

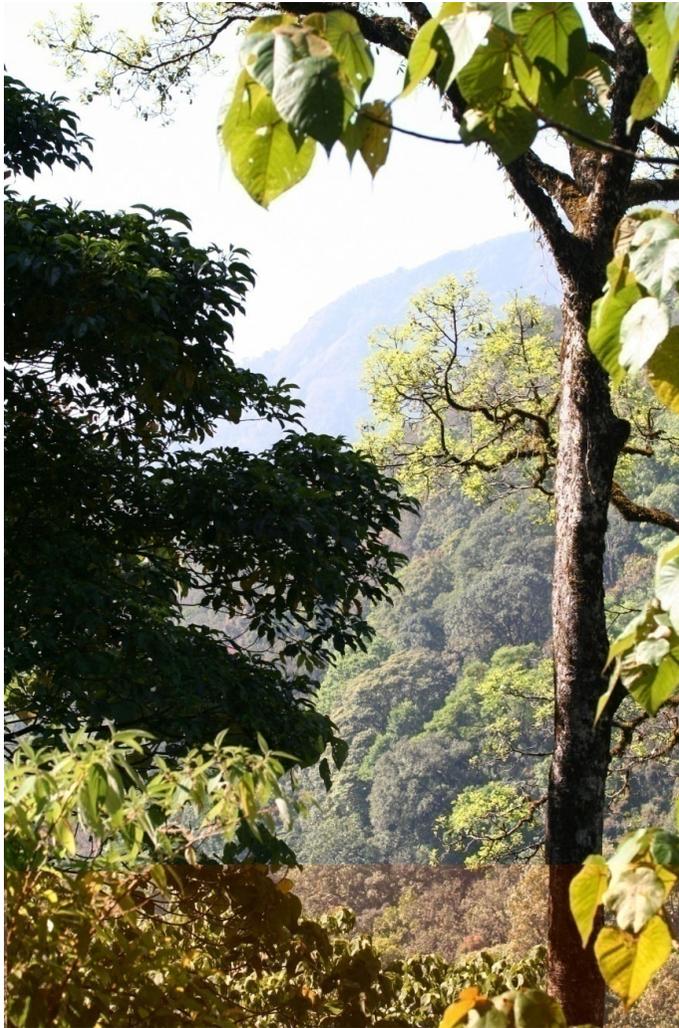


Macroécologie et neutralité en écologie des communautés

École de recherche de la Chaire MMB

Mercredi 12 juin 2024

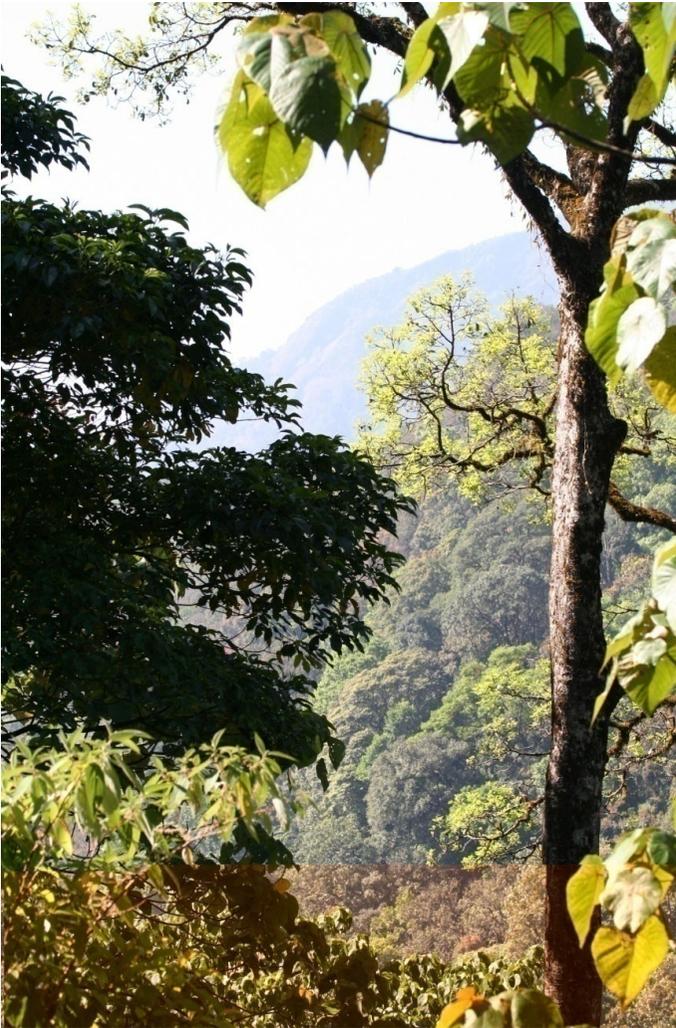
François Munoz – fmunoz@univ-grenoble-alpes.fr



Macroécologie:

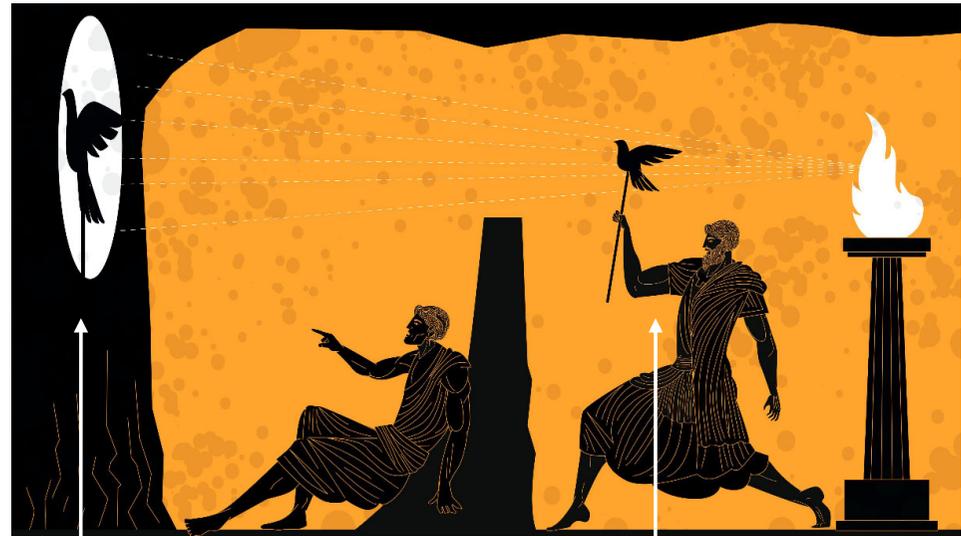
- ✓ écologie des larges échelles spatiales et temporelles

Introduction



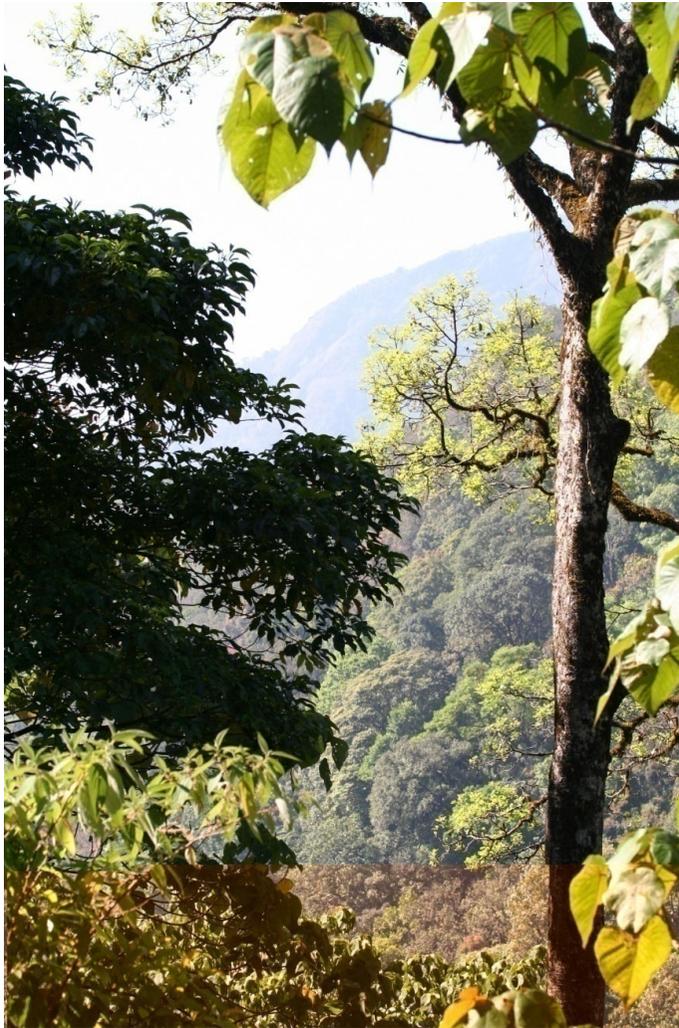
Macroécologie:

- ✓ écologie des larges échelles spatiales et temporelles



Patrons

Processus



✓ **Objectif:** mettre en lien les *processus* à échelle locale avec des *patrons* à échelle régionale

Patrons:

- Diversité fonctionnelle (CWM, CWV etc...)
- Diversité taxonomique
- Richesse
- Abondances relatives (ex: rareté)
- ...

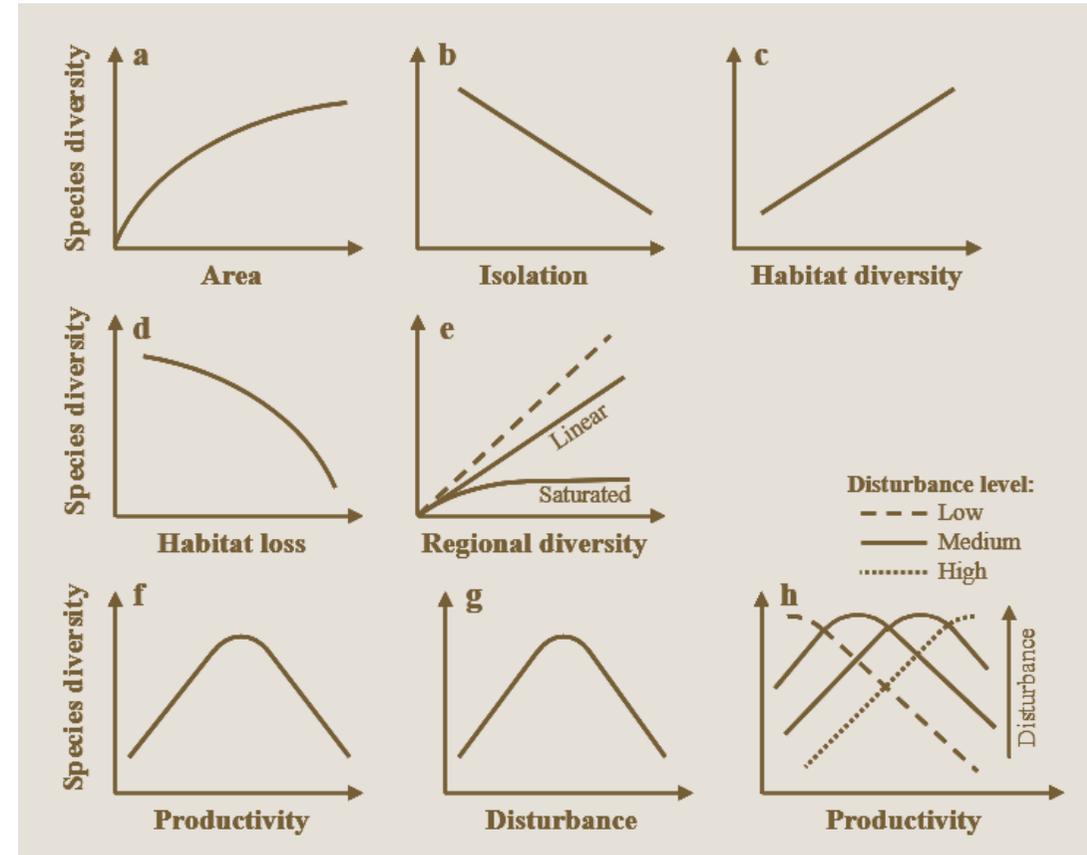
Processus:

- Exclusion compétitive: à chacun sa niche !
Principe de Gause → Diversité d'espèces = diversité de niches
- Variabilité spatiale et temporelle des conditions écologiques (storage effect)
- Dynamique de colonisation et d'extinction (source-puit, colonisation-competition trade-off ...)
- Processus neutres !

“No other general attribute of ecological communities besides species richness has commanded more theoretical and empirical attention than **relative species abundance**.”

“**Commonness, and especially rarity**, have long fascinated ecologists..., and species abundance is of central theoretical and practical importance in conservation biology...”

