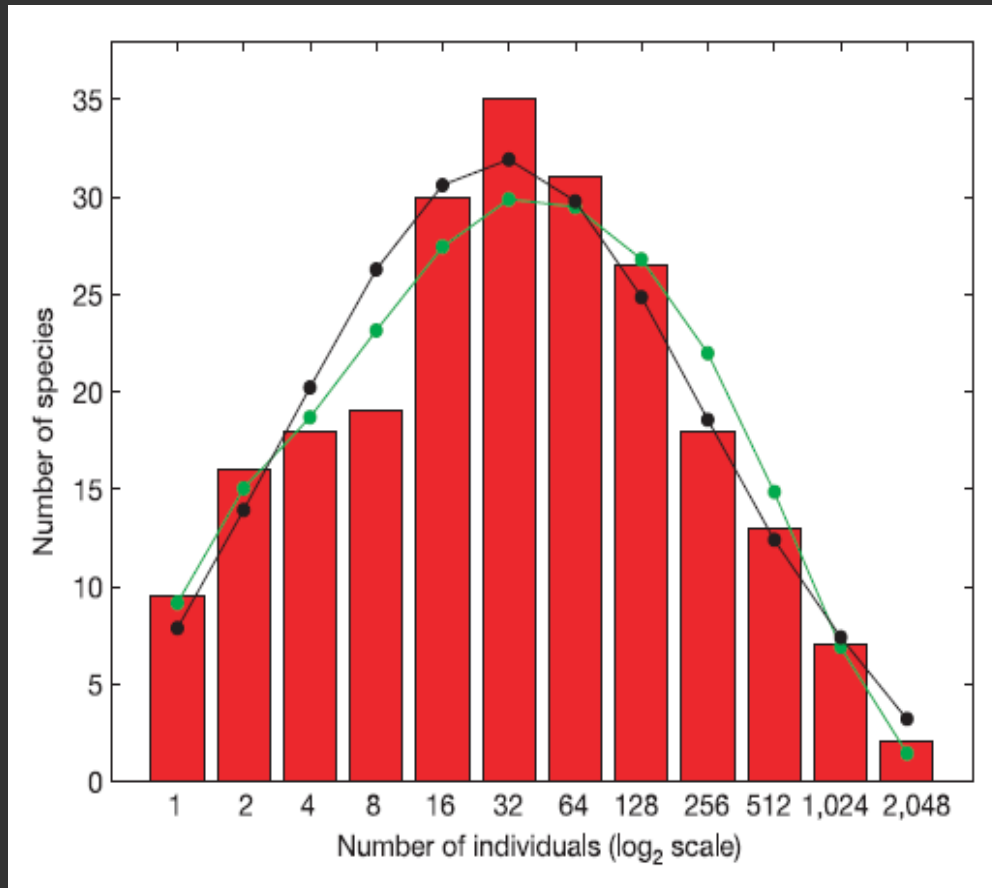
Paramètre $\theta = J_M \times \nu$

θ : paramètre de diversité régionale =
taux de spéciation régional

J_M : taille du réservoir régional

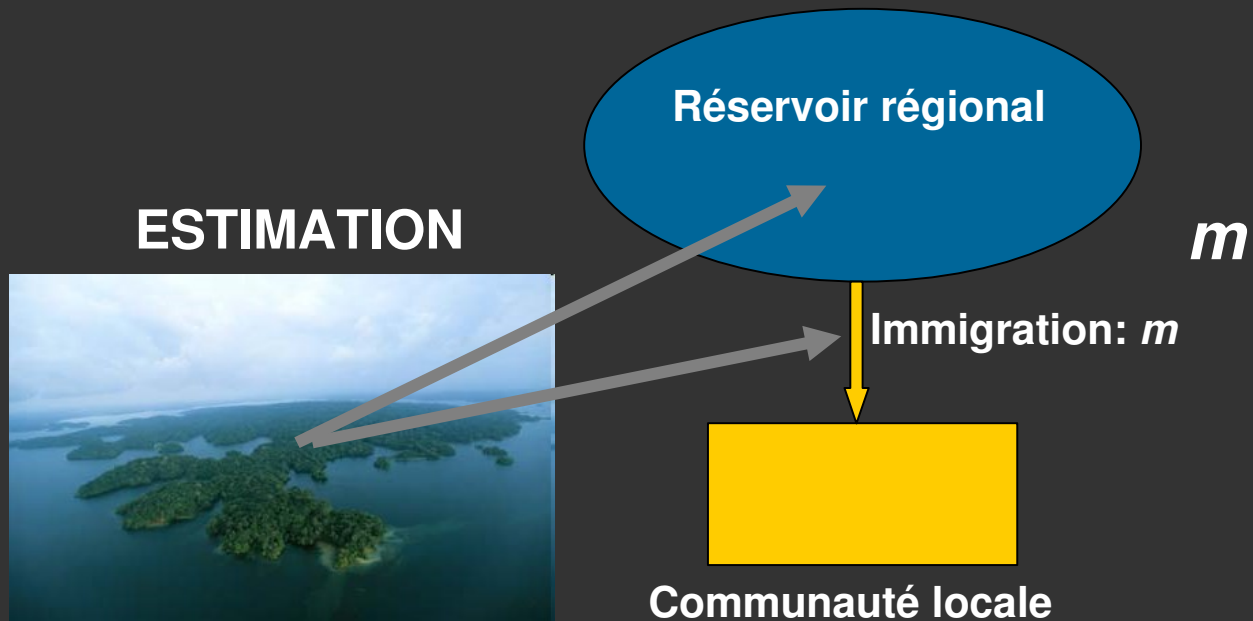
ν : probabilité de spéciation

Comparaison modèle-données

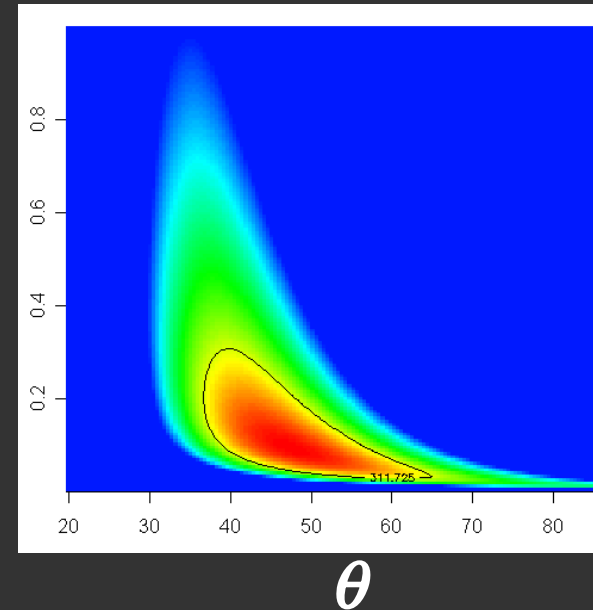


Volkov et al. Nature 2003

Inférence sur les paramètres



Barro Colorado Island, Panama



Estimation par maximum de vraisemblance



$$P[D|\theta, m, J] = \frac{J!}{\prod_{i=1}^S n_i \prod_{j=1}^J \Phi_j!} \frac{\theta^S}{(I)_J} \sum_{A=S}^J K(D, A) \frac{I^A}{(\theta)_A}$$

où $K(D, A) := \sum_{\{a_1, \dots, a_S | \sum_{i=1}^S a_i = A\}} \prod_{i=1}^S \frac{\bar{s}(n_i, a_i) \bar{s}(a_i, 1)}{\bar{s}(n_i, 1)}$

D=distribution d'abondance d'espèces

n_i = nombre d'individus de l'espèce i

Φ_j = nombre d'espèces avec j individus

J = taille de l'échantillon, S = nombre d'espèces dans l'échantillon

$I = J \times m$

$(x)_y = (x+y-1)!/(x-1)!$

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

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

2. Phylogenies et neutralité

- La théorie neutre peut-elle prédire la forme des phylogénies d'espèces ?
- Les phylogénies sont-elles informatives pour l'estimation de paramètres ?

