

Mesurer la diversité dans et entre des assemblages : exemple des diversités phylogénétiques et fonctionnelles α et β

Sandrine Pavoine

Maître de conférences, Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (UMR7204), Sorbonne Univs, MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris.
Research associate, Mathematical Ecology Research Group, Department of Zoology, University of Oxford, U.K.

12 mai 2015

Plan

- 1 Introduction
- 2 L'approche de Rao - Principe / Limites
- 3 Développements autour de cette approche - Réponses à certaines critiques
- 4 Conclusion

Plan

- 1 Introduction
- 2 L'approche de Rao - Principe / Limites
- 3 Développements autour de cette approche - Réponses à certaines critiques
- 4 Conclusion

La **biodiversité** désigne toute la variabilité du vivant, allant du gène à l'écosystème.

La **biodiversité** émerge de **différences** entre entités, quelles que soient les entités étudiées (e.g. individus, espèces, habitats) et quel que soit le critère utilisé pour évaluer ces différences (e.g. morphologie, comportement, évolution).



Diversité inter-spécifique

Biodiversité

$p_{\text{poisson}} = 1$ $p_{\text{homard}} = 0$ $p_{\text{baleine}} = 0$	$p_{\text{poisson}} = 0,84$ $p_{\text{homard}} = 0,05$ $p_{\text{baleine}} = 0,01$	$p_{\text{poisson}} = 1/3$ $p_{\text{homard}} = 1/3$ $p_{\text{baleine}} = 1/3$
---	--	--

Biodiversités égales

◀ ◻ ▶ ◀ ◻ ▶ ◀ ≡ ▶ ◀ ≡ ▶ ≡ ▶ ↺ 🔍 ↻

Mesures de biodiversité (indices, fonctions)

Manque de définition

Soit une fonction mathématique, h , quels critères pourraient permettre d'affirmer avec certitude que h est un indice de biodiversité???

Un exemple

The Princeton Guide to Ecology (2012)

biodiversity. The variety of life, at all levels of organization, classified both by evolutionary (phylogenetic) and ecological (functional) criteria.

diversity index. A mathematical expression that combines species richness and evenness as a measure of diversity.

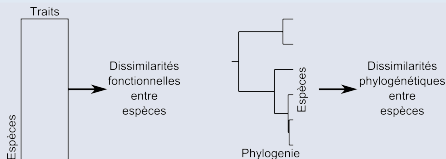
Nombreux indices - infinité de possibilités de développement.

Comment s'y retrouver? Comment choisir? Comment cibler les développements?

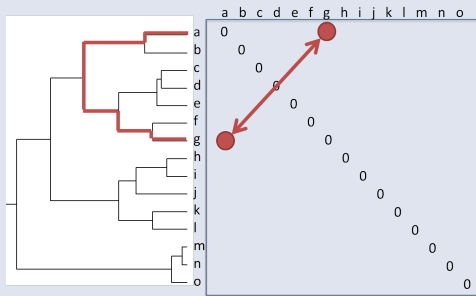
Les données

- Abondances des espèces dans des sites
- Phylogénie ou tableau de trait(s)

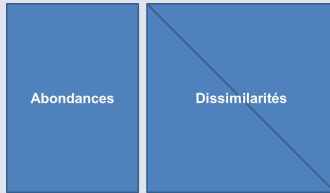
Indices basés sur les différences



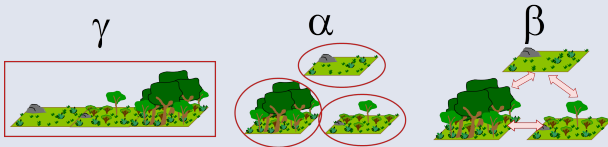
Calcul des dissimilarités phylogénétiques



Données de base



Echelles



Plan

- 1 Introduction
- 2 L'approche de Rao - Principe / Limites
- 3 Développements autour de cette approche - Réponses à certaines critiques
- 4 Conclusion

$0 \leq d_{ij}$
dis. phylogénétique
dis. fonctionnelle

$\sum_i p_i = 1$
Abondances
relatives

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

Mesurer la diversité
par
la dissimilarité
moyenne entre
deux espèces

L'entropie quadratique (Rao 1982, 1986)

$0 \leq d_{ij}$
dis. phylogénétique
dis. fonctionnelle

$\sum_i p_i = 1$
Abondances
relatives
...