“In particular, **understanding the causes and consequences of rarity** is a problem of profound significance because most species are uncommon to rare, and rare species are generally at greater risk to extinction.” Hubbell (2001, p.30)

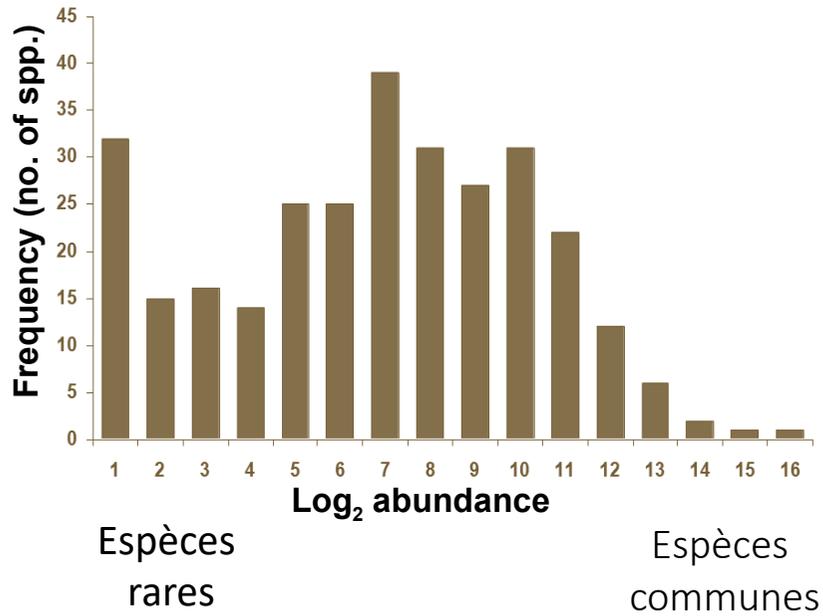


Abondances relatives des espèces

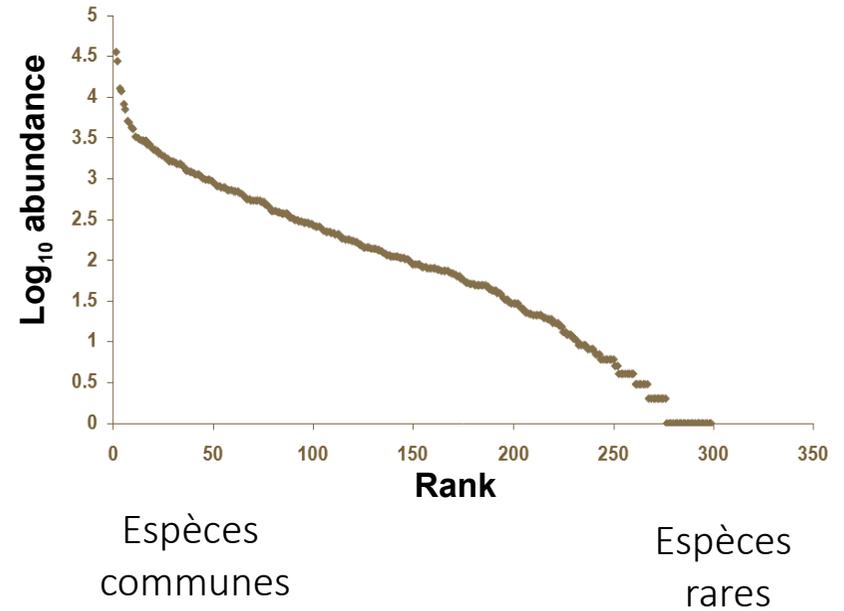
Distributions empiriques:

- ✓ Caractérisation possible des communautés

1. Fréquences



2. Diagramme rang-abondance



*Données du plot de Barro Colorado, Panama (50-ha): 229,069 arbres de 300 espèces (disponibles dans R – servez-vous en!)

Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

- ✓ deux approches possibles :
 1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
 2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

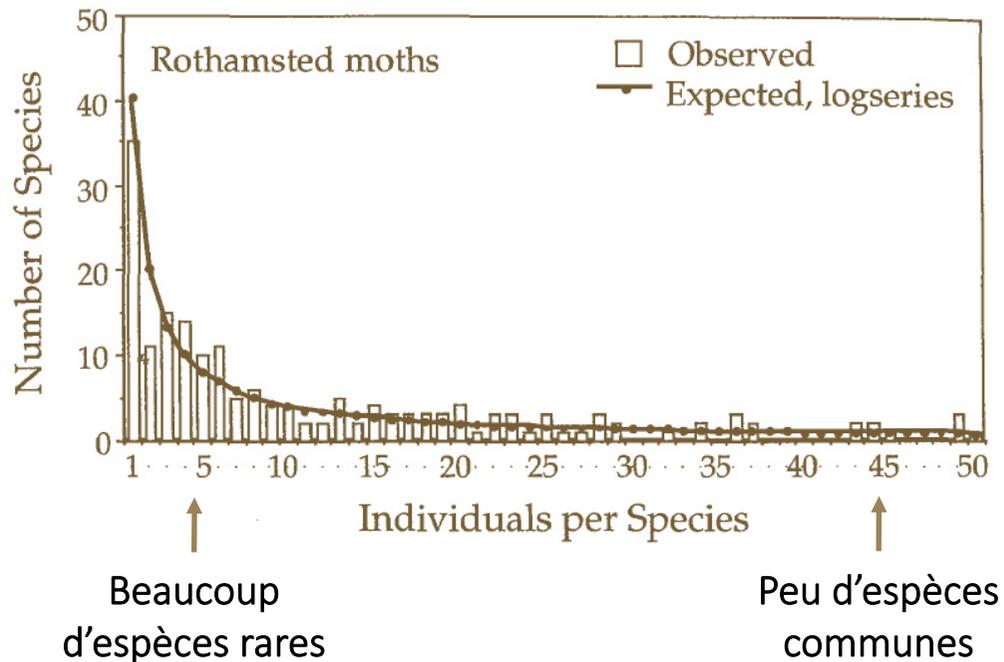
Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

✓ deux approches possibles :

1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

□ La log-séries:



Le nombre d'espèces S avec n individus: $S = \alpha x^n/n$

X_i : nombre d'individus échantillonnés dans une espèce donnée i suit une loi de Poisson $P(\lambda_i)$ où λ_i est l'abondance attendue de l'espèce i . Probabilité qu'une espèce i choisie aléatoirement ait une abondance λ_i suit une loi Gamma $\gamma(k, \alpha)$.

$X_i \sim P(\lambda_i)$ avec $\lambda_i \sim \gamma(k, \alpha) \rightarrow X_i \sim$ Binomiale négative (k, α)

S = nombre d'espèces = $\alpha [-\ln(1-x)]$

N = nombre total d'individus = $\alpha x/(1-x)$

$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$ (Chave, 2004)

Paramètre α :

- alpha de Fisher
- une mesure de la diversité spécifique
- théoriquement indépendant de la taille de l'échantillon

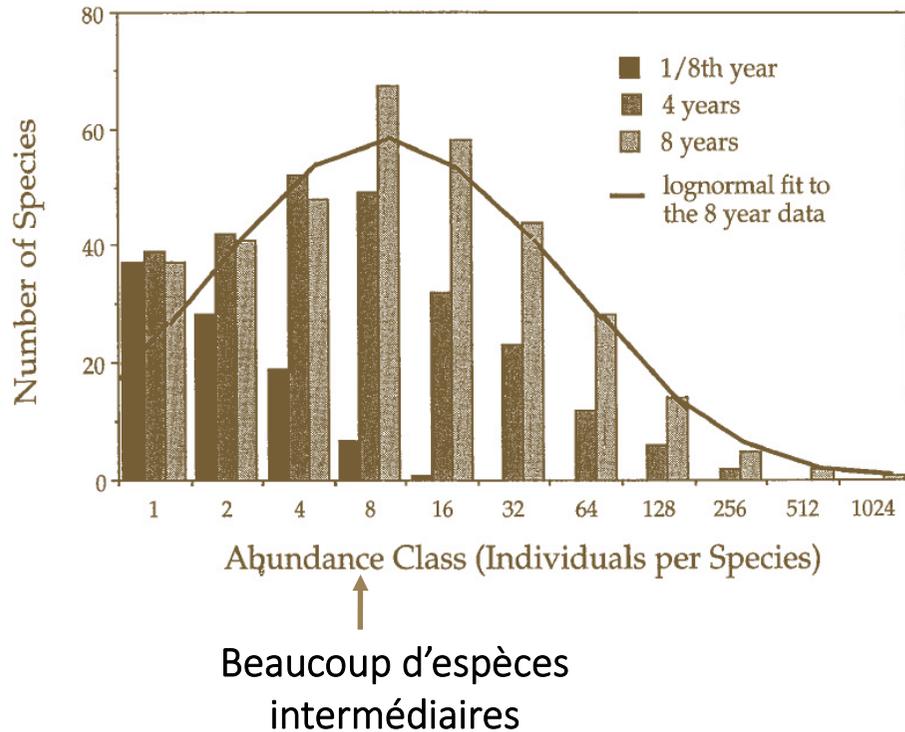
Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

✓ deux approches possibles :

1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

☐ La log-normale:



Le nombre d'espèces $S \sim \log(N(\mu, \sigma^2))$

- souvent en cloche, non normale, dissymétrique
- $\log S \rightarrow$ distribution normale
- $S \rightarrow$ distribution log-normale

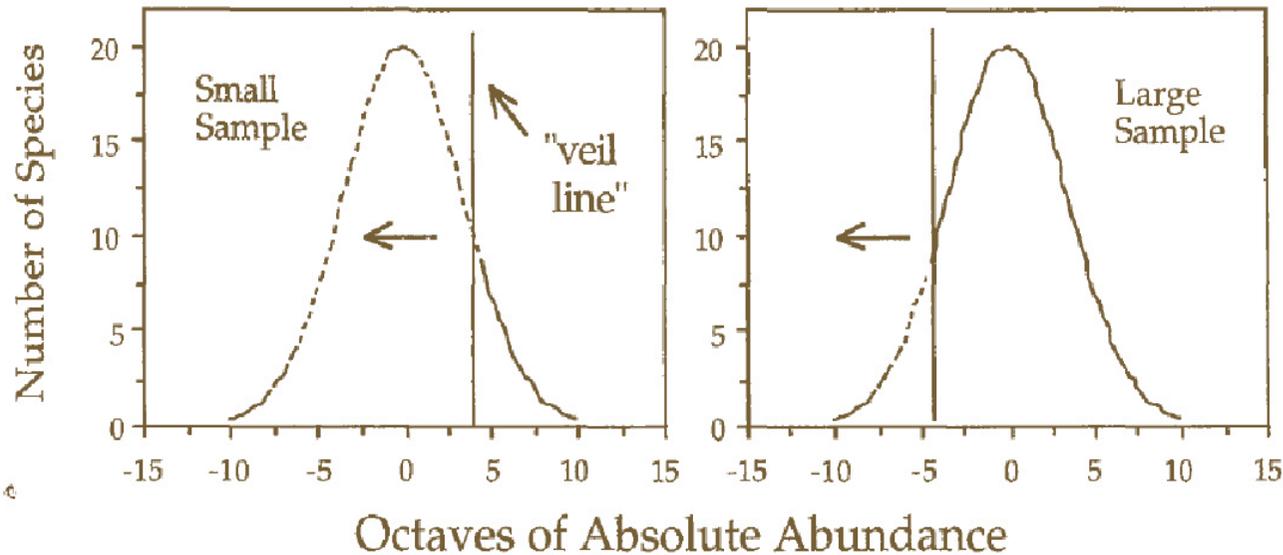
Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

✓ deux approches possibles :

1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

□ log-series (Fisher) vs log-normale (Preston)



Log-series : artefact d'une taille d'échantillon petite ; distribution tronquée des abondances relatives, comprenant seulement les espèces les plus communes → confondue avec fin log-normale

Log-normale : ajuste généralement mieux que log-series les distributions « relative species abundance » (grande taille éch.)

Etude des distributions d'abondances

✓ deux approches possibles :

1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

□ Broken-stick (MacArthur, 1957, 1960)

Objectif: Recherche d'une théorie simple basée sur la niche pour produire une distribution log-normale

Hypothèses :

- l'abondance relative d'une espèce est proportionnelle à la fraction totale de la ressource qu'elle utilise
- partitionnement aléatoire des ressources
- ressource simulée par un bâton (stick)

Exemple:

10 espèces ($S=10$) se répartissant une ressource de 100 unités

- Simulation 1:

$S - 1 = 9$ points aléatoires

→ 10 segments de longueurs aléatoires



les segments sont ordonnés du plus court au plus long

2 3 5 6 8 9 10 12 15 30

L'abondance de l'espèce i correspond à la loi de distribution de la longueur du segment i obtenue pour n simulations!

Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

✓ deux approches possibles :

1. **Descriptive** (induction) : ajuster courbes à des distributions empiriques
2. **Mécaniste** (déduction) : modèles mécanistes prédisant formes distributions

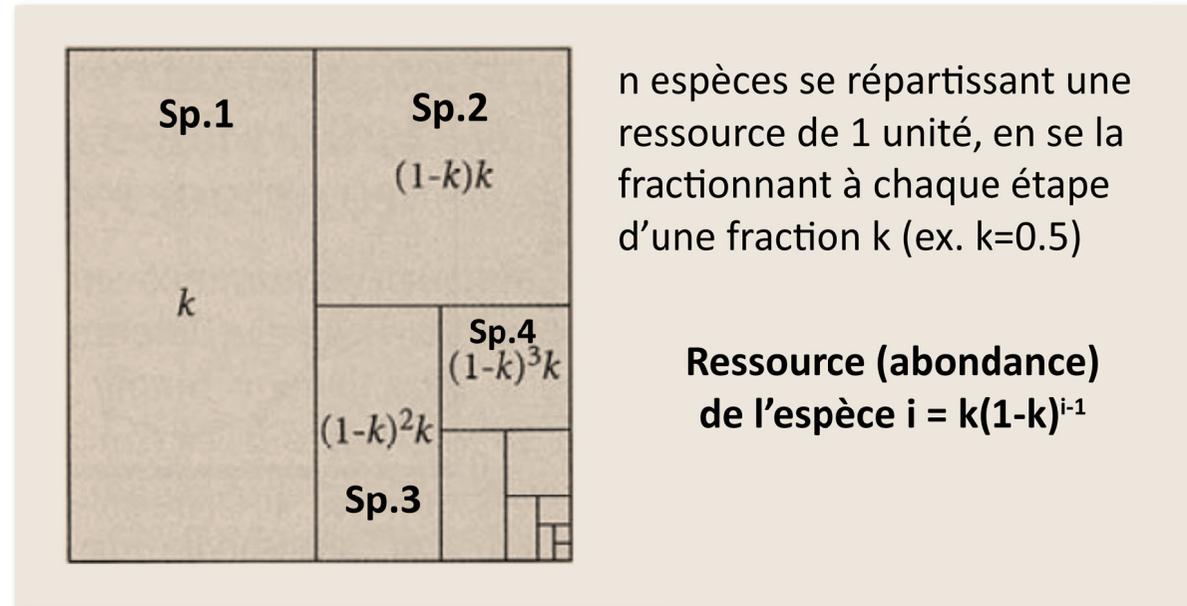
□ Niche-preemption (Whittaker, 1965)

Hypothèses :

- l'abondance relative d'une espèce est proportionnelle à la fraction totale de la ressource qu'elle utilise
- partitionnement aléatoire **et hiérarchique** des ressources (les espèces colonisent un milieu les unes après les autres)

Rq: il existe une hiérarchie entre espèces basée sur la **compétition entres espèces**. Les espèces les plus compétitrices peuvent prendre les ressources les plus abondantes créant ainsi de la différenciation de niche

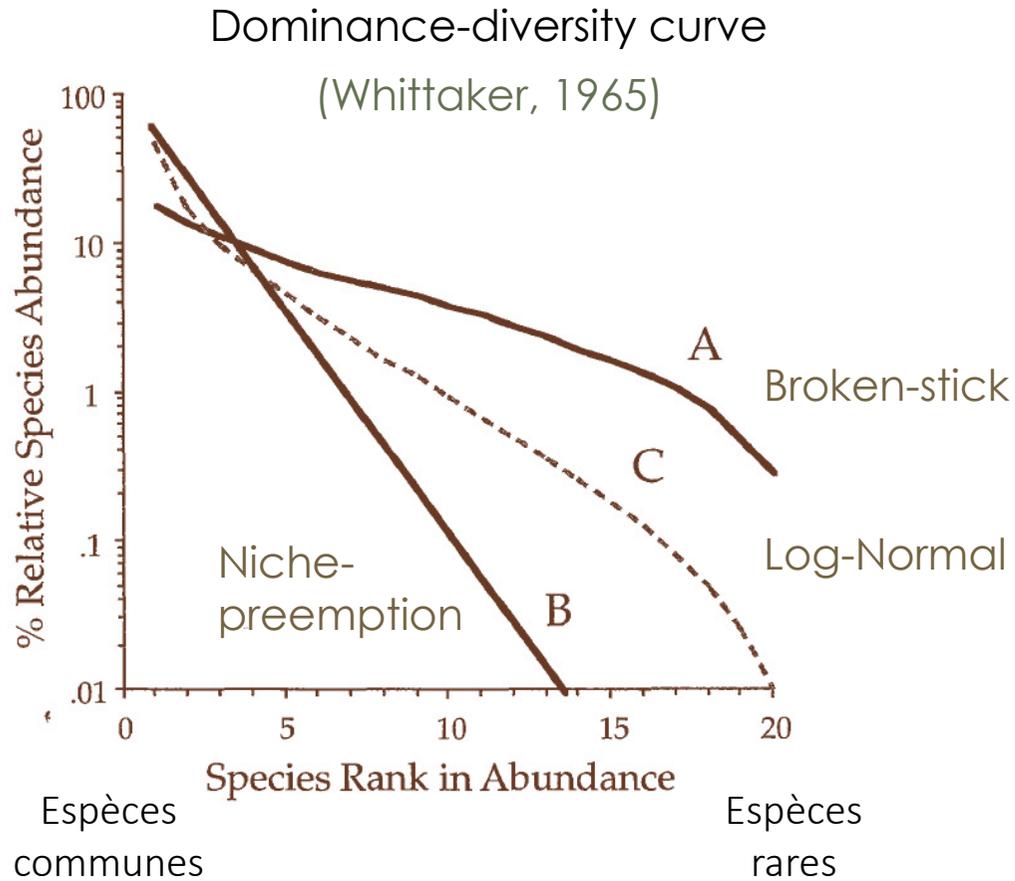
Exemple:



Abondances relatives des espèces

Etude des distributions d'abondances

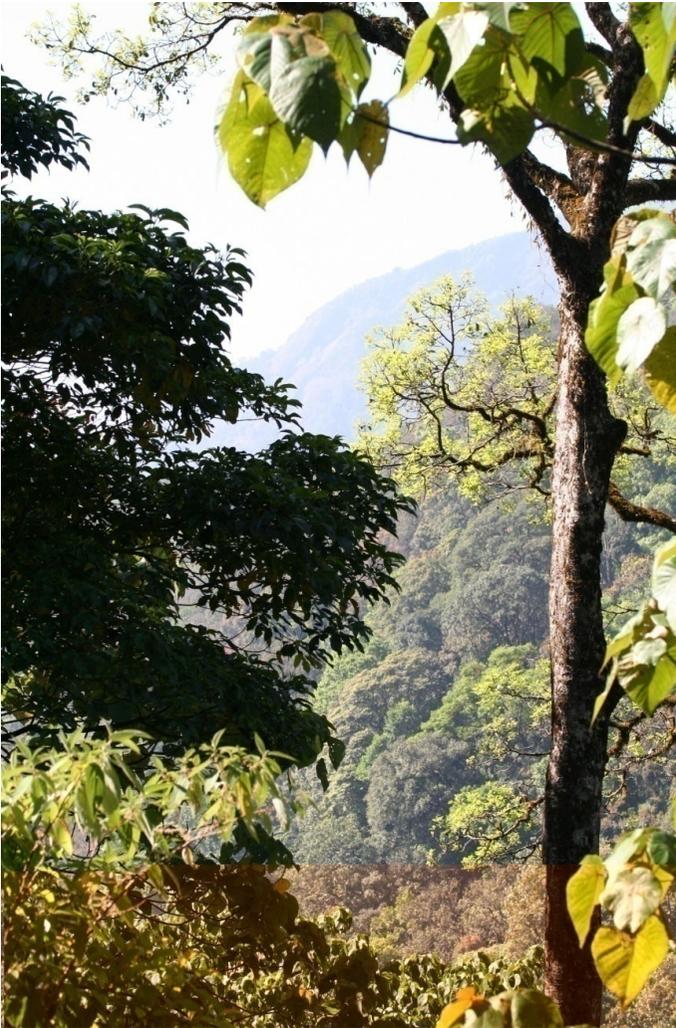
Ainsi avec ces différents modèles on peut avoir différentes formes de distribution :



Les lois universelles d'échantillonnage peuvent être affectées par les effets de niches

Remarques:

- ❑ Partitionnement de la ressource pas clairement relié à des mécanismes compétitifs ou biologiques
- ❑ Ne prennent pas en compte les échelles spatiales et temporelles
→ Théories statiques et non dynamiques (naissance, mort, dispersion)
- ❑ Pas de connexion entre ces théories et la théorie « Island biogeography » (diversité des espèces dans les îles; MacArthur & Wilson, chap. 1)
- ❑ Pas de connexions avec les théories classiques de dynamique en écologie des communautés (Lotka-Volterra, modèles proies-prédateurs)

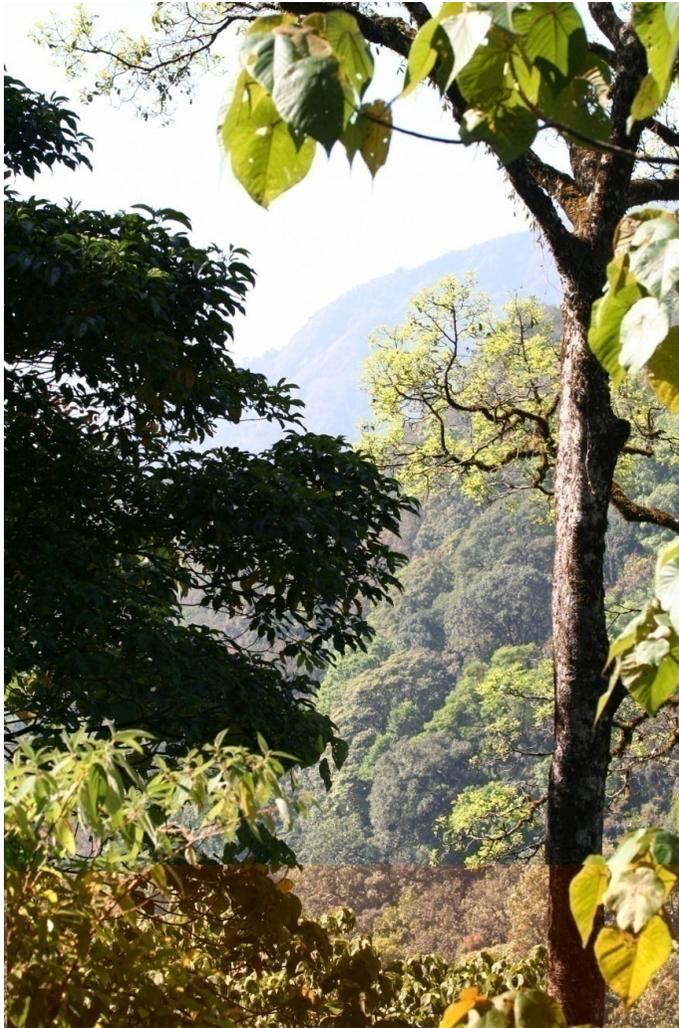


❑ Importance du hasard dans l'assemblage des communautés

Pourquoi une espèce est-elle absente d'un relevé?

- ✓ Dimension **déterministe**
 - espèce non adaptée à un environnement local
 - moins compétitive que les autres espèces présentes

- ✓ Dimension **stochastique**
 - espèce non échantillonnée localement
 - espèce encore présente régionalement mais extinction locale, problème d'accessibilité
 - espèce non présente régionalement car extinction régionale, isolement biogéographique
 - extinction globale
 - Extinction = notion échelle-dépendante avec différentes échelles possibles



□ Importance du hasard dans l'assemblage des communautés

Colonisation/établissement

Extinction

Comment ces deux forces antagonistes dans lesquelles il y a des fluctuations stochastiques structurent les espèces dans l'espace ?