Ecology Letters, (2008) 12: xxx–xxx

doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01280.x

Inferring the parameters of the neutral theory of biodiversity using phylogenetic information and implications for tropical forests

Jabot & Chave (2009)

Le problème

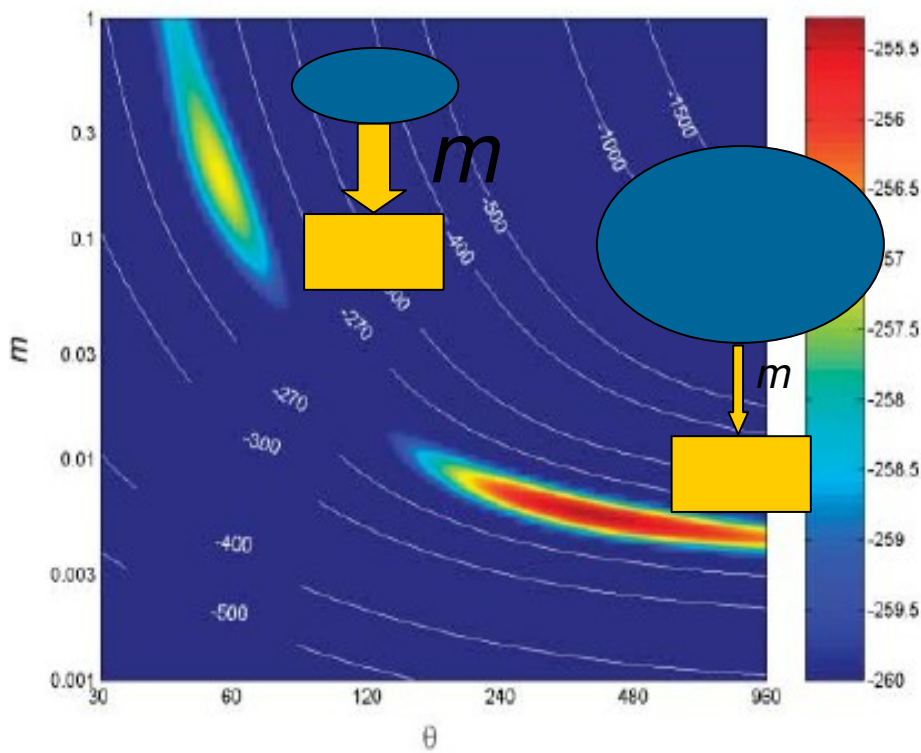


Neutral Ecological Theory Reveals Isolation and Rapid Speciation in a Biodiversity Hot Spot

Andrew M. Latimer,^{1*} John A. Silander Jr.,¹ Richard M. Cowling²

Comment on "Neutral Ecological Theory Reveals Isolation and Rapid Speciation in a Biodiversity Hot Spot"

Rampal S. Etienne,^{1*} Andrew M. Latimer,² John A. Silander Jr.,² Richard M. Cowling³



Peut-on résoudre cette indétermination ?

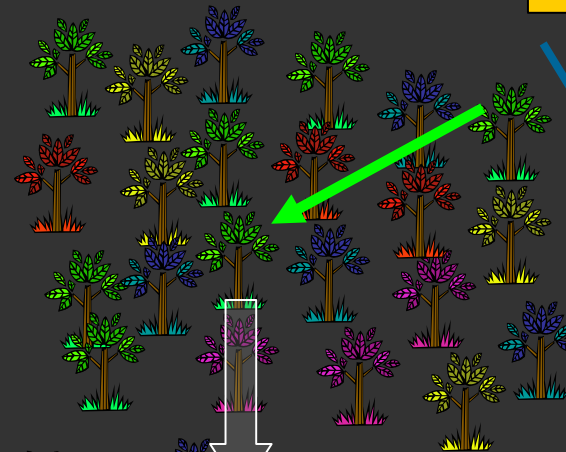
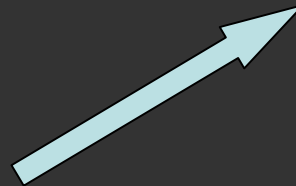
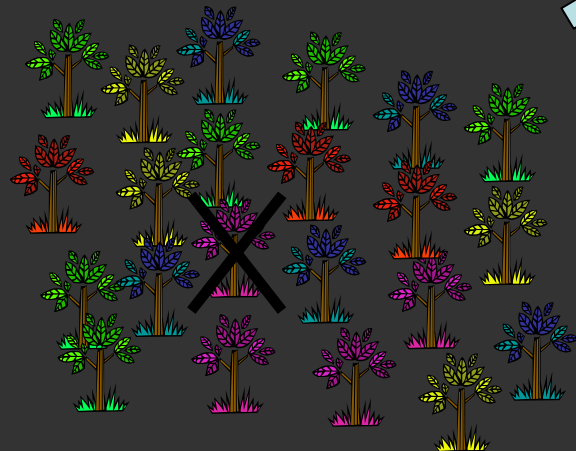
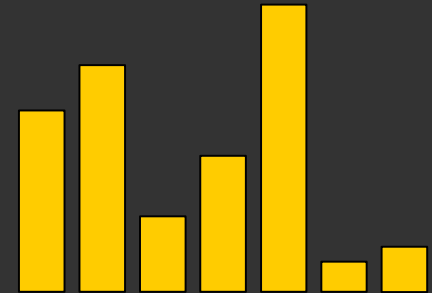
Prédictions du modèle neutre



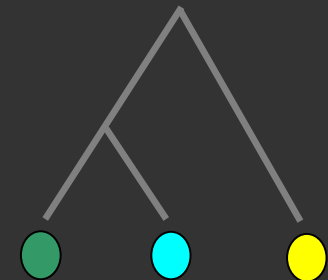
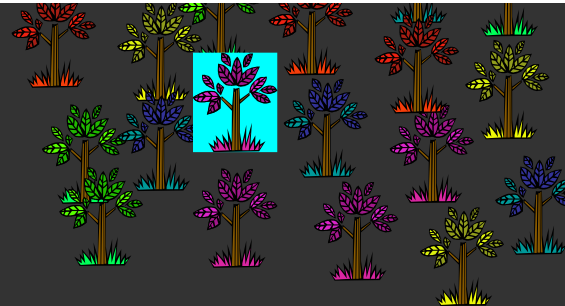
Abondance des espèces