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

Variance

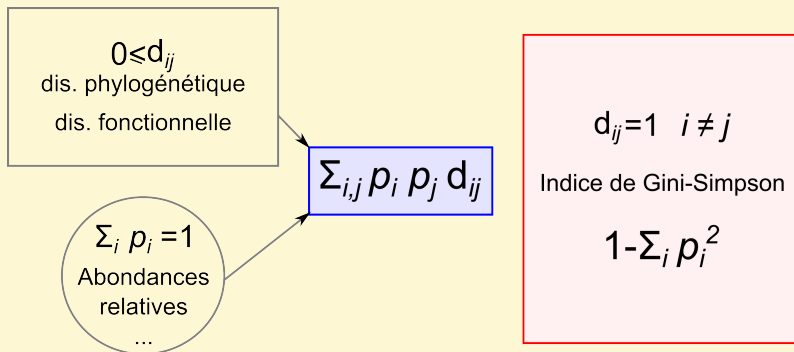


$$d_{ij} = (a_i - a_j)^2 / 2$$

$$\begin{aligned} & \sum_{i,j} p_i p_j (a_i - a_j)^2 / 2 \\ &= \sum_i p_i (a_i - \bar{a})^2 \end{aligned}$$

$$\bar{a} = \sum_i p_i a_i$$

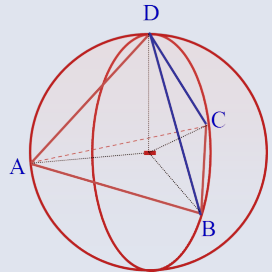
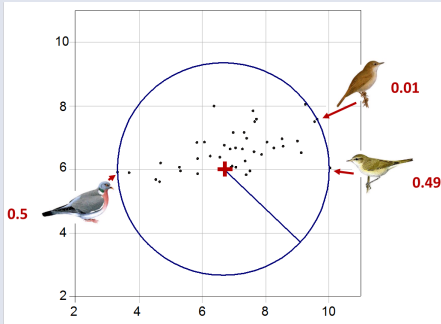
L'entropie quadratique (Rao 1982, 1986)



Contrainte

$(\sqrt{d_{ij}})$ Euclidienne.

La maximisation de l'entropie quadratique (Pavoine et al. 2004 *Theor. Pop. Biol.* 67:231–239; Pavoine & Bonsall *Theor. Pop. Biol.* 75:153-163)



Comportement plusieurs fois qualifié de contre-intuitif.

Rao (1982)

$$0 \leq d_{ij}$$

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

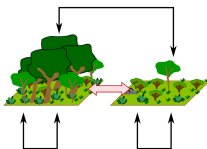
$$\sum_{k,l} w_k w_l D_{kl}$$

$$0 \leq D_{kl}$$

Dissimilarité D_{kl} entre 2 sites

distance inter-sites - distance intra-sites

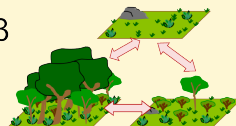
$$\begin{aligned} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jl} d_{ij} &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij} \\ &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{il} p_{jl} d_{ij} \end{aligned}$$



α

γ

β



$$Q_\alpha = \sum_k w_k \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij}$$

$$Q_\gamma = \sum_{i,j} (\sum_k w_k p_{ik}) (\sum_k w_k p_{jk}) d_{ij}$$

$$Q_\beta = \sum_{k,l} w_k w_l D_{kl}$$

$$Q_\gamma = Q_\alpha + Q_\beta$$

p_i proportion de l'espèce i dans un site (div. α) ou dans la région (div. γ)

p_{ik} proportion de l'espèce i dans le site k

d_{ij} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre espèces i et j

D_{kl} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre sites k et l

w_k poids donné au site k (e.g. par rapport à sa surface, à sa taille)

Rao (1982)

$$0 \leq d_{ij}$$

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

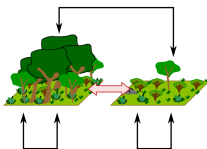
$$\sum_k w_k w_l D_{kl}$$

$$0 \leq D_{kl}$$

Dissimilarité D_{kl} entre 2 sites

distance inter-sites - distance intra-sites

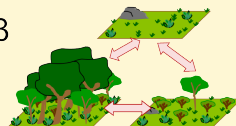
$$\begin{aligned} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jl} d_{ij} &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij} \\ &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{il} p_{jl} d_{ij} \end{aligned}$$