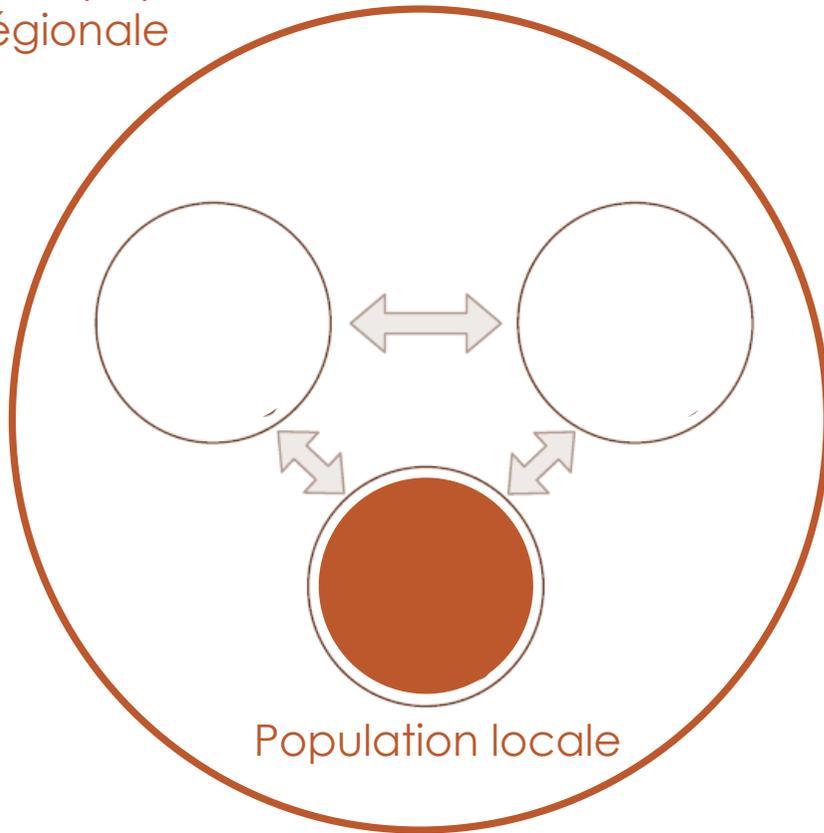
Modèles qui intègrent des aléas de coexistence:

- Variation aléatoire de la mortalité
- Tirage aléatoire des espèces recrutées

Cadre métapopulationnel = 1 espèce
Cadre métacommunauté = plusieurs espèces

Modèle de métapopulation de Levins

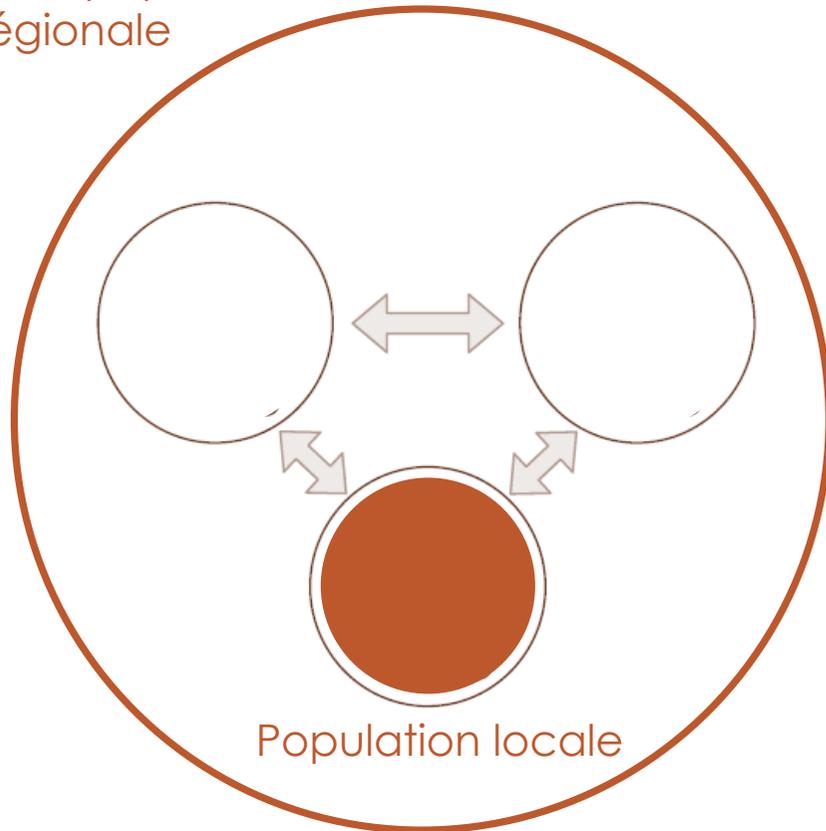
Métapopulation
régionale



« Each species is actually a population of populations founded by colonizers, surviving some time, producing migrants and finally disappearing. Species persistence in a region depends on the efficiency of the colonization rate to balance the rate of local extinction.»
(Levins 1968)

Modèle de métapopulation de Levins

Métapopulation
régionale



□ Equation de Levins:

2 composantes:

- Extinction:

e – taux d'extinction

N – unité d'habitats dont une proportion p est occupée

$p*N$ – nombre de sites occupés par une population

$e*p*N$ – nombre de populations susceptibles de s'éteindre

→ $e.p.N.dt$ extinctions locales

- Colonisation:

idem sauf que l'on colonise uniquement les sites inoccupés d'où le $1-p$

→ Il y a $c.p.N.(1-p).dt$ événements de colonisation

Spatial ecological networks

Modèle de métapopulation de Levins

□ Equation de Levins:

2 composantes:

- Extinction:
→ $e.p.N.dt$ extinctions locales
- Colonisation:
→ Il y a $c.p.N.(1-p).dt$ événements de colonisation

La différence entre les deux composantes traduit le bilan de gain et de perte quand on décompose les événements de colonisation/extinction.

Variation: $N.dp = dn = c.p.N.(1-p).dt - e.p.N.dt$

→ $dp/dt = c.p(1-p) - e.p$

$$\frac{dp}{dt} = p.(c - e) - c.p^2$$

$$\frac{dp}{p^2} = \frac{1}{p}.(c - e) - c$$

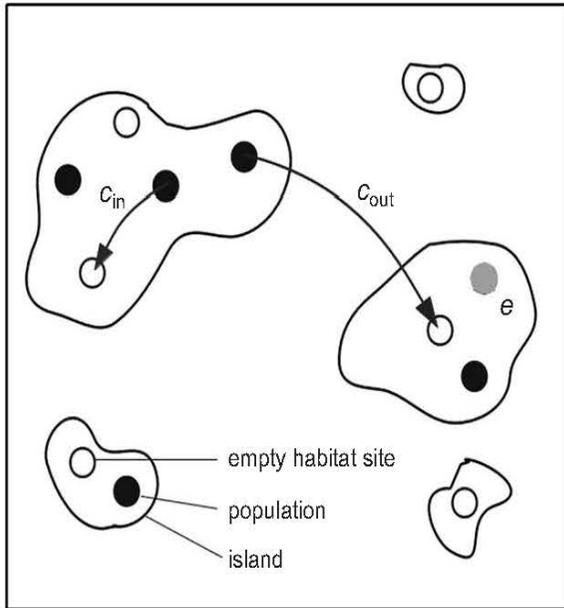
$$-\frac{dX}{dt} = X.(c - e) - c \quad (X(t) = \frac{1}{p(t)})$$

$$\begin{cases} X(t) = \alpha.\exp[-(c - e).t] + \frac{c}{c - e} & (c \neq e) \\ X(t) = \beta + e.t & (c = e) \end{cases}$$

A l'équilibre, il y a une portion e/c d'espace inoccupé:

$$\begin{cases} p_s(t) = 1 - e/c & (c > e) \\ p_s(t) = 0 & (c \leq e) \end{cases}$$

Influence of environmental spatial heterogeneity



At a given time, each habitat site is either occupied by a population or empty. We denote by $p_k^{(n)}$ the probability that k sites are occupied in an island of size n . Hence, the average fraction $f^{(n)}$ of occupied sites in islands of size n is given by

$$f^{(n)} = \sum_{k=1}^n \frac{k}{n} p_k^{(n)}, \quad (1)$$

and the average fraction f of occupied sites in the regional metapopulation is given by

$$f = \sum_n \frac{nP(n)}{\sum_m mP(m)} f^{(n)} = \sum_n \frac{nP(n)}{\bar{n}} f^{(n)}. \quad (2)$$

$$k \rightarrow k + 1 \quad \text{with rate } \lambda_k = c_{in} \frac{k}{n} (n - k) + c_{out} f (n - k),$$

$$k \rightarrow k - 1 \quad \text{with rate } \mu_k = ek.$$

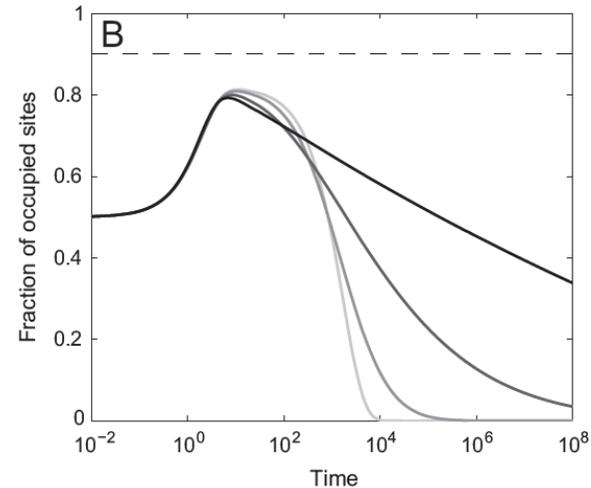
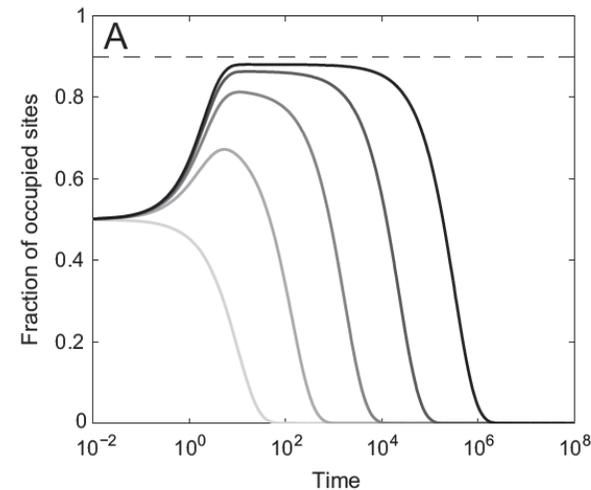
(Huth et al., AmNat 2015)

Influence of environmental spatial heterogeneity

$$\frac{dp_k^{(n)}}{dt} = \lambda_{k-1}p_{k-1}^{(n)} + \mu_{k+1}p_{k+1}^{(n)} - \lambda_k p_k^{(n)} - \mu_k p_k^{(n)}.$$

$$\frac{df^{(n)}}{dt} = (c_{\text{in}} f^{(n)} + c_{\text{out}} f) (1 - f^{(n)}) - e f^{(n)}$$

Figure 2: Dynamics of regional occupancy f without colonization between islands ($c_{\text{out}} = 0$). *A*, Homogeneous island size distributions (ISDs; i.e., all islands have the same size). The darker the curve, the larger the island ($n = 1, 3, 5, 7, 9$). *B*, Heterogeneous ISDs with mean island size $\bar{n} = 5$ and different variances σ^2 . The darker the curve, the larger the ISD variance. Explicit ISDs are given in appendix A. For both panels, parameter values are $c_{\text{in}} = 1.0$ and $e = 0.1$. The equilibrium occupancy of the corresponding Levins model is given by $1 - e/c_{\text{in}} = 0.9$ (horizontal dashed line). As initial conditions, habitat sites are filled randomly with probability 0.5.



(Huth et al., AmNat 2015)

Equilibrium occupancy

$$p_k^{(n)} = \frac{\lambda_{k-1}}{\mu_k} p_{k-1}^{(n)} = \left(\prod_{\ell=1}^k \frac{\lambda_{\ell-1}}{\mu_{\ell}} \right) p_0^{(n)}.$$

The probability $p_0^{(n)}$ can be determined from the normalization condition:

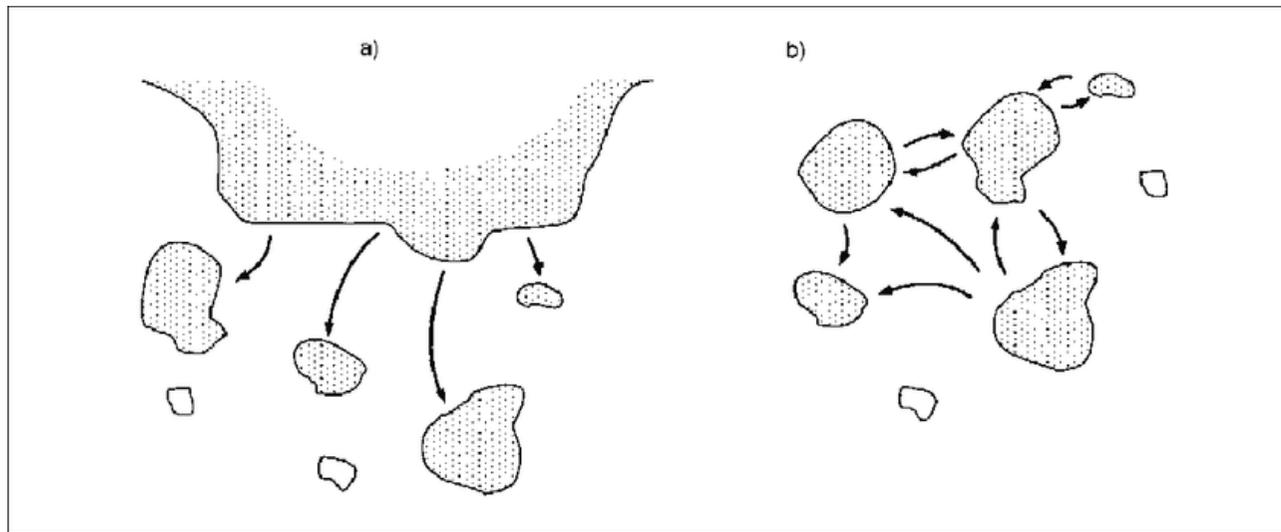
$$\sum_{k=0}^n p_k^{(n)} = 1.$$

Hence, we obtain the equilibrium probabilities $p_k^{(n)}$ for $k = 0, 1, \dots, n$.

