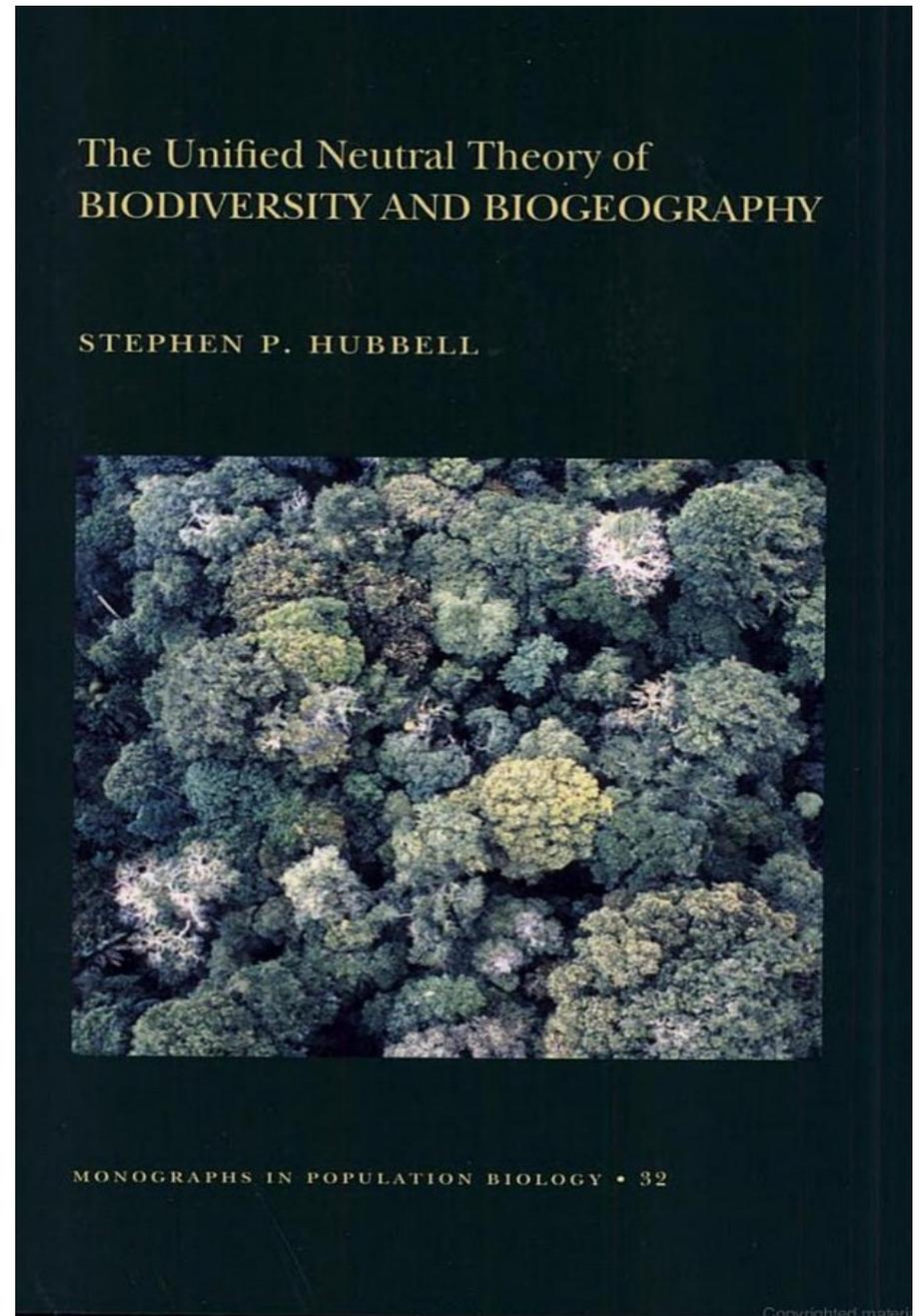


**Breve introduzione alla  
Teoria Neutrale  
Unificata della  
Biodiversità e della  
Biogeografia**

**di Stephen P. Hubbell**

*Stefano Leonardi*  
Corso di Modellistica  
Ambientale 2014-2015

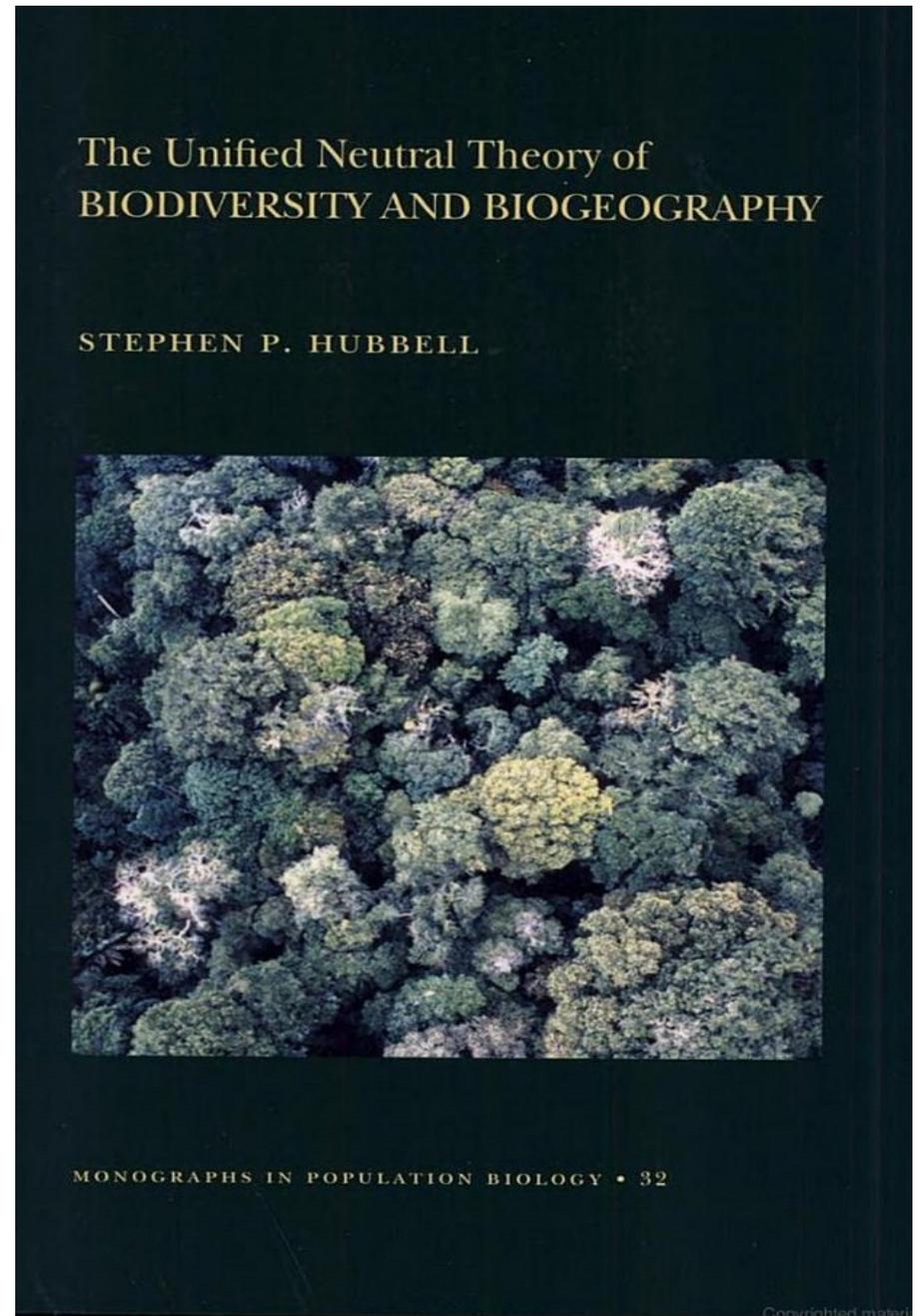


## ***Due parole sulla mia presentazione...***

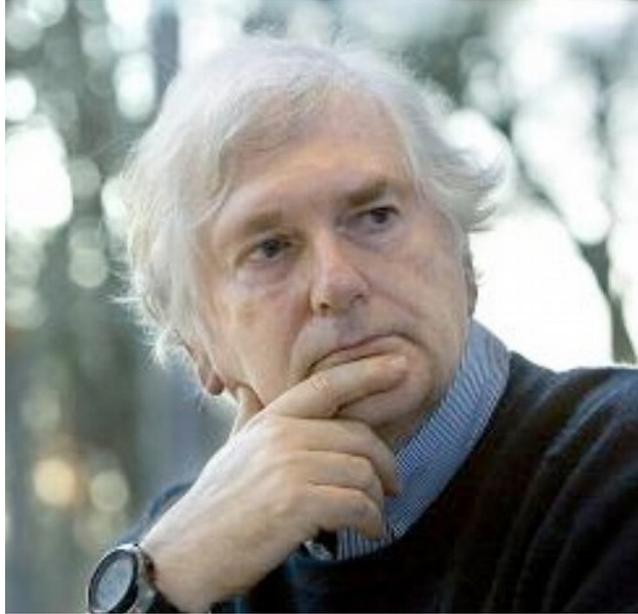
- Nonostante io personalmente non mi occupi di comunità, ho trovato la teoria affascinante (forse perché utilizza modelli e teorie della genetica di popolazioni con cui ho familiarità per spiegare concetti a livello di comunità).
- La presentazione non è completa. L'argomento è molto vasto.
- Seguirò il libro e in particolare i primi 5 capitoli. Mancano i capitoli seguenti e soprattutto gli sviluppi successivi, che sono notevoli.