α

γ

β



Contrainte

$$\alpha \leq \gamma$$

$(\sqrt{d_{ij}})$ propriétés euclidiennes

Lau (1985)

Rao (1986)

p_i proportion de l'espèce i dans un site (div. α) ou dans la région (div. γ)

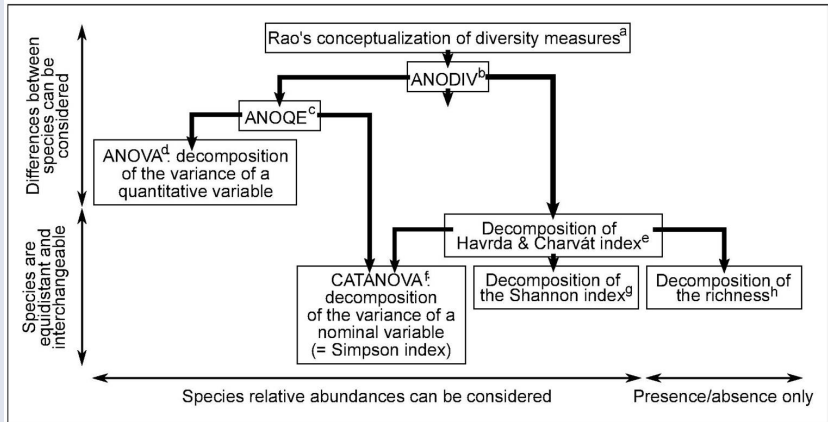
p_{ik} proportion de l'espèce i dans le site k

d_{ij} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre espèces i et j

D_{kl} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre sites k et l

w_k poids donné au site k (e.g. par rapport à sa surface, à sa taille)

L'entropie quadratique est complètement concave (Axiomatisation de Rao 1986)
Pavoine & Bonsall (2011) Biological reviews 86:792–812.



Rao (1982)

$$0 \leq d_{ij}$$

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

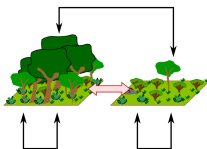
$$\sum_{k,l} w_k w_l D_{kl}$$

$$0 \leq D_{kl}$$

Dissimilarité D_{kl} entre 2 sites

distance inter-sites - distance intra-sites

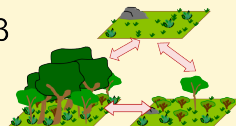
$$\begin{aligned} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jl} d_{ij} &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij} \\ &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{il} p_{jl} d_{ij} \end{aligned}$$



α

γ

β



$$Q_\alpha = \sum_k w_k \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij}$$

$$Q_\gamma = \sum_{i,j} (\sum_k w_k p_{ik}) (\sum_k w_k p_{jk}) d_{ij}$$

$$Q_\beta = \sum_{k,l} w_k w_l D_{kl}$$

$$Q_\gamma = Q_\alpha + Q_\beta$$

p_i proportion de l'espèce i dans un site (div. α) ou dans la région (div. γ)

p_{ik} proportion de l'espèce i dans le site k

d_{ij} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre espèces i et j

D_{kl} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre sites k et l

w_k poids donné au site k (e.g. par rapport à sa surface, à sa taille)

Rao (1982)

$$0 \leq d_{ij}$$

$$\sum_{i,j} p_i p_j d_{ij}$$

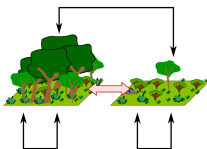
$$\sum_k w_k \sum_l w_l D_{kl}$$

$$0 \leq D_{kl}$$

Dissimilarité D_{kl} entre 2 sites

distance inter-sites - distance intra-sites

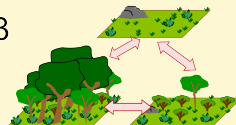
$$\begin{aligned} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jl} d_{ij} &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{ik} p_{jk} d_{ij} \\ &- \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_{il} p_{jl} d_{ij} \end{aligned}$$