Liens phylogénétiques entre espèces

Dynamique régionale



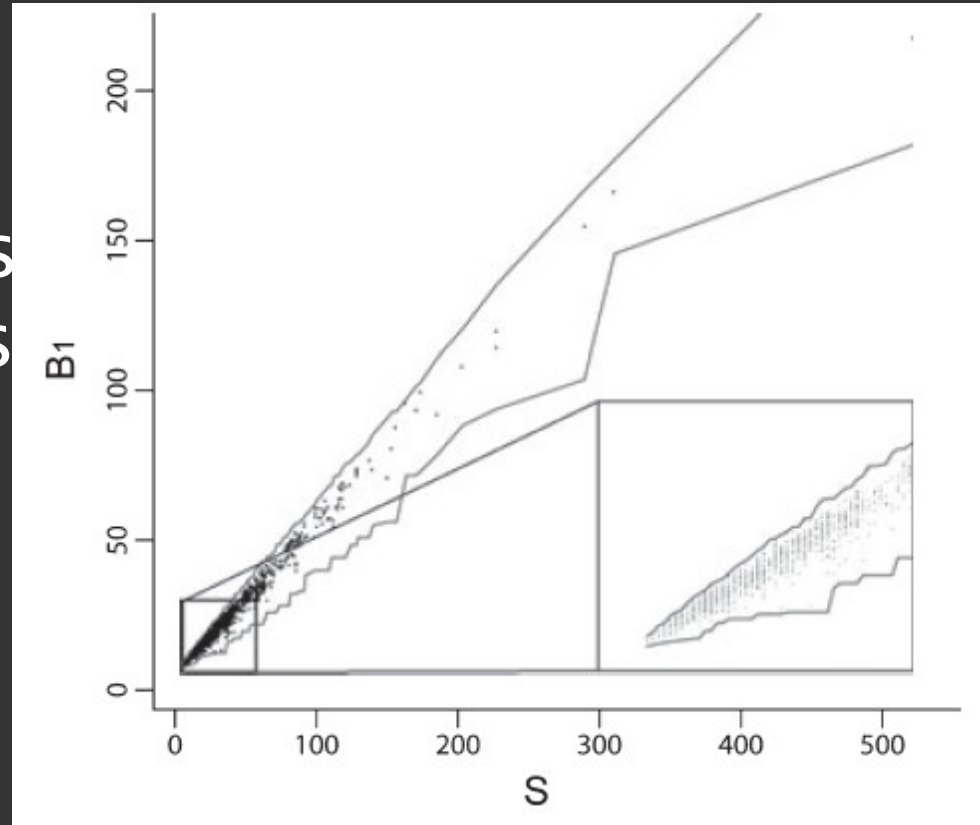
Probabilité θ



Résultat (1)



- Le modèle neutre reproduit bien l'asymétrie des arbres phylogénétiques réels
- (2000 phylogénies de TreeBASE)



Estimation des paramètres par ABC



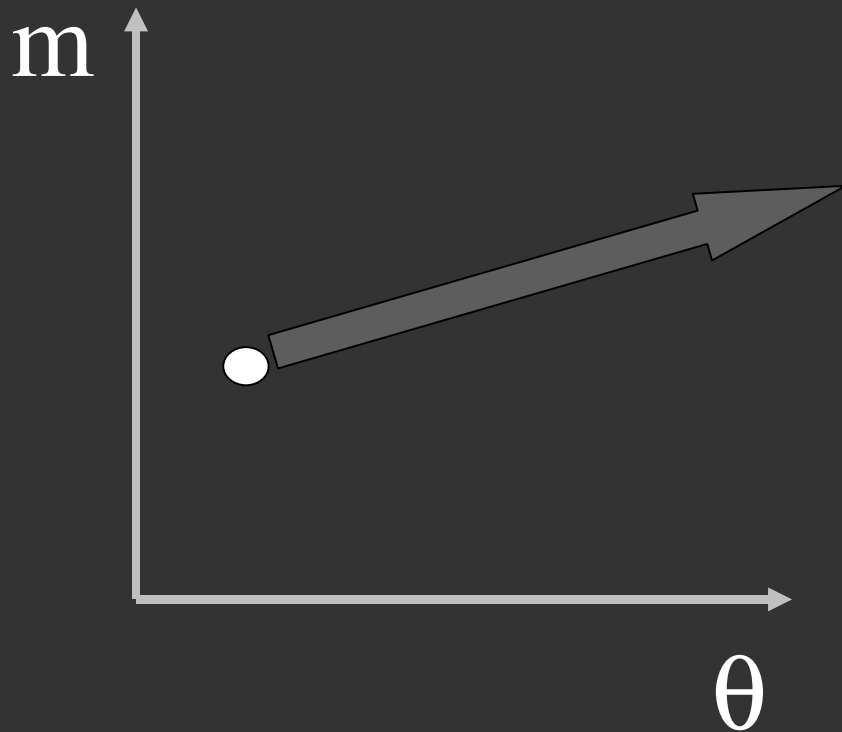
Peut-on utiliser l'information phylogénétique pour mieux estimer les paramètres du modèle neutre ?

-> on utilise une approche ABC avec les statistiques :

- richesse spécifique S
- indice de Shannon H
- statistique de symétrie de l'arbre, B_1

B_1 défini comme $B_1 = \sum_i 1/M_i$, où M_i est le nombre maximal de nœuds entre le nœud intérieur i et une espèce terminale du sous-arbre qu'il sous-tend la sommation s'étendant à tous les nœuds internes sauf la racine

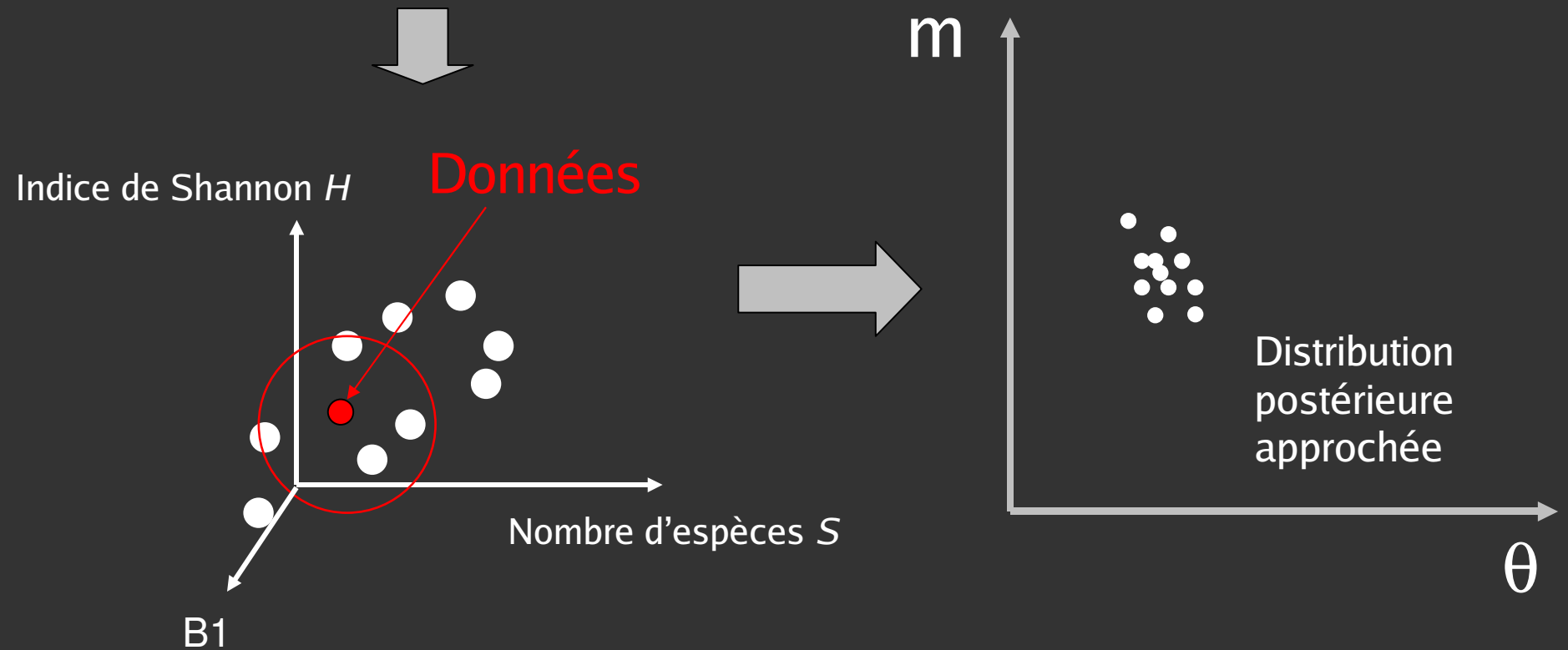
Principe de l'ABC



Statistiques résumantes :