## *Due parole sul libro...*

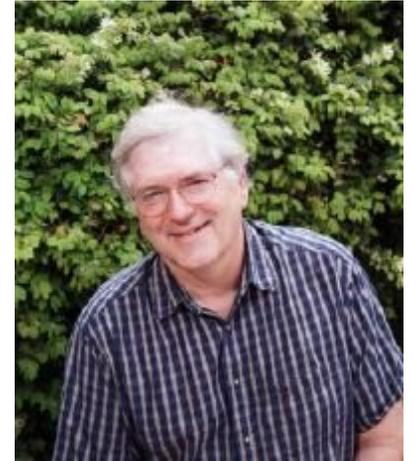
- E` un libro del 2001
  - Collana molto prestigiosa
  - E` scritto molto bene
- Un commento da uno che se ne intende: "*This provocative and enlightening work, deeply original and supported by some of the most extensive field research ever conducted in biology, will be regarded as one of the most important contributions to ecology and biogeography of the past half century.*"--Edward O. Wilson



## *Due parole sull'autore...*



Stephen P. Hubbell (born 17 February 1942) is an American ecologist on the faculty of the University of California, Los Angeles. Dr. Hubbell is also a staff scientist at the Smithsonian Tropical Research Institute in Balboa, Panama.



He has published 3 books and more than 100 scientific papers in tropical plant ecology, plant-animal interactions and theoretical ecology. He has received more than 60 grants from the National Science Foundation and other private foundations in support of his research. He is Co-founder and board member of the Center for Tropical Forest Science, which manages a global network of permanent tropical forest research plots. based on his research design from the original plot on Barro Colorado Island, Panama.

La sua teoria è stata pubblicata per la prima volta nel 1997 (Hubbell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs 16: (suppl) S9-S21)

## ***Nel primo capitolo...***

- Definisce alcuni concetti di base di cui tratterà
- Review della letteratura su alcuni argomenti

Una delle prime cose che chiarisce è l'obiettivo finale quella di tentare di spiegare pattern come quello della figura a fianco

Definisce una **comunità ecologica** come un gruppo di specie di simile livello trofico, simpatriche che vivono in un'area ristretta (locale) e, realmente o potenzialmente, competono per le stesse risorse.

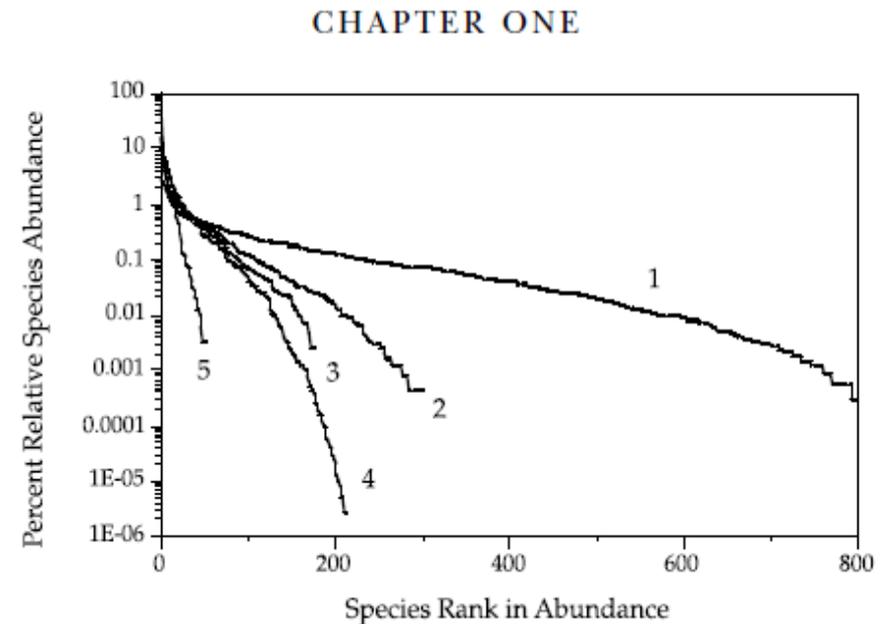


FIG. 1.1. Patterns of relative species abundance in a diverse array of ecological communities. Species in each community are ranked in percentage relative abundance from commonest (*left*) to rarest (*right*). The percentage relative abundance is log transformed on the y-axis. 1: Tropical wet forest in Amazonia. 2: Tropical dry deciduous forest in Costa Rica. 3: Marine planktonic copepod community from the North Pacific gyre. 4: Terrestrial breeding birds of Britain. 5: Tropical bat community from Panama.

Considera una **metacomunità** su *scala spaziale* biogeografica molto *più grande* (scala di regione) e su *scala temporale evolutiva*.