Probability that an island is occupied by at least one population :

$$1 - p_0^{(n)}$$

Alternative spatial dynamics



Mainland island model

$$f = Cste$$

(ongoing work)

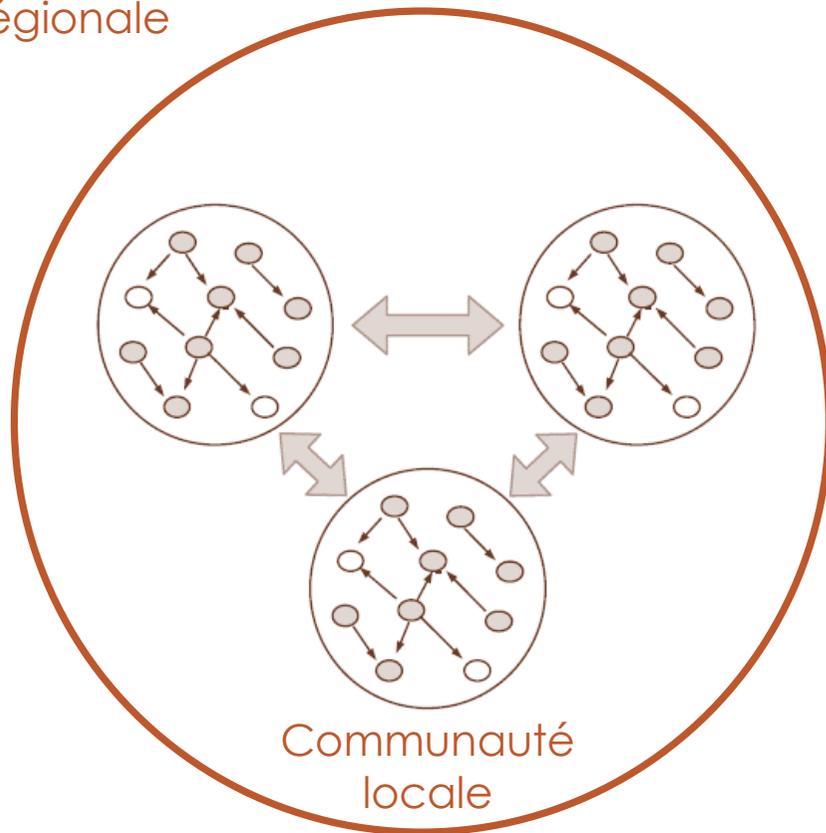
Island model

$$f = \sum_n \frac{nP(n)}{\sum_m mP(m)} f^{(n)} = \sum_n \frac{nP(n)}{\bar{n}} f^{(n)}.$$

(Huth et al. 2015)

Concept de métacommunauté

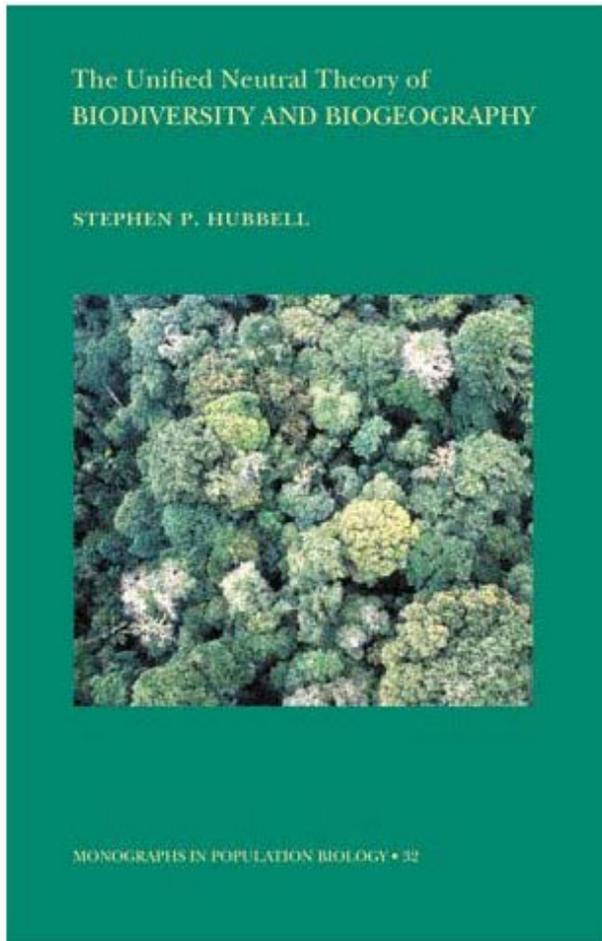
Métacommunauté
régionale



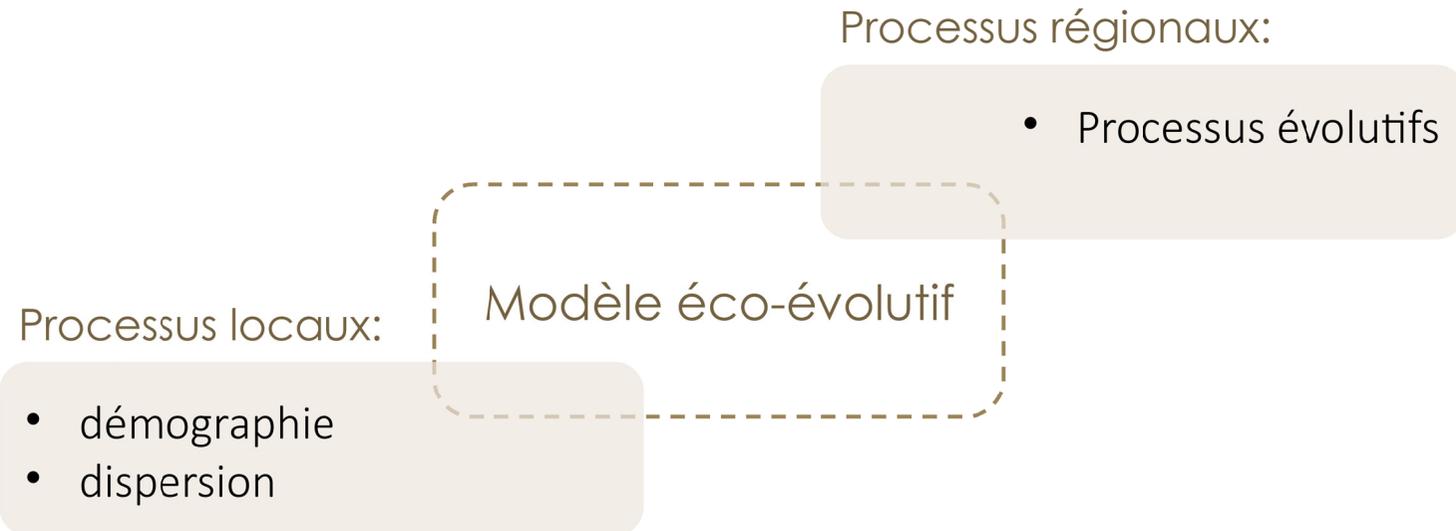
- ✓ Représentation des dynamiques des individus de différentes espèces dans les communautés et des échanges entre communautés
- ✓ Les modèles prédisent alors les variations de composition liés à la vie et la mort des individus des différentes espèces

La théorie neutre

❑ Qu'est ce que la neutralité?

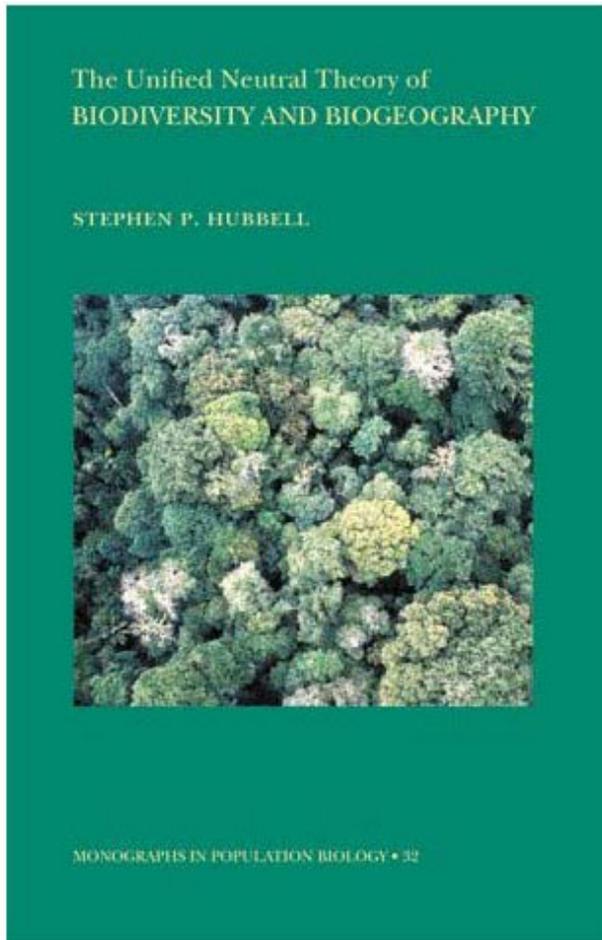


The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography,
Hubbell 2001



Faire le lien entre les processus écologiques qui façonnent la structure locale des communautés ceux qui façonnent sur le long terme les espèces rendues disponibles par la diversité des processus évolutifs dans un cadre simplifié = hypothèse nulle

❑ Qu'est ce que la neutralité?



Hypothèse nulle

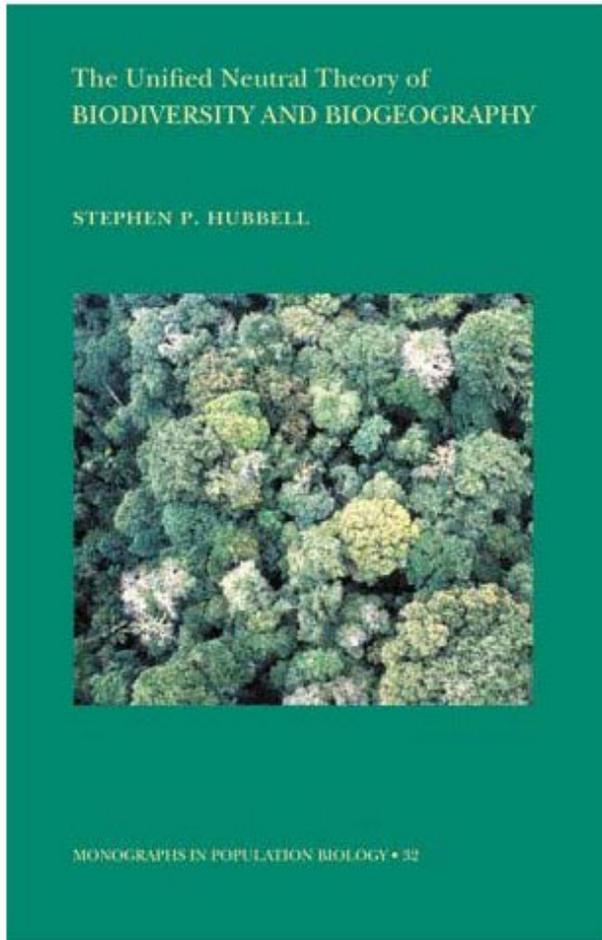
→ Equivalence écologique

Modèle individuel avec une diversification aléatoire sans lien avec les propriétés des espèces donc un **modèle d'évolution sans sélection** et un **modèle d'écologie des communautés sans niches, sans compétition sans filtre environnemental!**

Objectifs:

- ✓ Evaluer les conséquences de la dynamique stochastique de migration et d'extinction dans des unités de taille finie
- ✓ Prédire les propriétés des communautés neutres (diversité, abondances relatives)

❑ Qu'est ce que la neutralité?