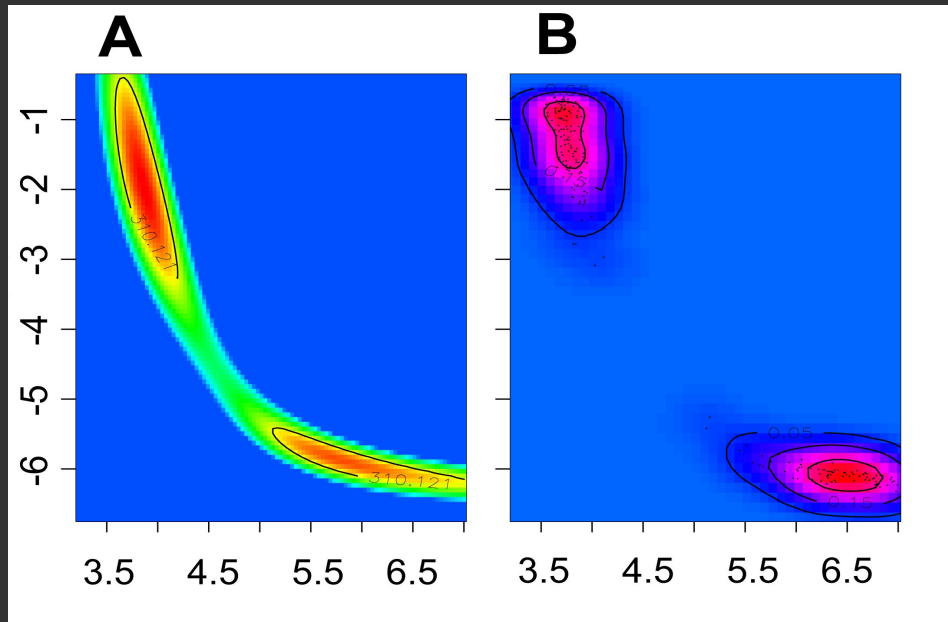
- nombre d'espèces S
- indice de Shannon H
- indice $B1$

Principe de l'ABC



Résultats (2)

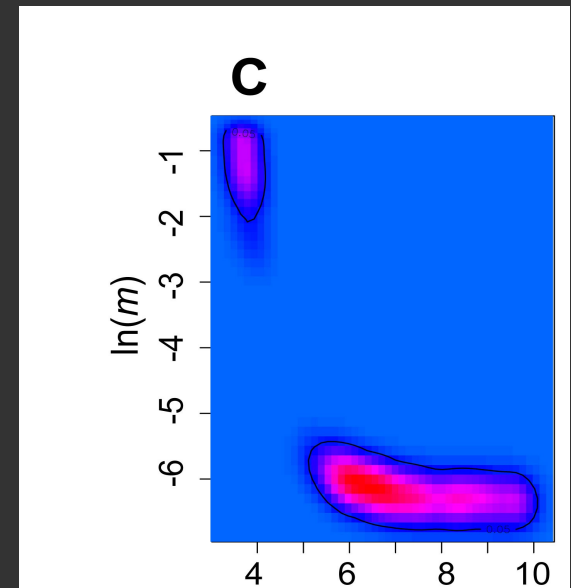
Bonne performance de la méthode ABC en comparaison de la méthode ML exacte



Vraisemblance exacte à partir des abondances

Vraisemblance approchée à partir des abondances

Grâce aux données phylogénétiques, le pic droite de vraisemblance est favorisé



Vraisemblance approchée à partir des abondances

+
Phylogénie

3. Test de neutralité

Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly

David Tilman†

Department of Ecology, Evolution, and Behavior, University of Minnesota, 1987 Upper Buford Circle, St. Paul, MN 55108

This contribution is part of the special series of Inaugural Articles by members of the National Academy of Sciences elected on April 3

Ecology Letters, (2007) 10: 95–104

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x

Ecology, 87(6), 2006, pp. 1370–1377
© 2006 by the Ecological Society of America

RECONCILING EMPIRICAL ECOLOGY WITH NEUTRAL COMMUNITY MODELS

MARCEL HOLYOAK^{1,3} AND MICHEL LOREAU^{2,4}

Department of Environmental Science and Policy, University of California, One Shields Avenue, Davis, California 95616 USA
²Laboratoire d'Ecologie, UMR 7625, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cedex 05, France

Ecology Letters, (2006) 9: xxx–xxx

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x

Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis

Abstract

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.

LETTER

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

Abstract

Ecologists now recognize that controversy over the relative importance of niche and neutrality cannot be resolved by analyzing species abundance data alone. We use classical coexistence theory to reframe the debate in terms of