α

γ

β



CRITIQUE

$$\alpha \approx \gamma$$

$$\beta \approx 0$$

Jost 2006, 2007,
Ricotta & Szeidl 2009

p_i proportion de l'espèce i dans un site (div. α) ou dans la région (div. γ)

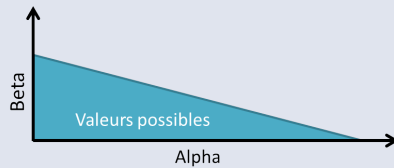
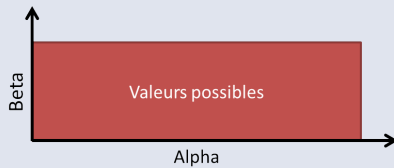
p_{ik} proportion de l'espèce i dans le site k

d_{ij} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre espèces i et j

D_{kl} dissimilarité phylogénétique ou fonctionnelle entre sites k et l

w_k poids donné au site k (e.g. par rapport à sa surface, à sa taille)

“Indépendance” entre div. alpha et div. beta



Plan

- 1 Introduction
- 2 L'approche de Rao - Principe / Limites
- 3 Développements autour de cette approche - Réponses à certaines critiques**
- 4 Conclusion

Borner les dissimilarités entre 0 et 1

$$0 \leq d_{ij}^* = d_{ij}/d_{\max} \leq 1$$

Attention à bien définir $d_{\max}$

“Nombre équivalent de”

The number of equally likely and maximally dissimilar species needed to produce the given value of Q where maximally dissimilar means that two individuals either belong to the same species or always differ by the same, maximal amount (i.e. for which $d_{ij} = 1$ for all $i \neq j$) (Ricotta & Szeidl 2009 Theoretical Population Biology 76:299-302)

Considérons 1 seul site

Vrai assemblage	Assemblage théorique
$\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S p_i p_j d_{ij}^* = Q$	$\sum_{i=1}^E \sum_{j=1, j \neq i}^E \frac{1}{E} \frac{1}{E} 1 + \sum_{i=1}^E \frac{1}{E} \frac{1}{E} 0$
$\sum_{i=1}^E \sum_{j=1, j \neq i}^E \frac{1}{E} \frac{1}{E} 1 = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S p_i p_j d_{ij}^* = Q \Leftrightarrow E = \frac{1}{1-Q}$	

alpha, gamma

Q_α : entropie quadratique moyenne dans un site.

Q_γ : entropie quadratique calculée sur l'ensemble des sites mélangés.

alpha, gamma

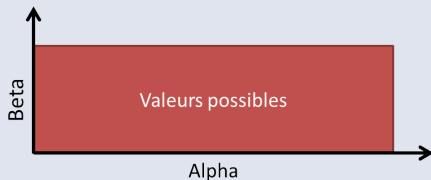
$$E_\alpha = \frac{1}{1-Q_\alpha} \quad E_\gamma = \frac{1}{1-Q_\gamma} \quad (\text{Ricotta \& Szeidl (2009) Theor. Pop. Biol. 76:299-302})$$

Diversité β

Obtenir une diversité β en nombre équivalent de sites :

$$E_{\beta} = E_{\gamma} / E_{\alpha}$$

$$1 \leq E_{\beta} \leq M \text{ (} M = \text{nombre de sites)}$$



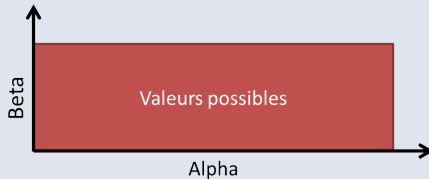
si les sites ont les
mêmes poids :
 $w_k = 1/M \forall k$.

Solution alternative

$$Q_{\beta} = \sum_k \sum_l w_k w_l \left(\sum_i \sum_j p_{ik} p_{jl} d_{ij} - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{ik} p_{jk} d_{ij} - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{il} p_{jl} d_{ij} \right)$$

$$\tilde{Q}_{\beta} = \sum_k \sum_l w_k w_l \frac{\sum_i \sum_j p_{ik} p_{jl} d_{ij}^* - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{ik} p_{jk} d_{ij}^* - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{il} p_{jl} d_{ij}^*}{1 - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{ik} p_{jk} d_{ij}^* - \frac{1}{2} \sum_i \sum_j p_{il} p_{jl} d_{ij}^*}$$

$$\tilde{E}_{\beta} = \frac{1}{1 - \tilde{Q}_{\beta}}; 1 \leq \tilde{E}_{\beta} \leq M \text{ (} M = \text{nombre de sites)}$$



quels que soient les
poids des sites.