Hypothèses générales :

- ✓ Stationnarité temporelle de l'environnement et des propriétés des espèces
- ✓ Equivalence des individus en terme de survie reproduction et migration
- ✓ Nombre fini d'individus = jeu à somme nulle
- ✓ Processus évolutifs-- spéciation neutre

Négation de la niche

- Pas de différence de préférences écologiques
- Même fécondité, croissance et mortalité
- Pas de meilleur compétiteur

Prédominance des effets stochastiques

- Aléas d'extinction
- Aléas de colonisation
- Aléas de spéciation

→ Structurent la biodiversité neutre locale et régionale

□ Héritage de McArthur et Wilson

- Rappels:

Continent source
= pool de **N** espèces

Colonisation

Petite île
n < p < N

Grande île
p < N

2 échelles :

- une distribution des espèces au niveau régional façonnée par l'évolution (continent source)
- les communautés locales qui reçoivent des migrants du pool régional et subissent des fluctuations démographiques lié à leurs petites tailles (îles)

□ Héritage de McArthur et Wilson

- Rappels:

Continent source
= pool de **N** espèces

Colonisation

Petite île
n < p < N

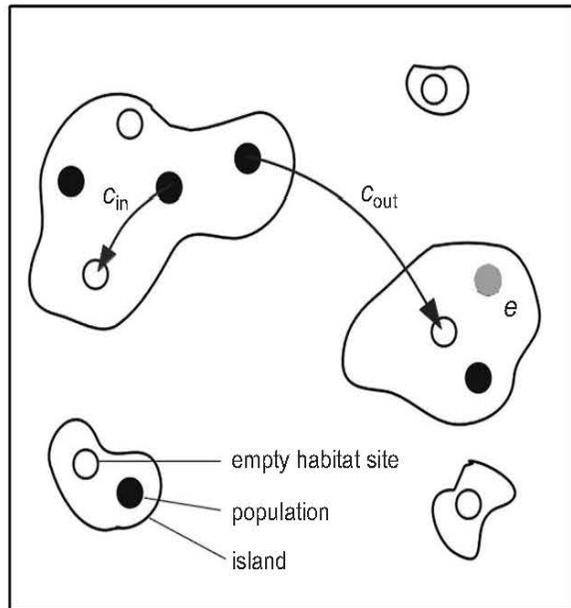
Grande île
p < N

Equilibre dynamique entre l'extinction et la colonisation :

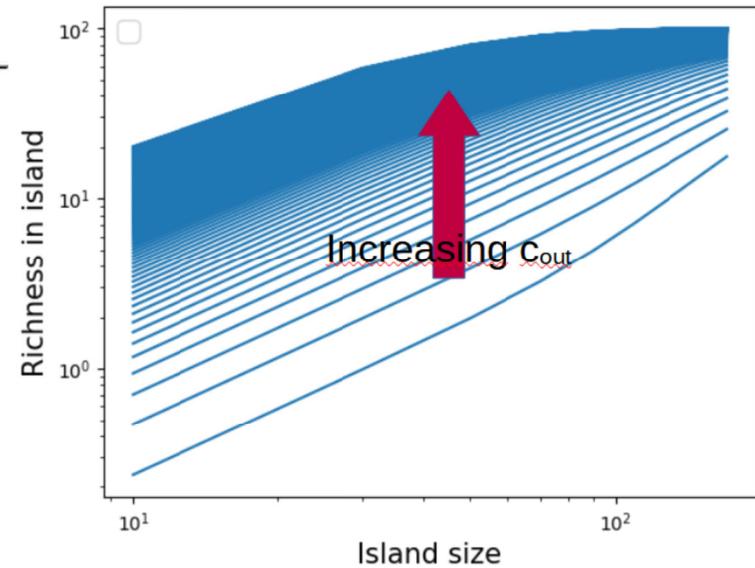
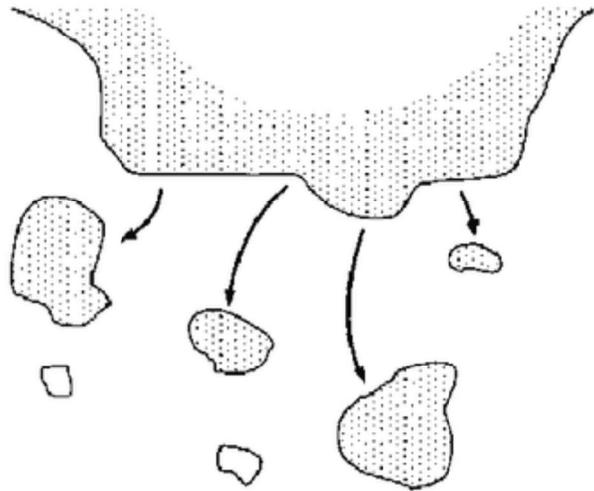
- ✓ L'extinction est plus forte dans les petites îles
→ Contrainte de taille = risque d'extinction
- ✓ La colonisation décroît avec la distance au continent
→ Effet « salvateur » de la migration

$$S = C \cdot A^z$$

S = richesse spécifique de l'île
C = pression de colonisation dépendante de la distance
A = surface de l'île



Mainland island model



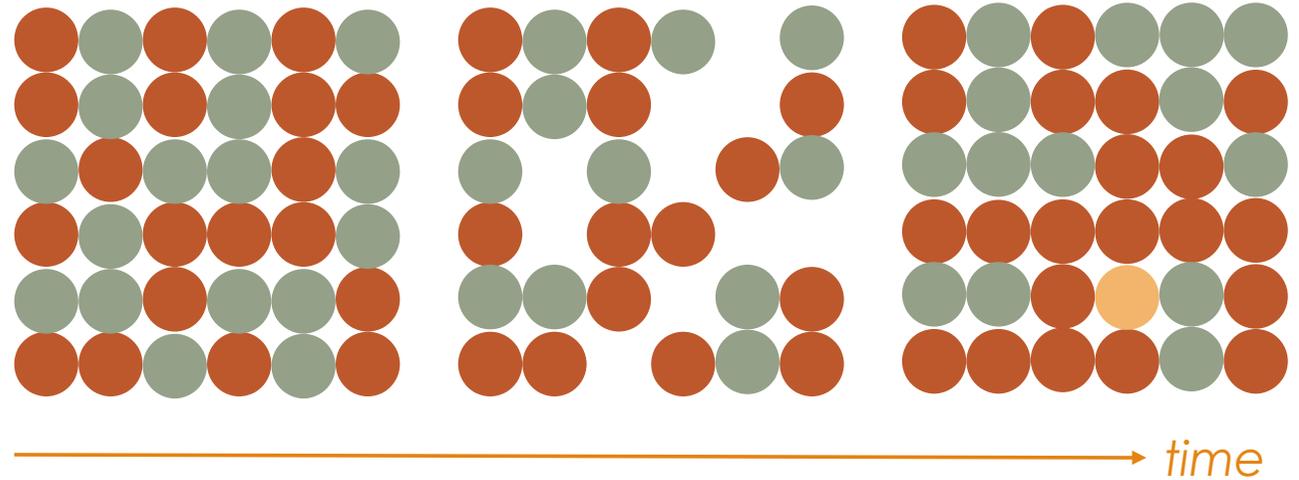
Reference power-law relationship between richness and island size :

$$S = cA^z. \quad \text{Arrhenius law}$$

□ Dynamique stochastique locale

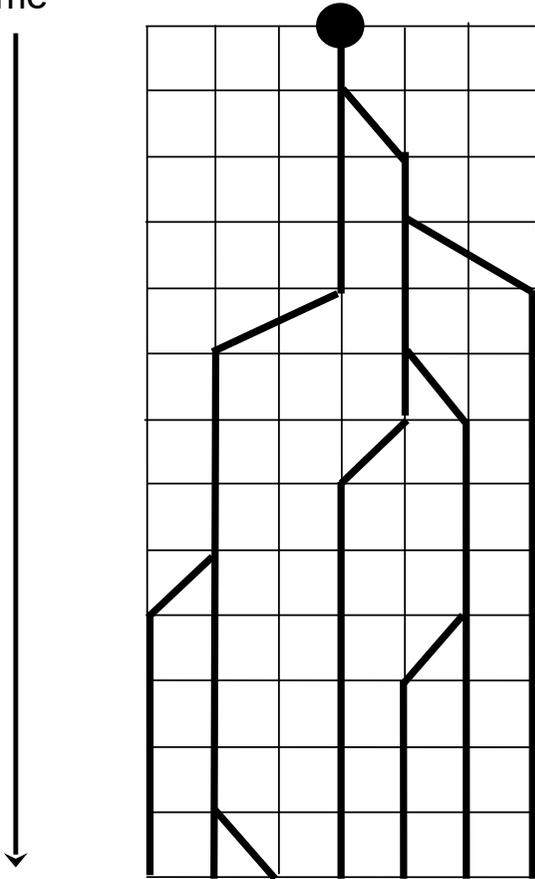
Jeu à somme nulle

- Nombre fixé d'individus
- Mortalité et remplacement
- Possibilité de remplacement par un migrant



□ Notion de migration

time

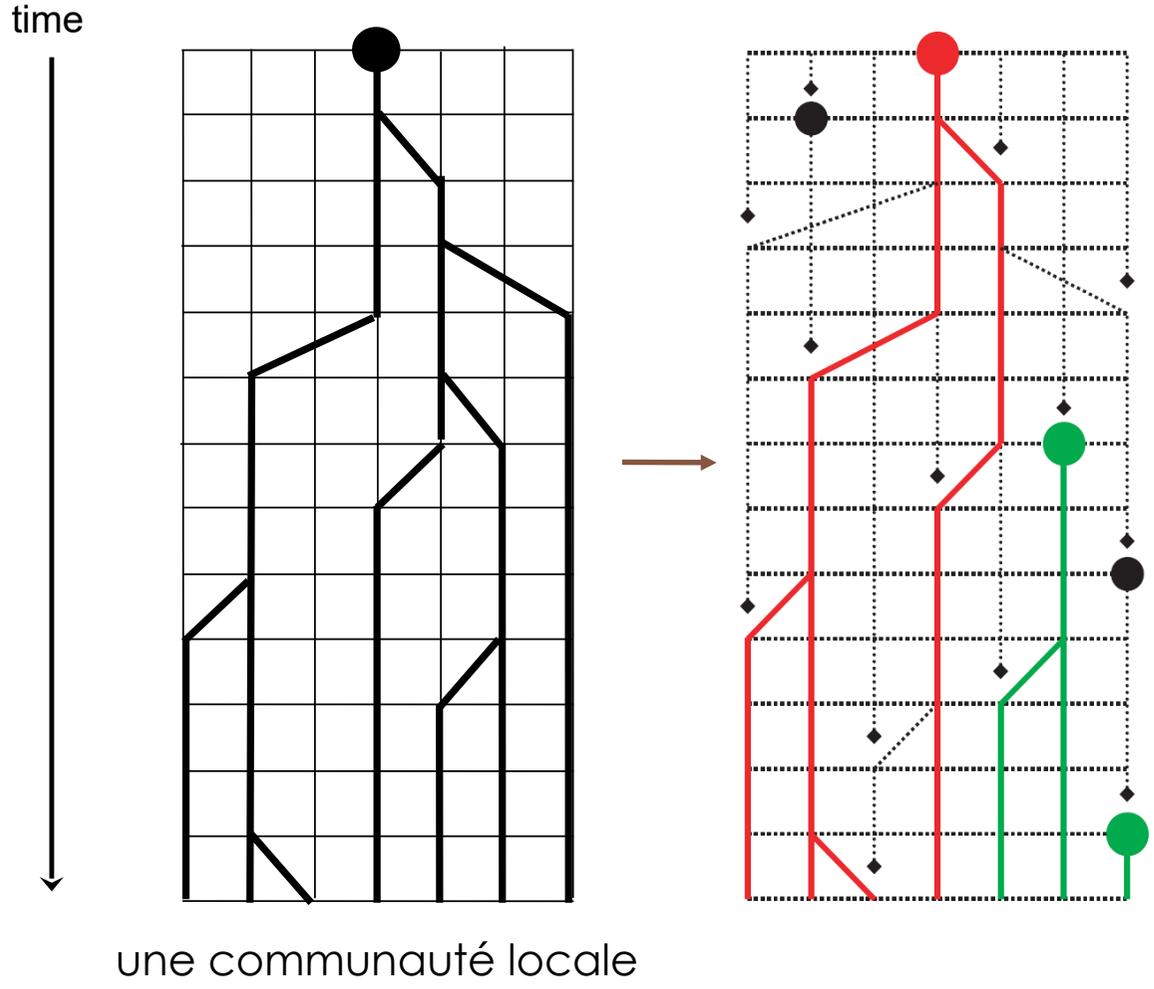


une communauté locale

- Sans migration une seule lignée envahit toute la communauté (dérive)
- Les individus naissent et meurent et sont remplacés
- Contrainte de jeu à somme nulle – appauvrissement de toute les espèces sauf une – fixation !
- Puisqu'il n'y a pas de différence de niche entre les espèces fixation d'une espèces aléatoirement