IDEA AND PERSPECTIVE

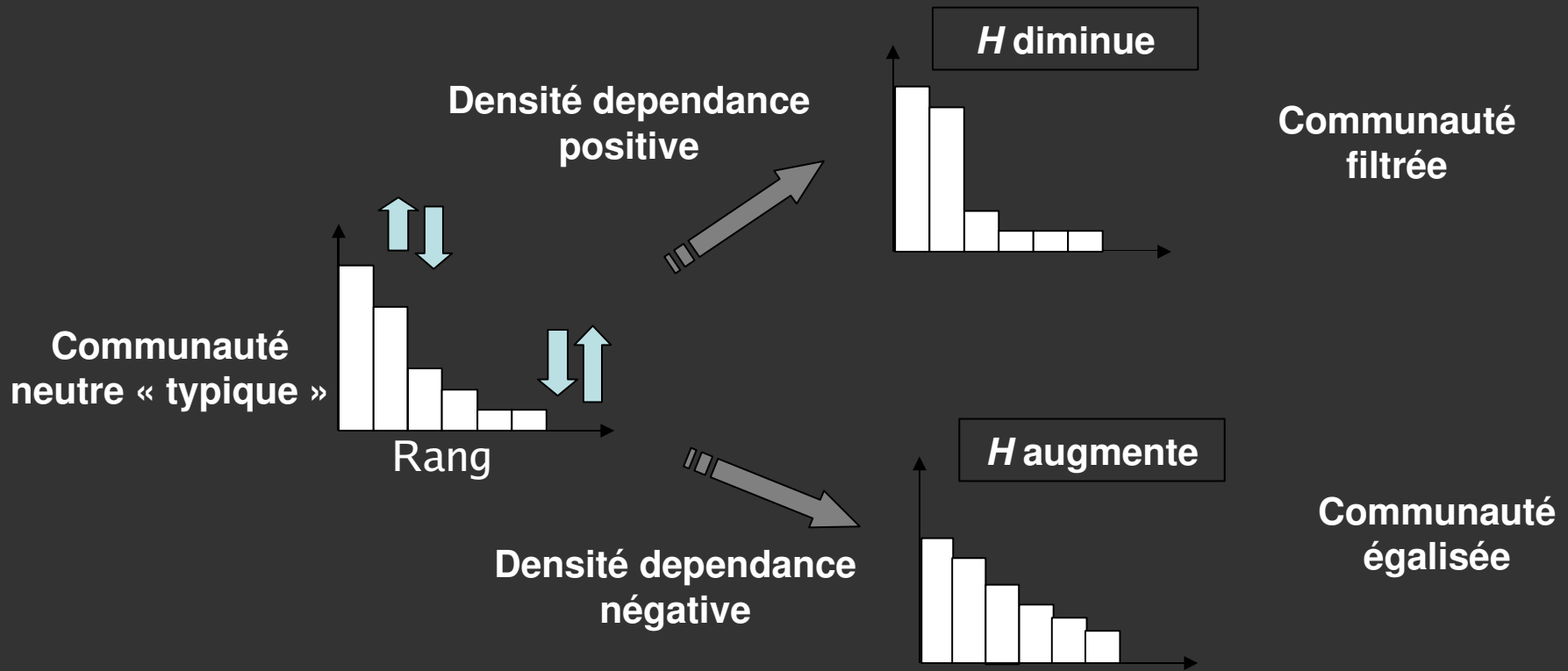
A niche for neutrality

Peter B. Adler,^{1*} Janneke HilleRisLambers² and Jonathan M. Levine³

Test de neutralité



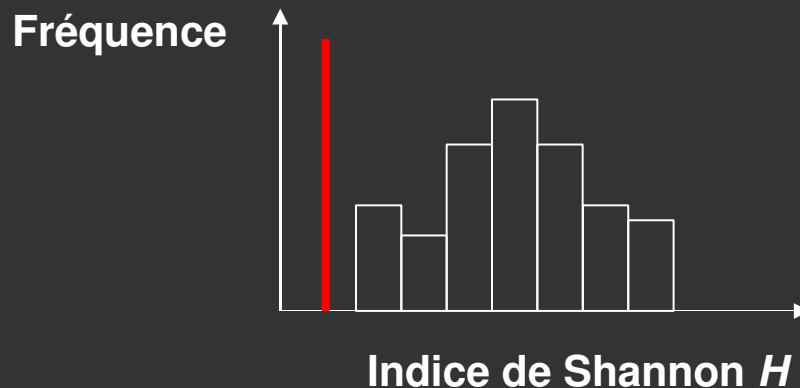
Equitabilité $H = -\sum_i p_i \ln(p_i)$



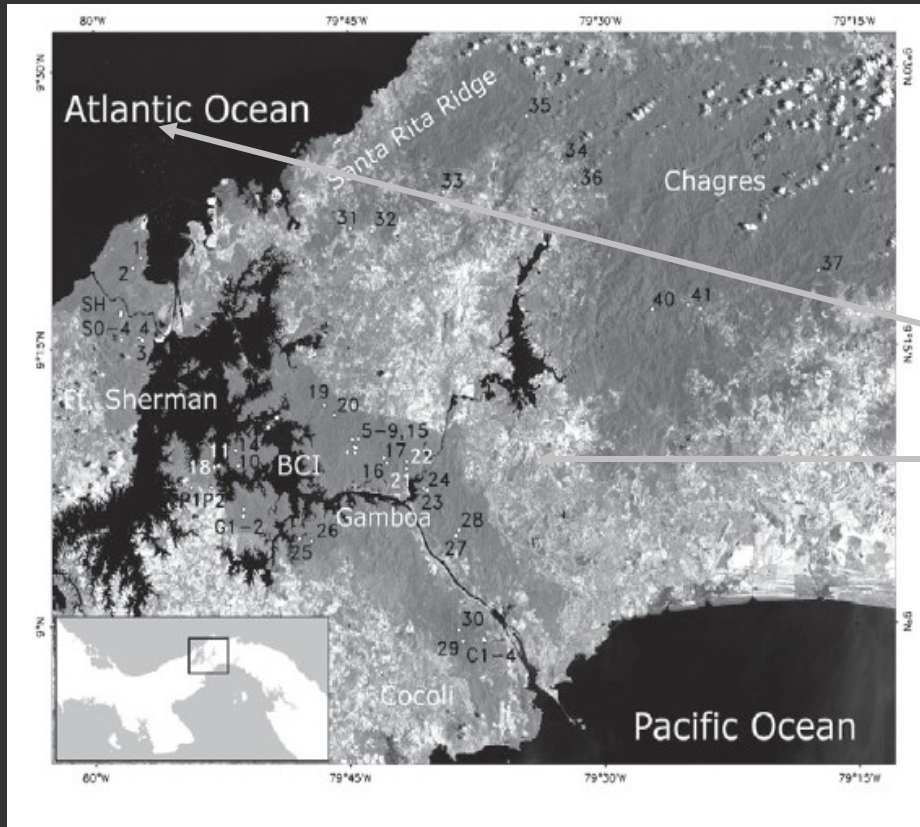
Test de neutralité



1. Caler les paramètres d'un modèle neutre sur les données d'abondance d'une parcelle
2. Utiliser ces paramètres pour simuler des communautés neutres de même taille et de même richesse spécifique
3. Calculer un indice d'équitabilité (indice de Shannon) sur ces communautés neutres simulées -> distribution « nulle » d'équitabilité



Application



50 parcelles de 1 ha, CTFS
(USA)