Beta : Indices entre 0 et 1

On a : $1 \leq E_\beta, \tilde{E}_\beta \leq M$ (M =nombre de sites)

On veut : $0 \leq f(E_\beta) \leq 1$ et $0 \leq f(\tilde{E}_\beta) \leq 1$

Proposition1 (de Bello et al. 2010)

$$E_\beta^* = \frac{1-1/E_\beta}{1-1/M}$$

$$\rightarrow \tilde{E}_\beta^* = \frac{1-1/\tilde{E}_\beta}{1-1/M}$$

Proposition2 (Villéger et al. 2012)

$$E_\beta^{**} = \frac{E_\beta - 1}{M - 1}$$

$$\rightarrow \tilde{E}_\beta^{**} = \frac{\tilde{E}_\beta - 1}{M - 1}$$

Deux sites sont maximalelement dissimilaires ($E_\beta^* = E_\beta^{**} = \tilde{E}_\beta^* = \tilde{E}_\beta^{**} = 1$) si ils ne partagent pas d'espèces et les espèces d'un site sont maximalelement dissimilaires des espèces de l'autre site.

La critique sur l'utilisation obligatoire de distances ultramétriques par Chiu et Chao (2014) est facilement réfutable (Pavoine, Marcon & Ricotta en révision).

distances ultramétriques

$$d_{kl} \leq \max \{d_{ki}, d_{li}\}$$



Site 1 : espèces a, b (proportions=0.5,0.5). Site 2 : espèces c, d (proportions=0.5,0.5).
Mêmes poids pour les deux sites : 0.5, 0.5.

Les dissimilarités entre espèces :

	a	b	c	d
a	0	0.1	0.2	0.2
b	0.1	0	0.2	0.2
c	0.2	0.2	0	0.1
d	0.2	0.2	0.1	0

	a	b	c	d
a	0	0.1	0.9	0.2
b	0.1	0	0.2	0.8
c	0.9	0.2	0	0.1
d	0.2	0.8	0.1	0

Intuition : la diversité β dans le cas de droite devrait être plus grande ou égale à la diversité β dans le cas de gauche.

Propriétés des dissimilarités : à gauche ultramétrique, à droite non-ultramétrique.

Critique sur les distances non-ultramétriques

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>a</i>	0	0.1	0.2	0.2
<i>b</i>	0.1	0	0.2	0.2
<i>c</i>	0.2	0.2	0	0.1
<i>d</i>	0.2	0.2	0.1	0

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>a</i>	0	0.1	0.9	0.2
<i>b</i>	0.1	0	0.2	0.8
<i>c</i>	0.9	0.2	0	0.1
<i>d</i>	0.2	0.8	0.1	0

Indice	Gauche (ultramétrique)	Droite (non-ultramétrique)
E_{β}^*	1	0.559
E_{β}^{**}	1	0.388

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>a</i>	0	0.1	0.2	0.2
<i>b</i>	0.1	0	0.2	0.2
<i>c</i>	0.2	0.2	0	0.1
<i>d</i>	0.2	0.2	0.1	0

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
<i>a</i>	0	0.1	0.9	0.2
<i>b</i>	0.1	0	0.2	0.8
<i>c</i>	0.9	0.2	0	0.1
<i>d</i>	0.2	0.8	0.1	0

Attention à la normalisation des distances!

	a	b	c	d
a	0	0.1	0.2	0.2
b	0.1	0	0.2	0.2
c	0.2	0.2	0	0.1
d	0.2	0.2	0.1	0



	a	b	c	d
a	0	0,5	1	1
b	0,5	0	1	1
c	1	1	0	0,5
d	1	1	0,5	0

	a	b	c	d
a	0	0.1	0.9	0.2
b	0.1	0	0.2	0.8
c	0.9	0.2	0	0.1
d	0.2	0.8	0.1	0



	a	b	c	d
a	0	0,111	1	0,222
b	0,111	0	0,222	0,888
c	1	1	0	0,5
d	0,222	0,888	0,111	0

Pour comparer des jeux de données : toujours normer globalement!