La théorie neutre

Notion de migration

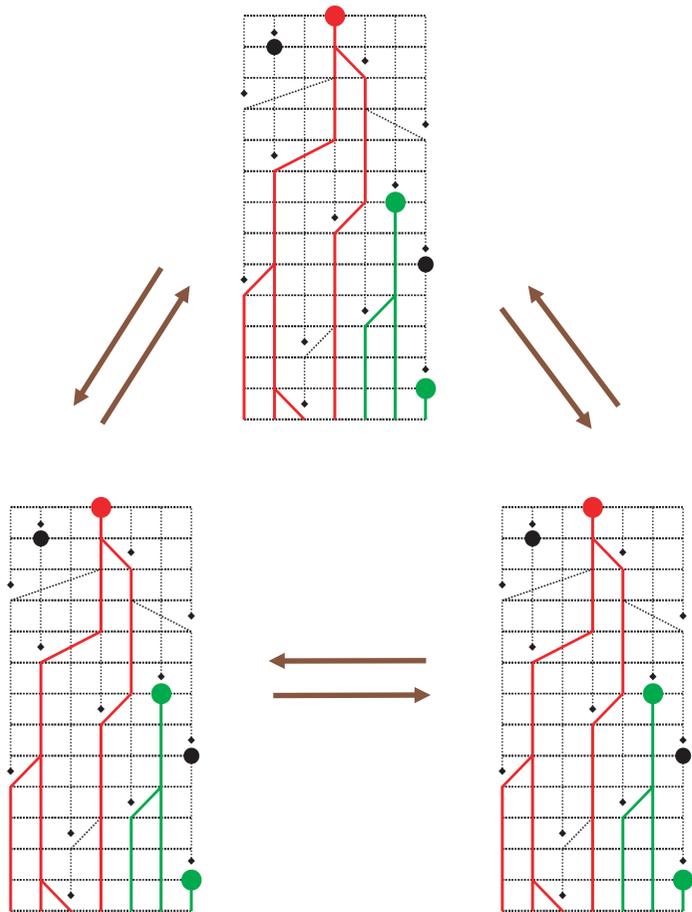


une communauté locale

- L'arrivée de nouveaux migrants compense l'effet dérive locale
- régulièrement de nouvelles lignées s'installent dans la communauté de sorte qu'on arrive jamais au temps de fixation
- Equilibre dynamique entre migration et dérive écologique

La théorie neutre

□ À l'échelle de la métacommunauté

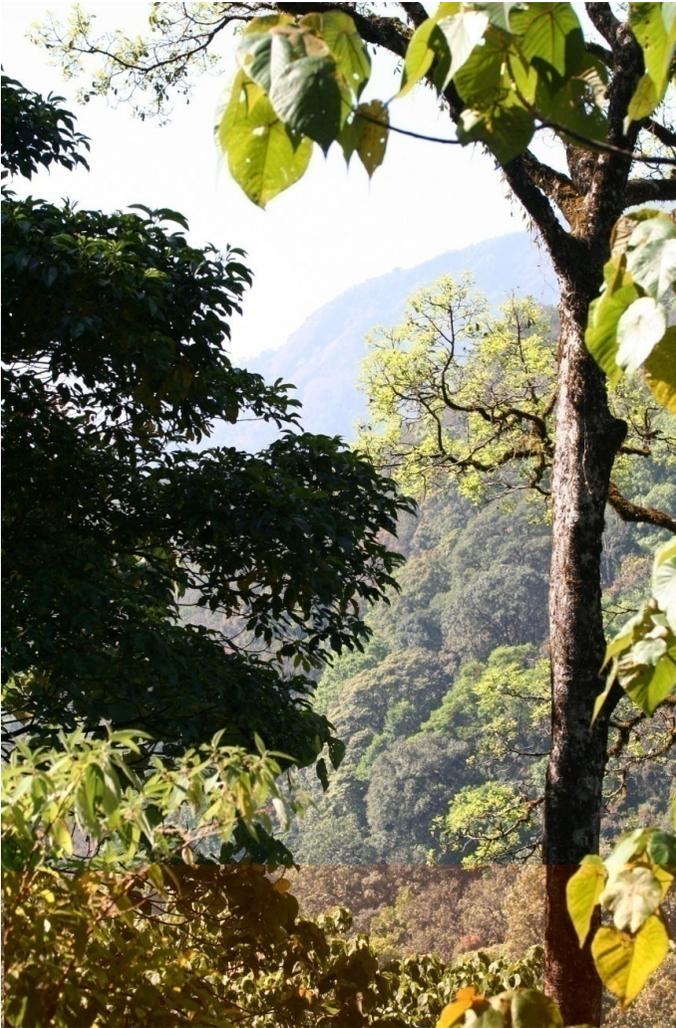


- Le transfert d'individus entre communautés compense dérive locale → maintien de la diversité
- Loterie à la fois au sein des communautés et entre les communautés qui fait varier les abondances locales des espèces
- Abouti à un état stationnaire → une certaine abondance locale et régionale pour chaque espèce
- Importance de la dispersion limitée:
 - ✓ Compense la fixation
 - ✓ Maintien la différence de composition entre communautés

Paramètre d'immigration I:

$$I = \frac{m}{1 - m} (n - 1)$$

équilibre migration-dérive
dans une communauté
locale de taille n



□ À l'échelle régionale

- Un pool d'espèces dans une région biogéographiquement cohérente, caractérisée par une histoire particulière
- Pas de migration (système global)
- Les espèces apparaissent (spéciation) et disparaissent (extinction)
- L'extinction des espèces est un processus stochastique
- Jeu à somme nulle à l'échelle biogéographique: équilibre spéciation-dérive → paramètre de biodiversité ϑ

La théorie neutre

□ En résumé:

Un modèle spatialement implicite avec:

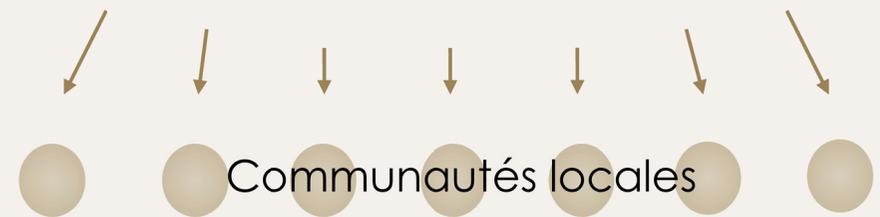
✓ 2 types de processus:

✓ 2 échelles spatio-temporelle:

✓ 2 paramètres:

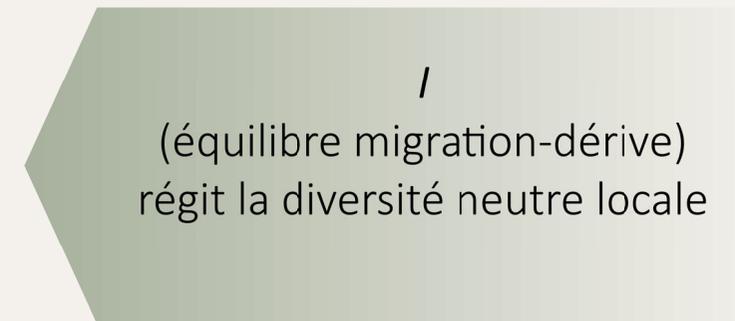
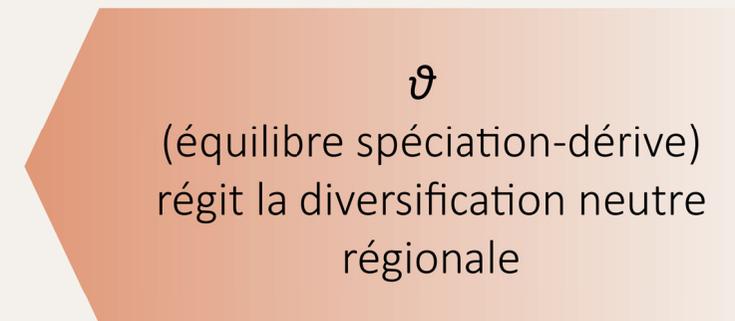
Evolutifs

Échelle de la méta-communauté: processus biogéographiques lents à large échelle



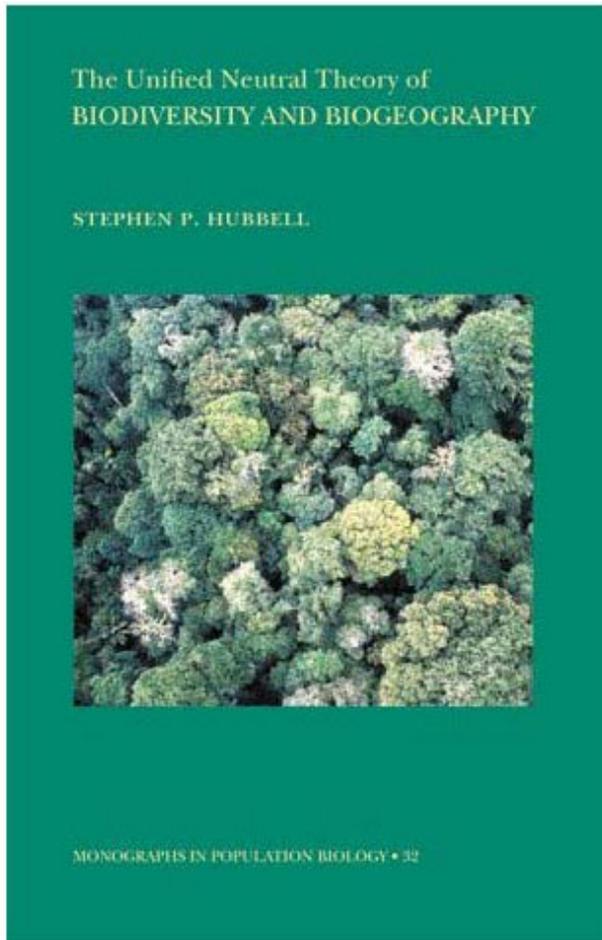
Échelle de la communauté: processus locaux et rapides de structuration des communautés

Ecologiques



... sans différences de niches ni sélection

□ La neutralité comme hypothèse nulle ?



Hypothèse nulle

Héritage scientifique:

- ✓ Génétique = **Mutation** / Migration / **Sélection** / Dérive
- ✓ Ecologie = **Spéciation** / Migration / **Niche** / Dérive

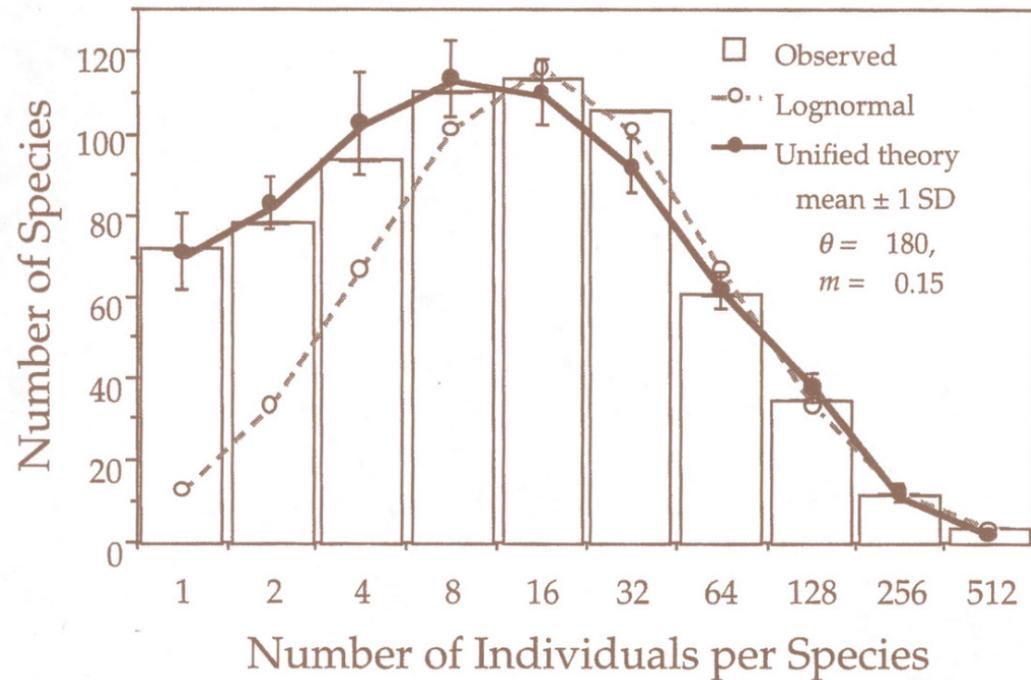
La neutralité n'est pas explicative:

- On ne va pas expliquer la biodiversité sur Terre dans le cadre unique de la neutralité !
- Théorie volontairement simpliste et simplificatrice
- Outil pour comprendre la complexité des processus stochastiques

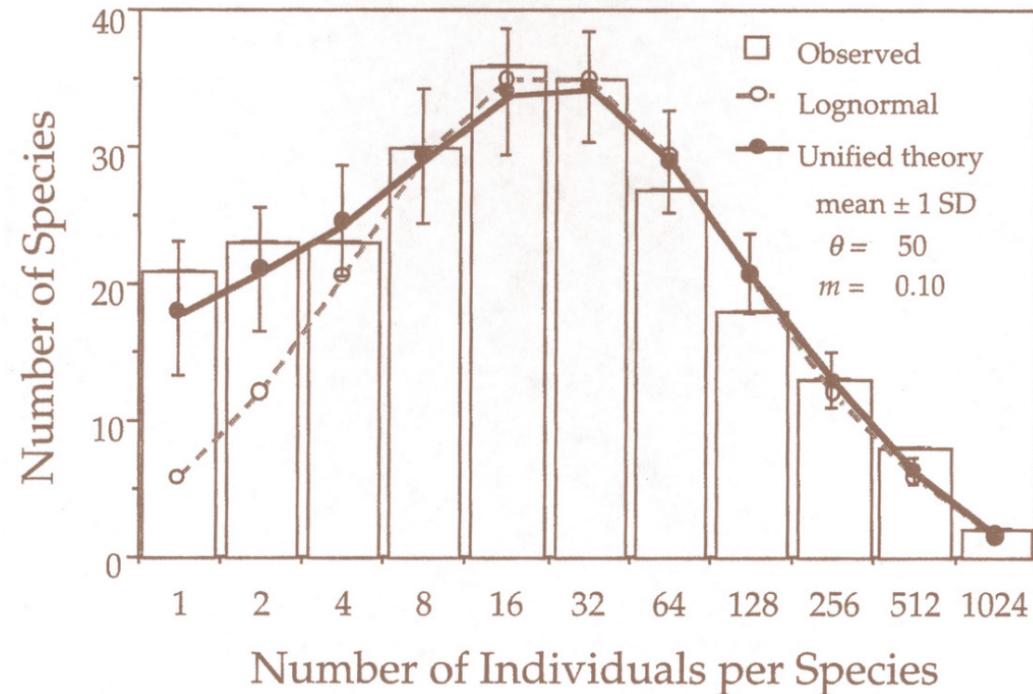
Falsification de l'hypothèse nulle = hypothèse fausse
Non falsification = hypothèse peut-être vraie

□ Nouvel attendu d'abondance relative d'espèces:

- Après log-series, log-normal, broken-stick ...
- ... prise en compte des processus stochastiques de migration, spéciation et dérive



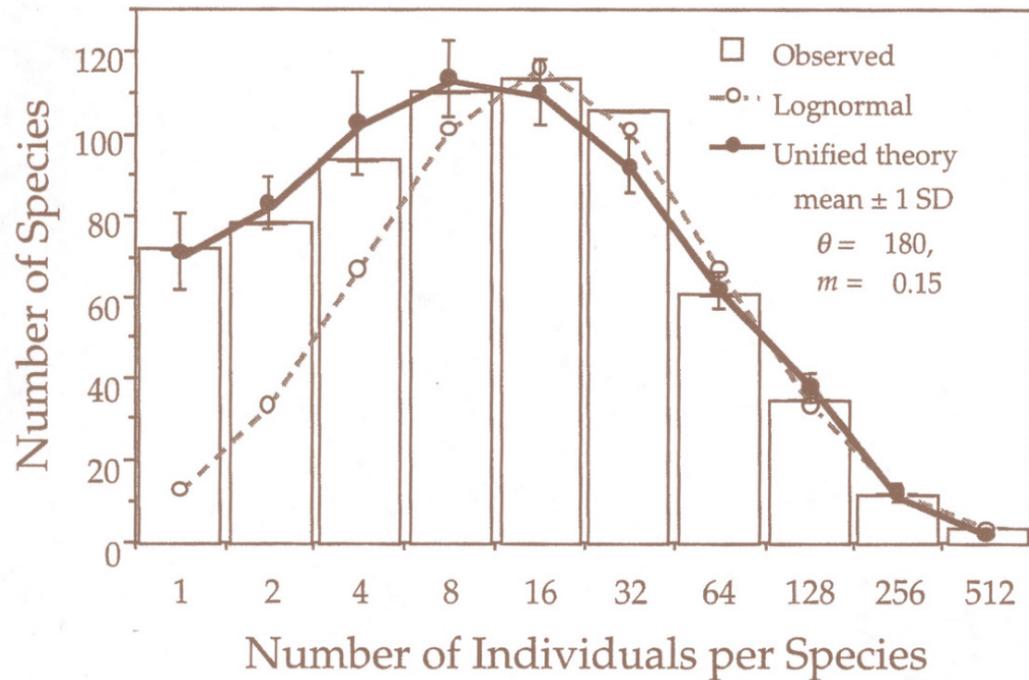
Barro Colorado (Panama)



Pasoh (Malaisie)

□ Nouvel attendu d'abondance relative d'espèces:

- Après log-series, log-normal, broken-stick ...
- ... prise en compte des processus stochastiques de migration, spéciation et dérive



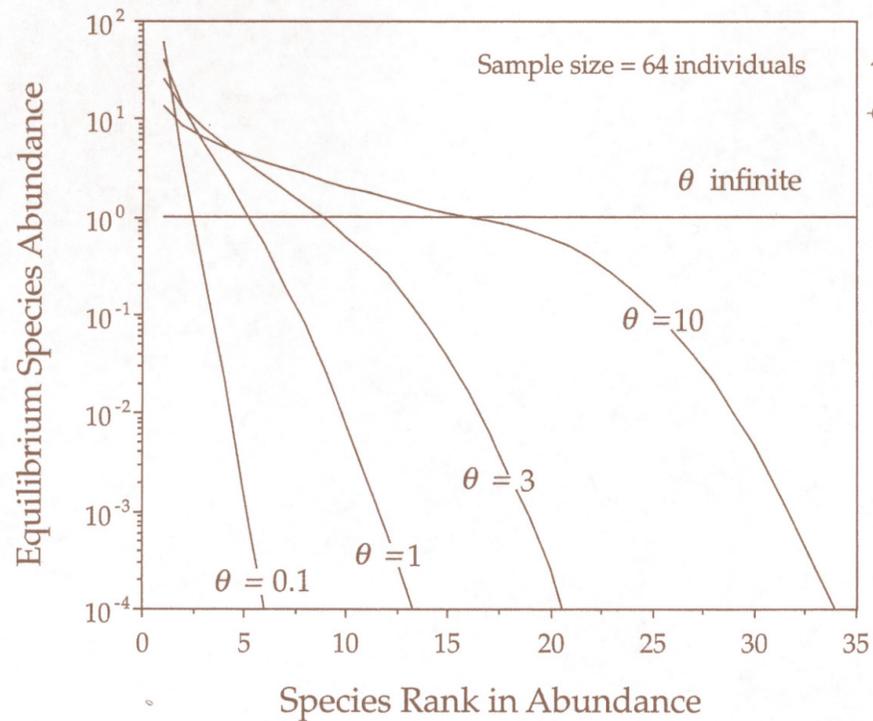
Barro Colorado (Panama)

- ✓ La théorie neutre prédit mieux la distribution des espèces rares
- ✓ Importance des processus stochastiques dans les forêts tropicales (petites population qui dispersent peu)
- ✓ Domine les différences de niche !

Evaluation de la neutralité

□ Nouvel attendu d'abondance relative d'espèces:

- Après log-series, log-normal, broken-stick ...
- ... prise en compte des processus stochastiques de migration, spéciation et dérive



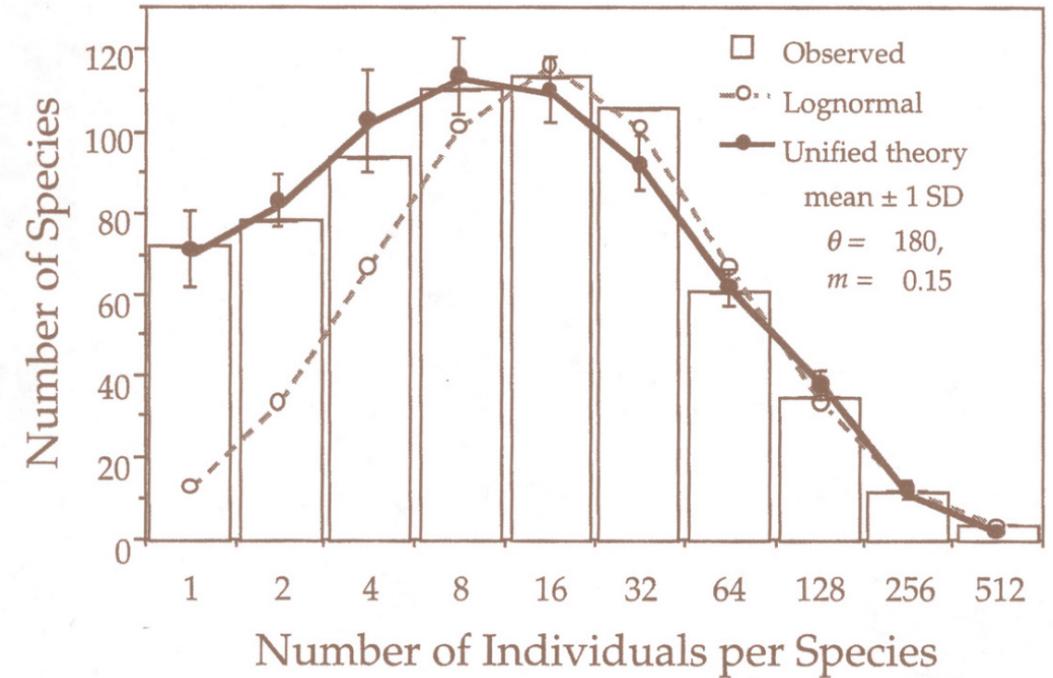
✓ Sans dispersion limitée on retrouve la log-serie

□ Données empiriques vs. attendus: comment les comparer?

- Nécessité d'un critère d'évaluation
 - ✓ Mesure de goodness-of-fit (adéquation)
 - ✓ Comparaison de modèles (discrimination)
- Statistique associée
 - ✓ Moindres carrés
 - ✓ Vraisemblance

□ Données empiriques vs. attendus: comment les comparer?

- Nécessité d'un critère d'évaluation
 - ✓ Mesure de goodness-of-fit (adéquation)
 - ✓ Comparaison de modèles (discrimination)
- Statistique associée
 - ✓ Moindres carrés
 - ✓ Vraisemblance



Evaluation de la neutralité

□ Théorie neutre et mesure de la diversité

Rappel :

Mesure statistique de la diversité locale (alpha),
entre communautés (beta) et régionale (gamma)

$$Div_{\alpha} + Div_{\beta} = Div_{\gamma}$$

□ Théorie neutre et mesure de la diversité

Rappel :

Mesure statistique de la diversité locale (alpha),
entre communautés (beta) et régionale (gamma)

$$Div_ \alpha + Div_ \beta = Div_ \gamma$$

Influence de la dispersion limitée:
peu de migration = les communautés
se ressemblent moins

- Approche spatialement implicite (Munoz et al., 2008):

$$G_{ST} = \frac{Div_ \beta}{Div_ \gamma} = \frac{\tilde{F}_{intra} - F_{global}}{1 - F_{global}}$$

$$G_{ST}(k) = \frac{1}{1 + I(k)/(1 - P(k/k))}$$

- Approche spatialement explicite (Chave and Leigh 2002):

$$F(r) \cong \left(\frac{2K_0 \left(\frac{r \sqrt{2v}}{\sigma} \right)}{2\rho\pi\sigma^2 + \ln\left(\frac{1}{v}\right)} \right) \quad r > \sigma$$
$$F(r) \cong \left\{ \frac{\left[\ln\left(\frac{1}{v}\right) - \frac{r^2\pi^2}{12\sigma^2} \right]}{2\rho\pi\sigma^2 + \ln\left(\frac{1}{v}\right)} \right\} \quad r < \sigma$$

- La paramétrisation des attendus nécessite une phase d'analyse inductive (ajustement de courbes)
- L'approche inductive est utile pour formuler des hypothèses en identifiant des patrons
- La théorie neutre n'est pas traitée comme une hypothèse nulle: certains la présentent comme une forme de loi universelle dans la lignée des lois précédentes (logseries et lognormale)
- Développement limité des tests de neutralité
- Ambiguïté de la démarche scientifique en écologie, encore largement inductive