802 espèces d'arbres

Condit et al. Science (2002)
3000 mm de pluie

1900 mm de pluie

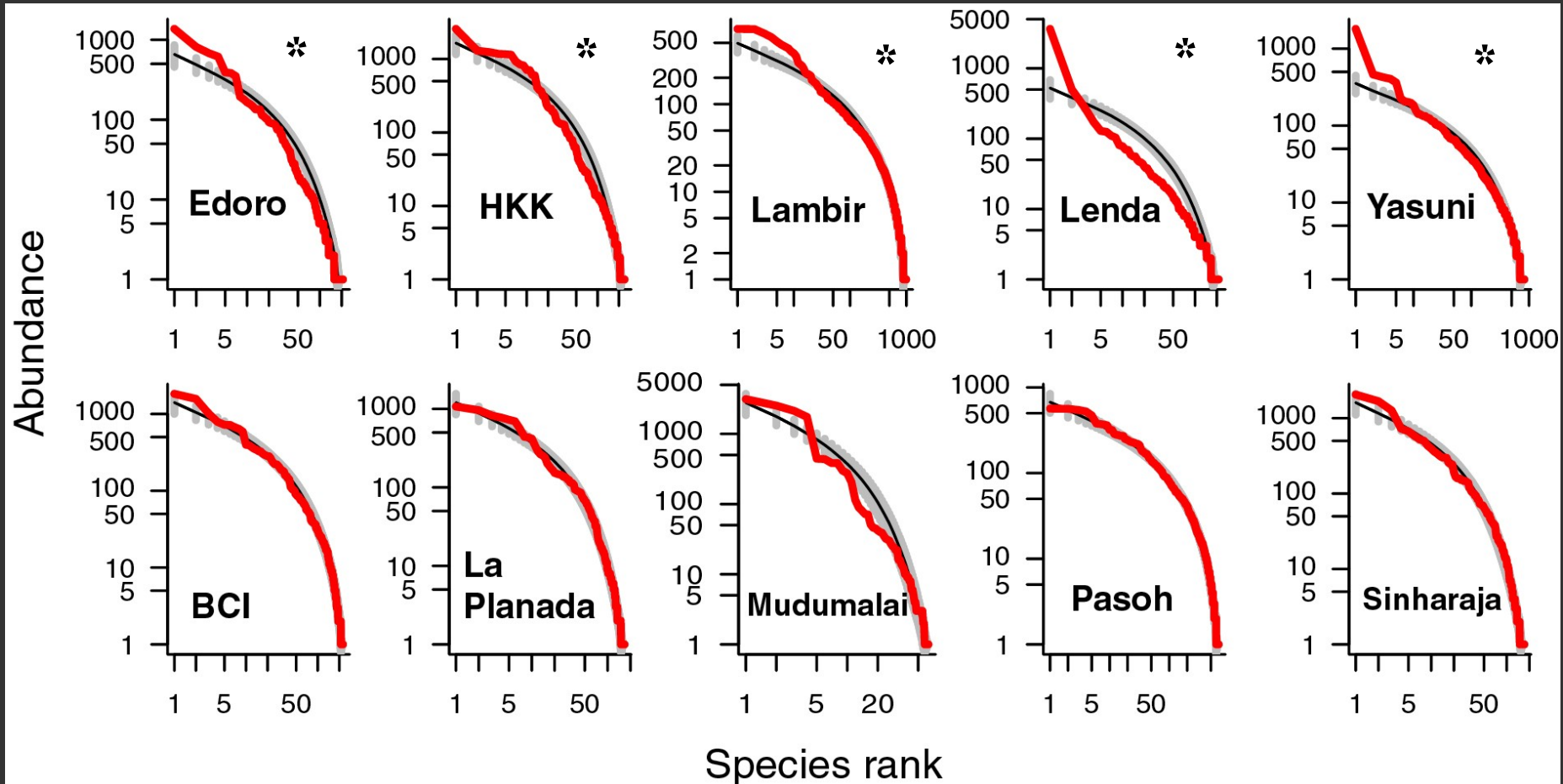


Résultat : 50% des parcelles sont non-neutres

Test à large échelle

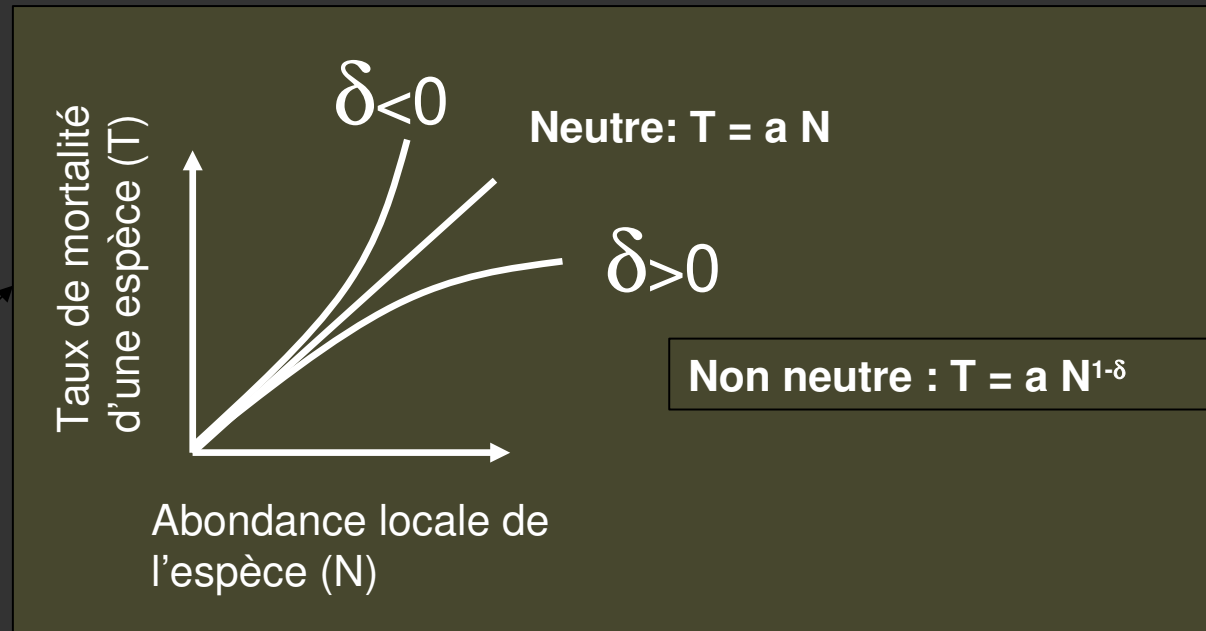
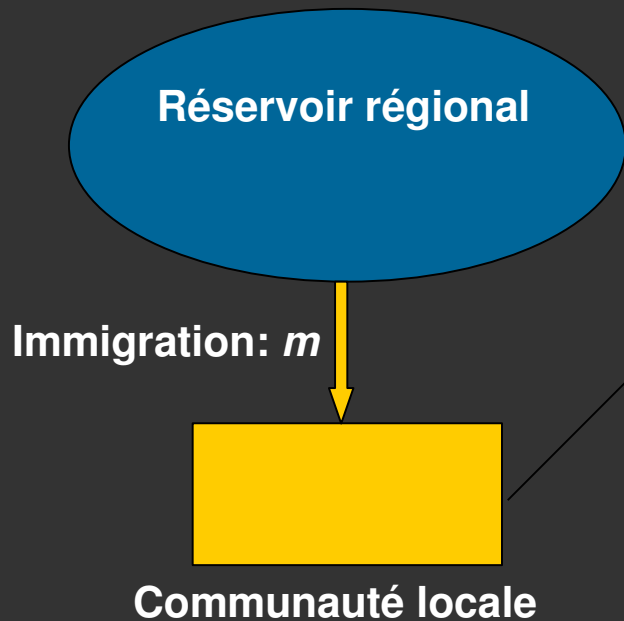