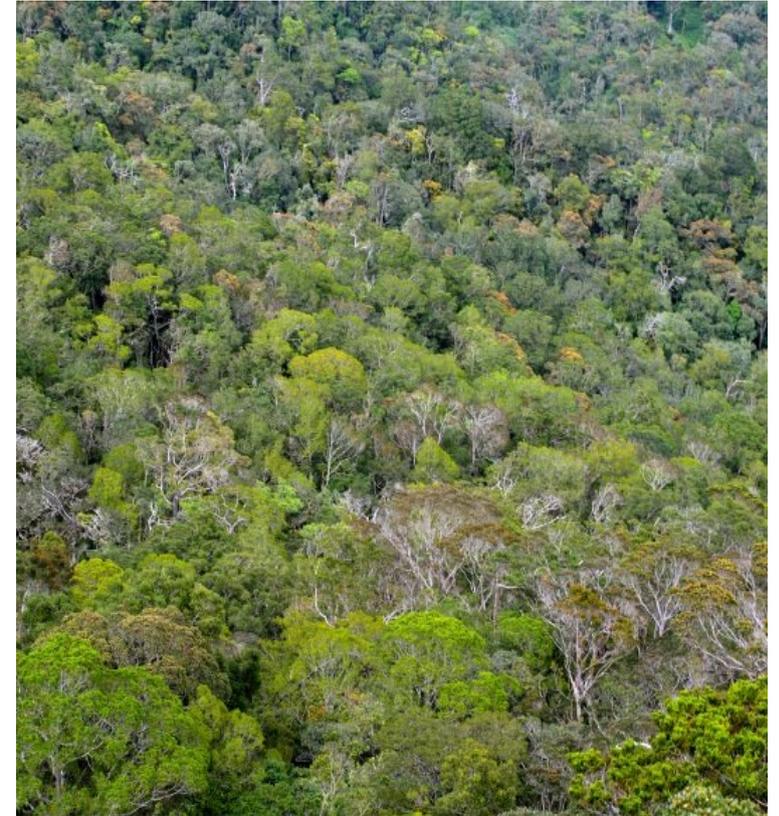
Una metacomunità viene definita come una *collezione di comunità locali* cioè composta di tutti gli individui e tutte le specie simili dal punto di vista trofico, presenti in una regione.

Le specie in una meta comunità non sempre competono fra loro perché possono essere separate nello spazio e nel tempo.

La teoria sviluppata è essenzialmente **neutrale**, nel senso che assume che *tutti gli individui di tutte le specie siano uguali nelle loro “caratteristiche vitali”* cioè abbiano stesse probabilità di nascere, morire, migrare e “speciare”.

Esamina le conseguenze teoriche di alcune assunzioni cioè che la comunità sia strutturata esclusivamente da processi stocastici: deriva ecologica (ecological drift), migrazione e speciazione completamente casuali.

*Ma approfondiremo questi aspetti più avanti...*



# Nei primi capitoli review della letteratura

Nei primi tre capitoli Hubbel svolge una review della letteratura sugli argomenti che gli interessa sviluppare. In particolare sostiene che: **la Teoria della Biogeografia delle Isole è un modello neutrale** al pari del suo. Tutte le specie sono trattate allo stesso modo nella teoria di MacArthur e Wilson.

MACARTHUR AND WILSON'S RADICAL THEORY

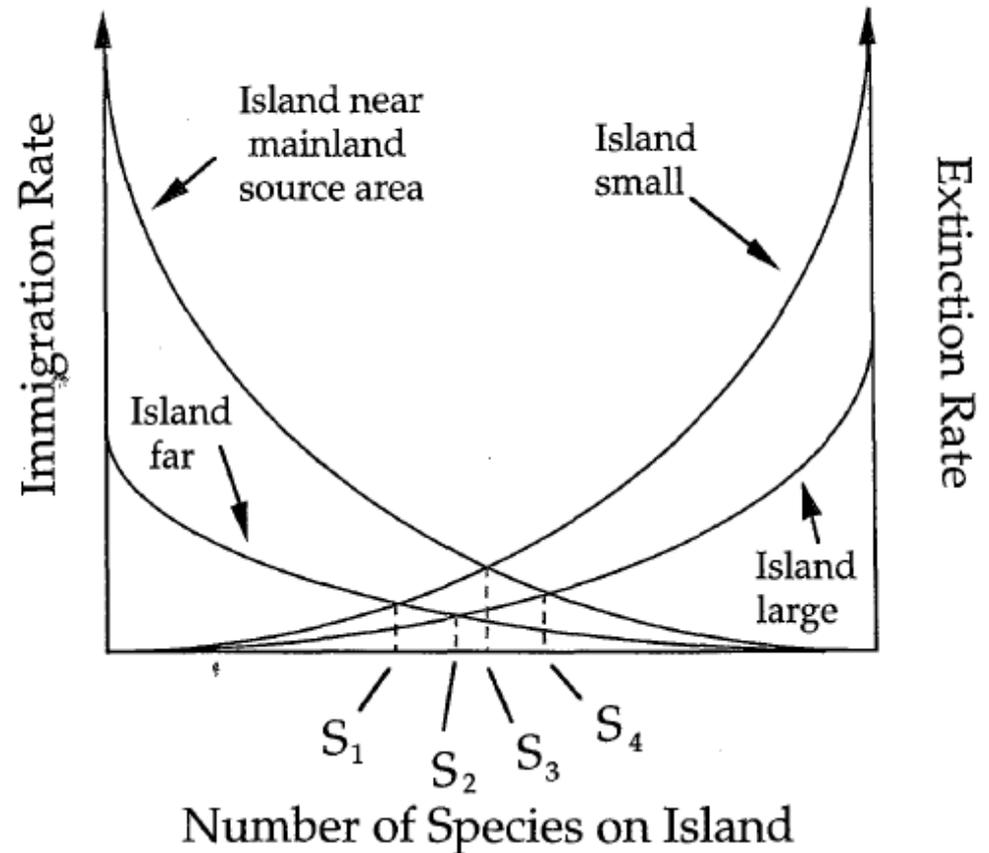


FIG. 1.3. Various enhancements to the basic equilibrium hypothesis of MacArthur and Wilson do not change the dispersal assembly assumption underlying the model. Downwardly bowing immigration and extinction curves were added to characterize the effects of competition on these rates, but all species, whether early or late colonizers, good or bad competitors, experience the same changes in rates. Similarly, the effects of island distance from the mainland and island size on immigration and extinction rates, respectively, operate equally on all species.