Calculer la diversité β par paire de sites

2 sites de poids égaux, $\mathbf{p} = (p_1, \dots, p_S)$ $\mathbf{q} = (q_1, \dots, q_S)$

$$E_{\beta}^* = \tilde{E}_{\beta}^* = \frac{\sum_{ij} p_i q_j d_{ij} - \frac{1}{2} \sum_{ij} p_i p_j d_{ij} - \frac{1}{2} \sum_{ij} q_i q_j d_{ij}}{1 - \frac{1}{2} \sum_{ij} p_i p_j d_{ij} - \frac{1}{2} \sum_{ij} q_i q_j d_{ij}}$$

$$E_{\beta}^{**} = \tilde{E}_{\beta}^{**} = \frac{\frac{1}{2} \sum_{ij} p_i q_j d_{ij} - \frac{1}{4} \sum_{ij} p_i p_j d_{ij} - \frac{1}{4} \sum_{ij} q_i q_j d_{ij}}{1 - \frac{1}{2} \sum_{ij} p_i q_j d_{ij} - \frac{1}{4} \sum_{ij} p_i p_j d_{ij} - \frac{1}{4} \sum_{ij} q_i q_j d_{ij}}$$

Choix d'une "écriture" des indices qui utilise la **similarité** entre deux espèces :

$$s_{ij} = 1 - d_{ij}.$$

et on en déduit la **similarité** entre deux sites.

$$\text{Calcul de } S^* = 1 - E_{\beta}^* \text{ et } S^{**} = 1 - E_{\beta}^{**}$$

Similarité (phylogénétique) entre deux sites

$$S^* = \frac{\sum_{ij} p_i q_j s_{ij}}{\frac{1}{2} \sum_{ij} p_i p_j s_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{ij} q_i q_j s_{ij}}$$

$$S^{**} = \frac{\sum_{ij} p_i q_j s_{ij}}{\frac{1}{2} \sum_{ij} p_i q_j s_{ij} + \frac{1}{4} \sum_{ij} p_i p_j s_{ij} + \frac{1}{4} \sum_{ij} q_i q_j s_{ij}}$$

12 similarité moyenne entre une espèce du site 1 et une espèce du site 2

$$\sum_{ij} p_i q_j s_{ij}$$

1 similarité moyenne entre deux espèces du site 1

$$\sum_{ij} p_i p_j s_{ij}$$

2 similarité moyenne entre deux espèces du site 2

$$\sum_{ij} q_i q_j s_{ij}$$

$$S^* = \frac{12}{0,5 \cdot 1 + 0,5 \cdot 2}$$

$$S^{**} = \frac{12}{0,5 \cdot 12 + 0,25 \cdot 1 + 0,25 \cdot 2}$$

Site 1 : $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_S)$ Site 2 : $\mathbf{z} = (z_1, \dots, z_S)$

$$\textcircled{12} \sum_{ij} x_i z_j s_{ij}$$

$$\textcircled{1} \sum_{ij} x_i x_j s_{ij}$$

$$\textcircled{2} \sum_{ij} z_i z_j s_{ij}$$

$$(S^*) = \frac{\textcircled{12}}{0,5 \textcircled{1} + 0,5 \textcircled{2}}$$

$$\frac{\sum_{ij} x_i z_j s_{ij}}{\frac{1}{2} \sum_{ij} x_i x_j s_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{ij} z_i z_j s_{ij}}$$

Espèces maximales
dissimilaires

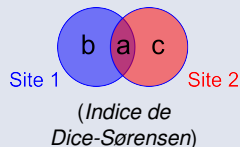
($s_{ii} = 1, s_{ij} = 0, i \neq j$) :

$$\frac{\sum_i x_i z_i}{\frac{1}{2} \sum_i x_i^2 + \frac{1}{2} \sum_i z_i^2}$$

(Indice de Morisita-Horn)

et données de
présence-
absence
(1/0)

$$\frac{2a}{2a+b+c}$$



$$\begin{array}{r} 12 \\ 1 + 2 - 12 \end{array}$$

Wishart

$$\begin{array}{r} 12 \\ \hline 2x \text{ (1)} + 2x \text{ (2)} - 3x \text{ (12)} \end{array}$$

Sokal-Sneath

Pour certains, la matrice de similarité entre paires de sites est définie non-négative, si la matrice (s_{ij}) est aussi définie non-négative. Une matrice de dissimilarités obtenue comme $\sqrt{1 - s_{ij}}$ la matrice de similarité entre paires de sites est alors Euclidienne.