Résultat



* : non-neutre

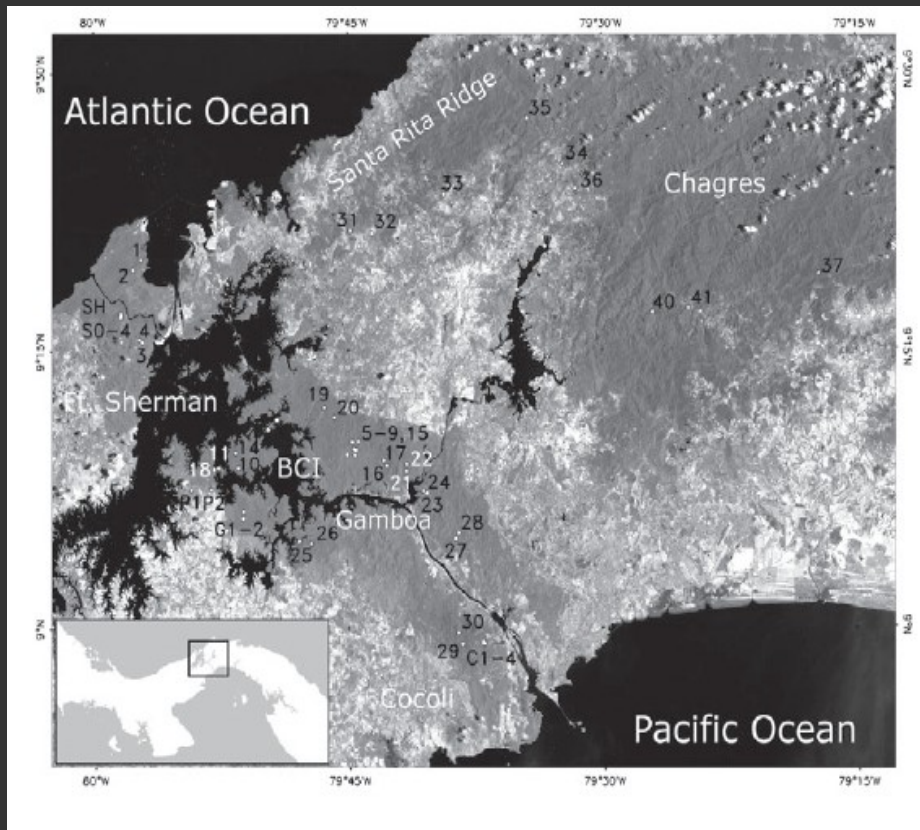
4. Un modèle non-neutre



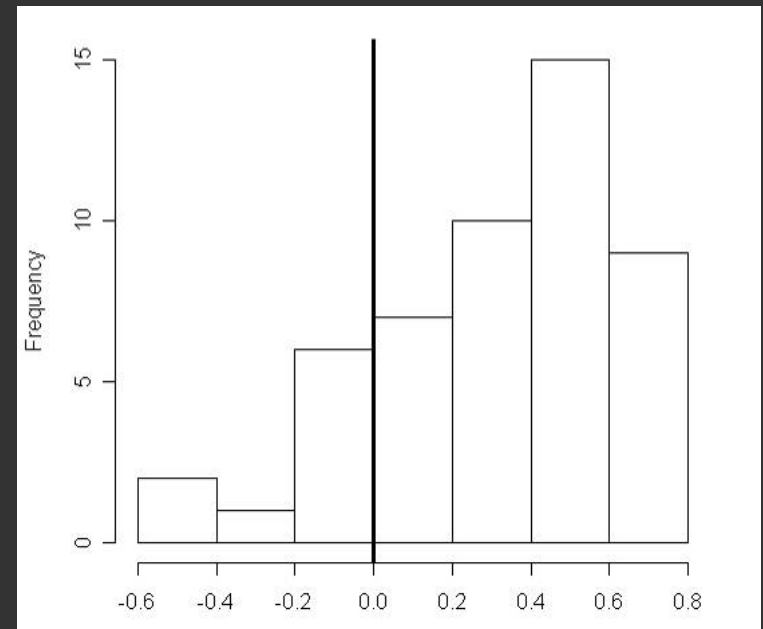
Problème :

Pas de formule de vraisemblance disponible

Comparaison avec les données

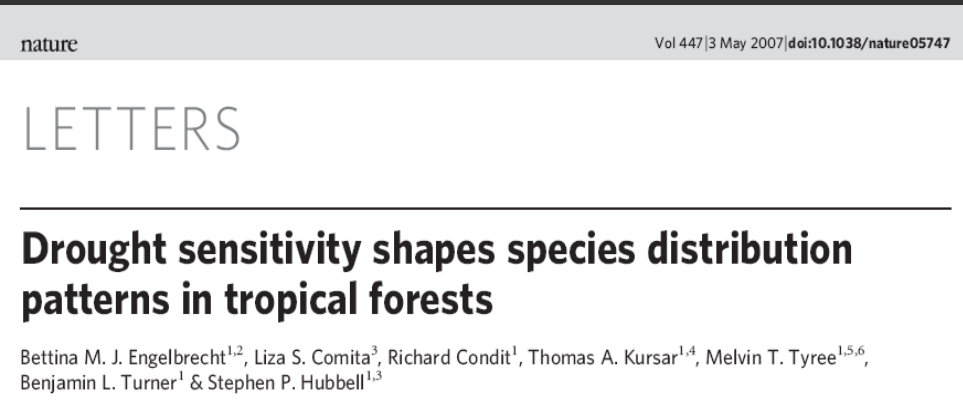


(inféré par ABC)



Rôle du filtrage
environnemental

Validation du résultat



$$f = \sum_i p_i \times r_i$$

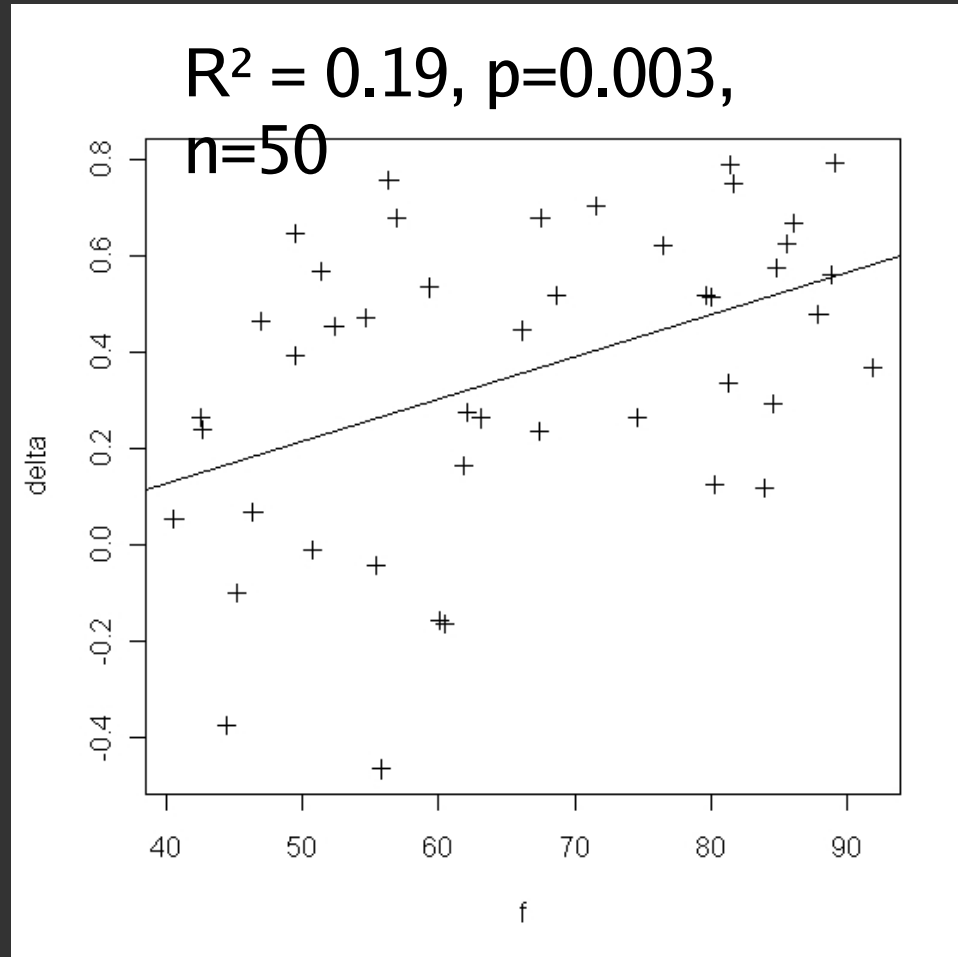
f est une mesure de l'intensité du filtrage par la sécheresse

p_i : abondance relative de l'espèce i

r_i : résistance de l'espèce i à la sécheresse

-> si δ mesure l'intensité de filtrage par l'environnement, on devrait avoir une corrélation positive entre f et δ .