# Quindi fa una review sulla teoria delle abbondanze delle specie nella comunità

Rifà la storia dello studio delle distribuzioni delle abbondanze nelle comunità. In particolare rivede:

- la Logserie di Fisher
- la lognormale di Preston
- il bastone rotto di MacArthur
- il metodo di Whittaker delle curve rango - abbondanza

equal to the number of singleton species divided by  $x$ . Thus, the number of species with 1, 2, 3, 4, ...,  $n$  individuals will be given by

$$\alpha x, \quad \alpha x^2/2, \quad \alpha x^3/3, \quad \alpha x^4/4, \dots, \alpha x^n/n, \quad \text{for } 0 < x < 1.$$

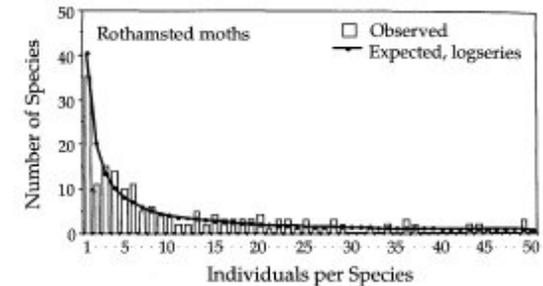


FIG. 2.1. An example of the use of the logseries distribution to fit data on species abundance in collections of months at light trap over a 4-year period at Rothamsted Field Station, U.K. The logseries always predicts that the abundance class of singleton species will be the largest class.

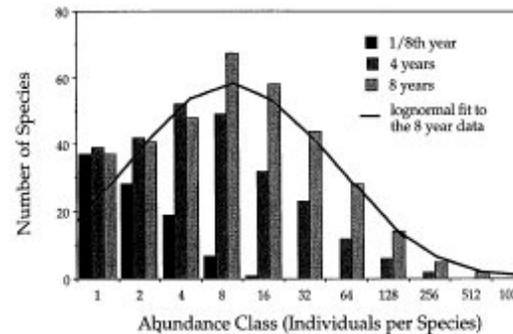


FIG. 2.4. As the survey of months at light traps at Rothamsted Field Station was extended over more years, the distribution of individuals per species became lognormal, as Preston predicted. Modified from Williams (1964).

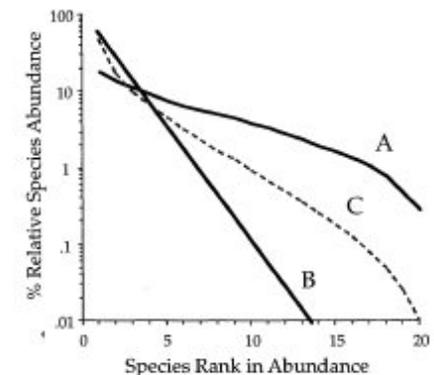


FIG. 2.5. Dominance-diversity curves, popularized by Robert Whittaker. The logarithm of percent relative species abundance is plotted on the y-axis against the rank of the species in abundance on the x-axis, with the commonest species at low rank. Curve A is the shape characteristic of MacArthur's "broken-stick" hypothesis, and is flatter than the typical lognormal observed for natural communities. Curve B is the "niche-preemption" model of Motomura, which produces a straight-line dominance-diversity curve on a semilog plot, as does the logseries distribution of Fisher et al. (1943). Curve C has the characteristic S-shape of lognormal distributions of relative species abundance. See text for further explanation. Figure redrawn from Whittaker (1975).

## ***Serie logaritmica di Fisher - Log series***

Rappresenta uno dei primi tentativi di descrivere matematicamente le abbondanze e il numero delle specie in una comunità. È stato usato per la prima volta da Fisher nel 1943 per descrivere una comunità di farfalle catturata con una lampada.

La log-serie ha la forma seguente:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots, \frac{\alpha x^n}{n}$$