◀ ◻ ▶ ◀ ◻ ▶ ◀ ≡ ▶ ◀ ≡ ▶ ≡

Plan

- 1 Introduction
- 2 L'approche de Rao - Principe / Limites
- 3 Développements autour de cette approche - Réponses à certaines critiques
- 4 Conclusion

└ Conclusion

Les modifications faites sur l'approche de Rao peuvent donc permettre de mesurer des diversités α , β , γ phylogénétiques ou fonctionnelles (au tout autre type de diversité partant du même type de données [vecteur d'abondances ou de proportions, matrice de dissimilarités]).

Les modifications faites sur l'approche de Rao peuvent donc permettre de mesurer des diversités α , β , γ phylogénétiques ou fonctionnelles (au tout autre type de diversité partant du même type de données [vecteur d'abondances ou de proportions, matrice de dissimilarités]).

Elles reposent sur

- le choix de dissimilarités entre espèces aux propriétés "Carré-Euclidiennes" ("squared Euclidean");
- une normalisation des dissimilarités entre 0 et 1 (attention aux comparaisons entre jeux de données).

Les modifications faites sur l'approche de Rao peuvent donc permettre de mesurer des diversités α , β , γ phylogénétiques ou fonctionnelles (au tout autre type de diversité partant du même type de données [vecteur d'abondances ou de proportions, matrice de dissimilarités]).

Elles reposent sur

- le choix de dissimilarités entre espèces aux propriétés "Carré-Euclidiennes" ("squared Euclidean");
- une normalisation des dissimilarités entre 0 et 1 (attention aux comparaisons entre jeux de données).

Quelques perspectives : améliorer les indices pour

- ne pas se limiter à α , β , γ (*Pavoine, Marcon & Ricotta en révision*);
- aller de l'individu à la métacommunauté (*Pavoine & Izsak 2014 Methods in Ecology and Evolution 5:165-172*);
- décrire les changements de diversité β en fonction de distances géographiques (*coll. R. Pélissier IRD Montpellier, B. Mérigot Univ. Montpellier II*).

Autres propositions de familles d'indices

- A partir des valeurs propres d'une matrice de **similarités** phylogénétiques ou fonctionnelles entre espèces pondérée par les abondances des espèces, matrice définie semi-positive (*Pavoine & Izsak 2014 Methods in Ecology and Evolution 5:165-172*);
- Indices paramétriques dont le paramètre ajuste l'importance donnée aux espèces rares par rapport aux espèces abondantes (*Pavoine & Bonsall 2009 Ecol. Lett. 12:898–908*; *Pavoine & Izsak 2014 Methods in Ecology and Evolution 5:165-172*).

- A partir des valeurs propres d'une matrice de **similarités** phylogénétiques ou fonctionnelles entre espèces pondérée par les abondances des espèces, matrice définie semi-positive (*Pavoine & Izsak 2014 Methods in Ecology and Evolution 5:165-172*);
- Indices paramétriques dont le paramètre ajuste l'importance donnée aux espèces rares par rapport aux espèces abondantes (*Pavoine & Bonsall 2009 Ecol. Lett. 12:898–908*; *Pavoine & Izsak 2014 Methods in Ecology and Evolution 5:165-172*).

- Contribution d'une espèce à la diversité phylogénétique (indices d'originalité) (*Pavoine et al. 2005 Ecol. Lett. 8:579–586*);
- Liens entre diversité phylogénétique et diversité des traits biologiques des espèces (test de signal phylogénétique, autocorrélation phylogénétique, analyses multivariées) (*e.g. Pavoine et al. 2010 Ecological Monographs 80:485–507; Pavoine & Ricotta 2013 Evolution 67:828–840*).

A collage of 20 images illustrating various life forms and biological processes. The images include: two polar bears on ice, two adult penguins with a chick, a green sea slug, a yellow nematode, a circular microorganism with radiating lines, a snail, a jellyfish, a lion, a blue microorganism, a sloth, a snake, a bird, a nest, a group of fish, and a dinosaur.