Validation du résultat



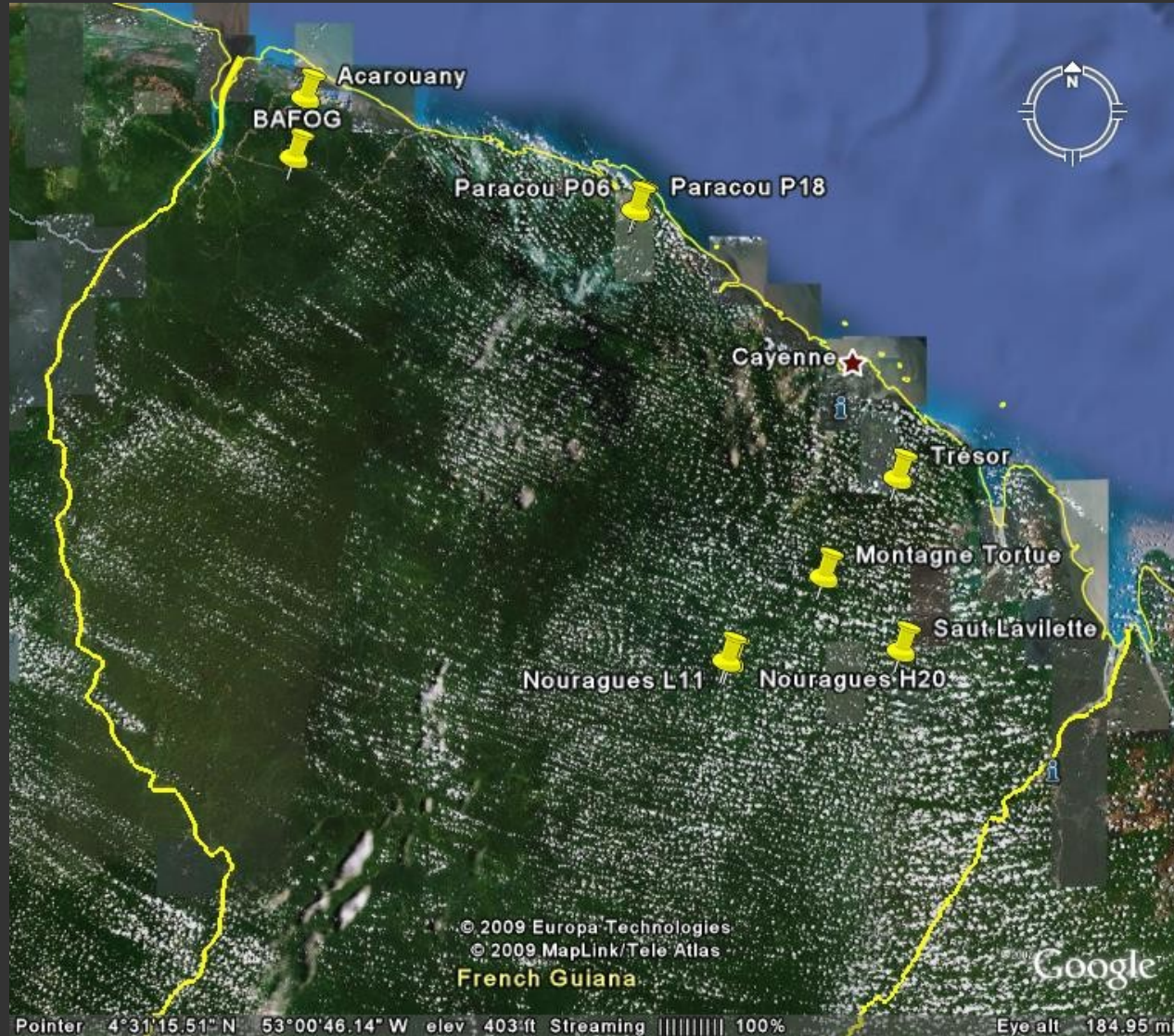
f

Conclusions

1. Apports de la théorie neutre : modèle dynamique minimal, associé à une méthode d'inférence
2. D'autres informations que les abondances d'espèces peuvent être utiles (relations phylogénétiques)
3. Mais la neutralité n'est pas toujours une si bonne approximation de la réalité
4. Nécessité de prendre en compte des processus d'assemblage d'espèces nouveaux (sans perdre la généralité du modèle)

Combien d'espèces d'arbres ?

Projet ANR BRIDGE (Guyane)

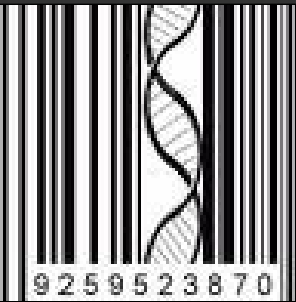


Echantillonnage

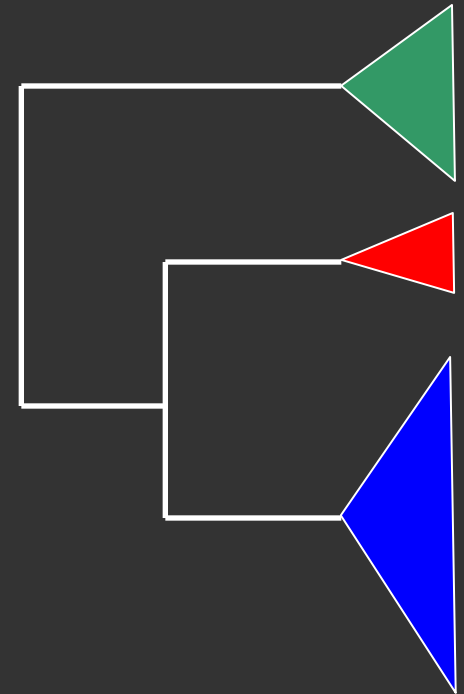


4680 individus, 688 espèces

Codes barre ADN



Concept généalogique
de l'espèce



→ ATCTTGCCGCACTAT



→ ATCTAGCCGCACTAT



→ GTATAGCTGCAAGAT

Résultats



Table 1. Markers for the DNA barcoding of tropical trees.

Marker	Length (bp)	Sequencing success (%)	Nb successfully sequenced individuals	Nb species	Nb genera	Intraspecific divergence	Intraspecific divergence within genus
<i>rbcLa</i> [*]	697	93	368	223	125	0.05%	0.41%
<i>rpoB</i> [*]	475	96	260	173	105	0.04%	0.57%
<i>rpoC1</i> [*]	592	94	430	198	120	0.04%	0.23%
<i>ycf5</i> [*]	276	88	230	155	93	0.18%	0.98%
<i>matK</i> [*]	879	68	182	132	81	0.02%	0.65%
<i>psbA-trnH</i> [†]	264–792	89	369	213	117	0.59%	6.26%
<i>trnL</i> [‡]	326–681	93	254	158	88	0.14%	1.06%
<i>ITS</i> [§]	488–750	41	105+24 [¶]	75+22 [¶]	43+7 [¶]	1.73%	6.23%

Eight DNA markers were tested across 49 angiosperm families.

^{*}: coding plastid DNA sequences;

[†]: non-coding plastid DNA spacers;

[‡]: nuclear ribosomal region. Mean intraspecific sequence divergence and interspecific within genus sequence divergence (in %).

[¶]representatives of the sampled species included in the analysis and downloaded from GenBank.

doi:10.1371/journal.pone.0007483.t001

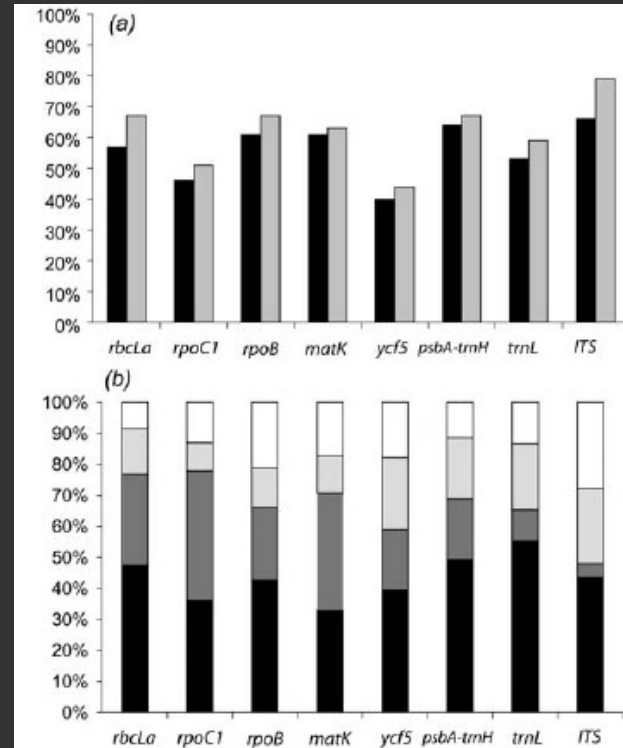


Figure 1. Comparison of DNA barcode performance. Panel (a):

~ 70% des espèces peuvent être identifiées

Futur : séquençage haut débit