dove  $\alpha x$  rappresenta il numero di specie rappresentate con 1 individuo,

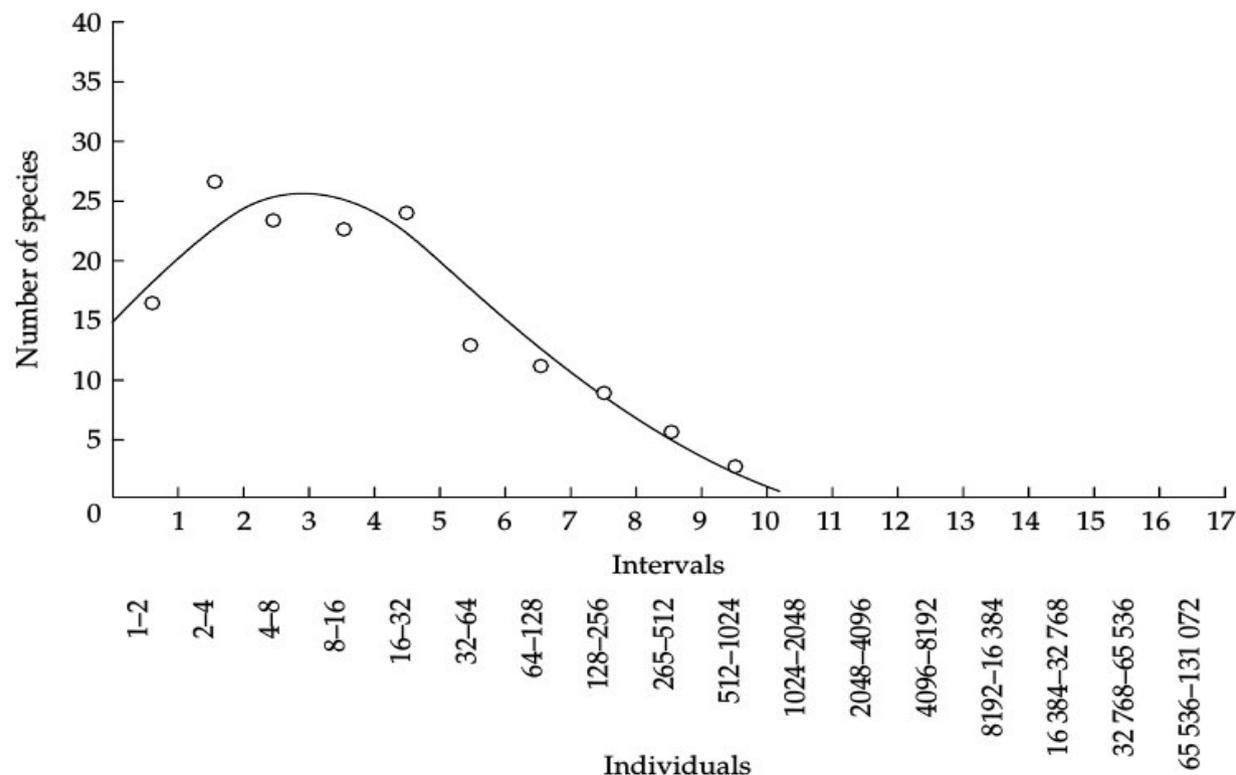
dove  $\frac{\alpha x^2}{2}$  rappresenta il numero di specie rappresentate con 2 individui

e  $\frac{\alpha x^3}{3}$  rappresenta il numero di specie con 3 individui e così via.

I parametri  $\alpha$  e  $x$  vanno fittati. In molti casi  $x$  è tra 0.9 e 1.

# Serie log-normale di Preston

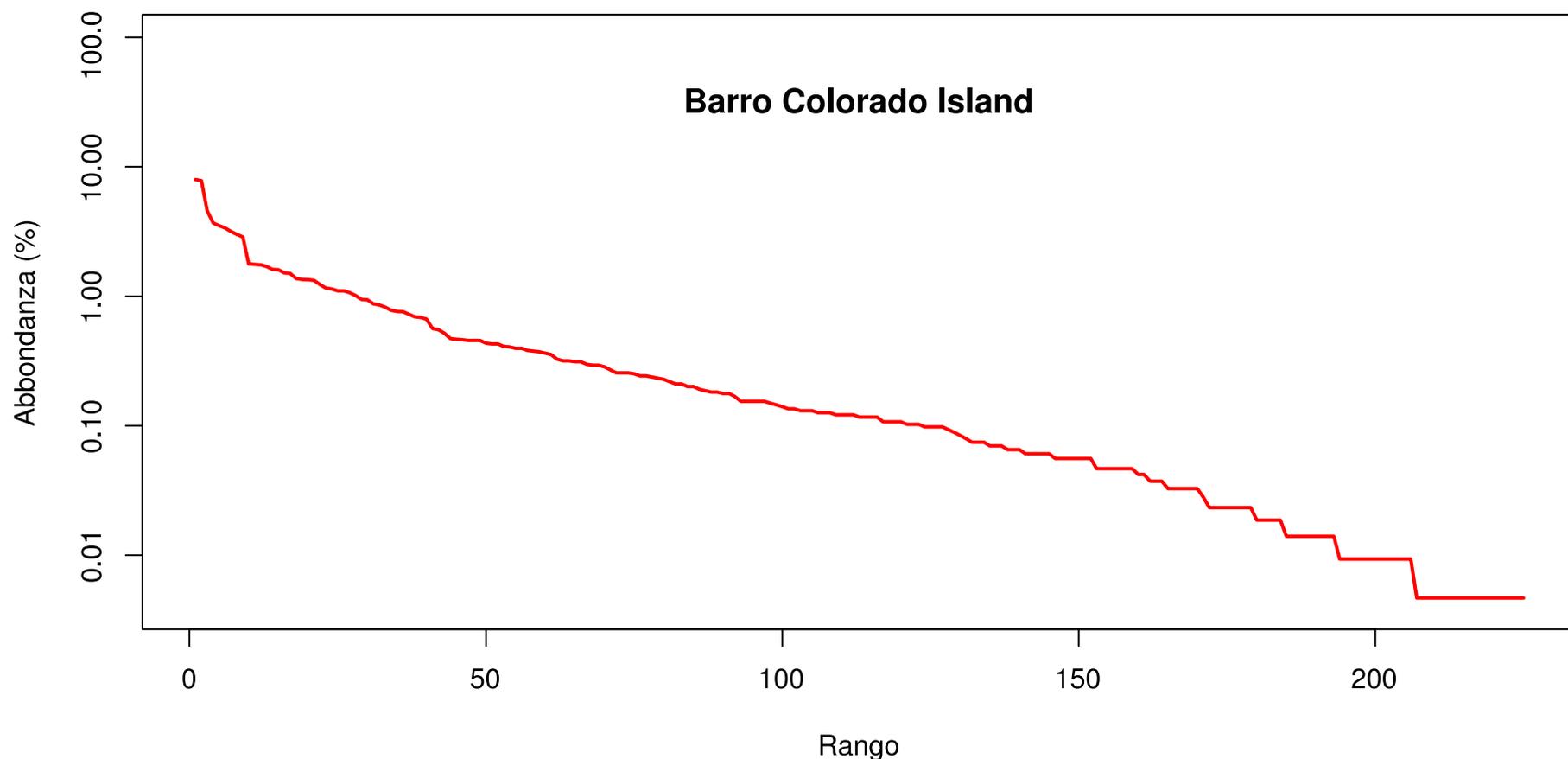
Successivamente la procedura è stata migliorata cambiando la definizione di classe di abbondanza in *ottave* in cui le specie venivano classificate in classi di abbondanza doppia rispetto alla precedente: 1,2,4,8,16,32,64 ecc. La distribuzione ottenuta è chiamata **Log-normale** ed è dovuta a Preston (1948)



**Figure 9.3** Illustrating the lognormal distribution of relative abundance of diatom species in a sample taken from an undisturbed community in Ridley Creek, Pennsylvania. The abundances are, as indicated, plotted as logarithms to the base 2: for further discussion, see the text. After Patrick (1973).

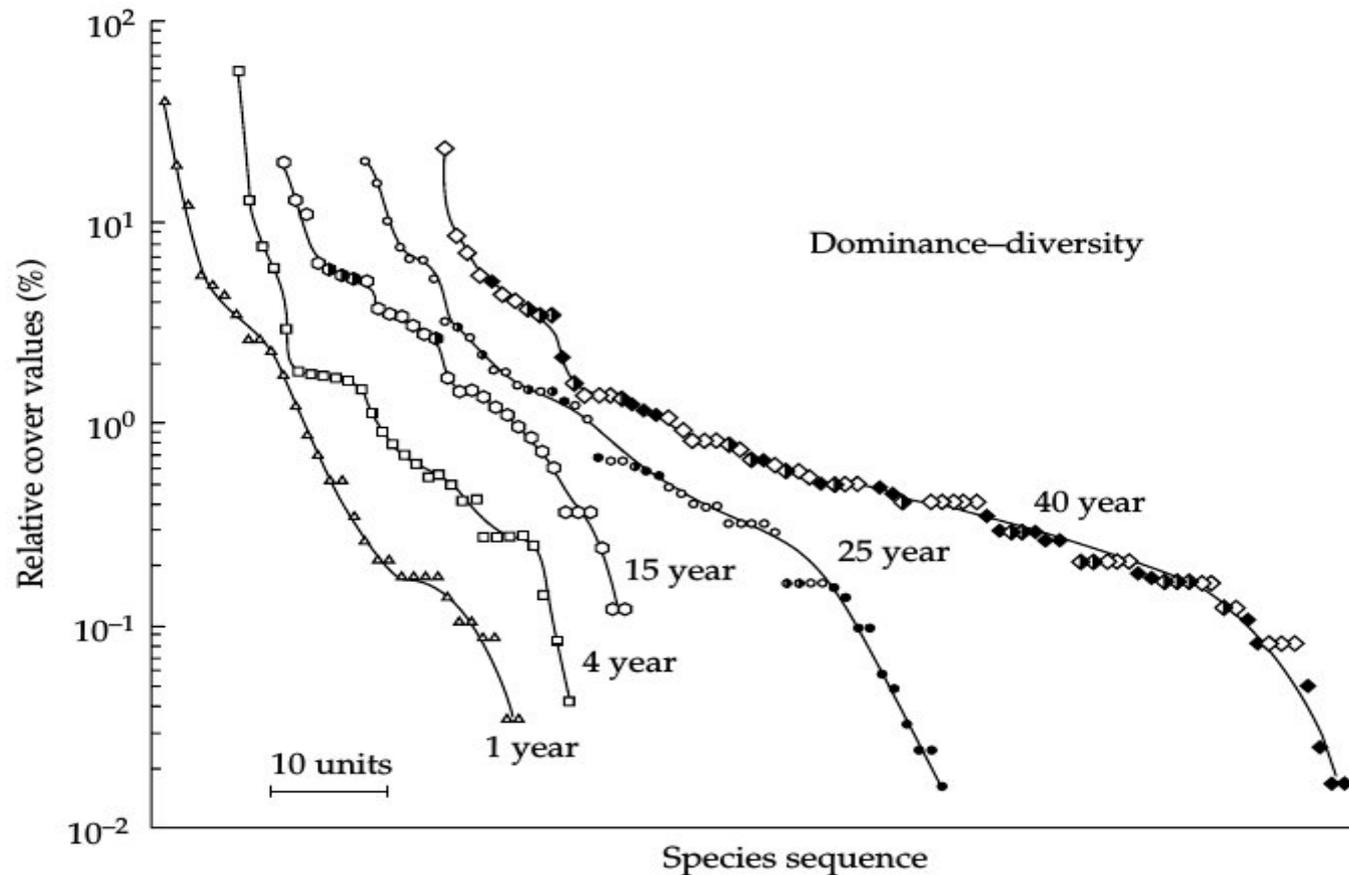
## ***Diagrammi Rango-Abbondanza***

È un modo per **riassumere** i dati relativi delle **abbondanze** delle specie in una comunità. Si ordinano le specie per il rango dell'abbondanza (prima la specie più abbondante, poi la seconda, poi la terza, ecc.) e si produce un grafico del logaritmo della percentuale dell'abbondanza nella comunità contro il rango.



## Diagrammi Rango-Abbondanza II

Sono utili per **confrontare** abbondanze in **comunità diverse**.



**Figure 9.6** Patterns of species relative abundance in old fields of five different stages of abandonment in Southern Illinois. The patterns are expressed as the percentage that a given species contributes to the total area covered by all species in the community, plotted against the species' rank, ordered from most to least abundant. Symbols are open for herbs, half-open for shrubs, and closed for trees. After Bazzaz (1975).

## *In particolare si focalizza su un punto...*

Sostiene che dati più recenti dimostrano inequivocabilmente come la log-serie di Preston (forse la distribuzione con maggior riscontro fra quelle esaminate), ma anche le altre serie, **non riescano a spiegare la notevole abbondanza delle specie più rare.**

Spesso in natura si riscontra una “coda” sulla sinistra non spiegata

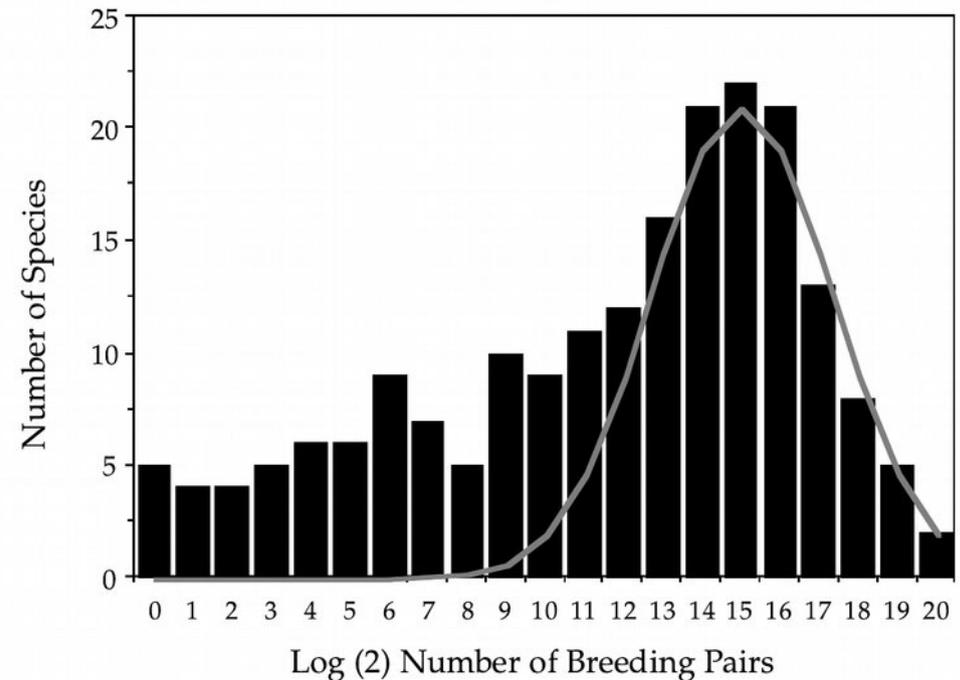


FIG. 2.6. Negatively skewed distribution of relative species abundance for all British breeding birds. Note the poor fit of the lognormal to the left-hand tail of rare and extremely rare species. Data extracted from Gibbons et al. (1993). See also Gregory (1994).

In recent years, as larger sample sizes of relative species abundance have become available and the abundances of very rare species have become better known, it has become increasingly apparent that observed distributions of relative species abundance are in fact, seldom lognormally distributed. Observed distributions appear to be lognormal to the right of the mode in the right-hand tail representing common species. But they almost always show strong negative skewness, manifest as a large excess of rare and extremely rare species over that predicted by the symmetrical lognormal. This phenomenon is exemplified by the dis-

# Il famoso “Zero-sum game” di Hubbell

Un'importante assunzione di Hubbell è quella che **la comunità locale all'equilibrio ha un numero totale fisso ed immutabile  $J$  di individui**, indipendentemente da quale specie si tratti.

Quindi se muore un individuo di una specie  $i$  viene rimpiazzato esattamente da un altro individuo di una specie qualsiasi.

La specie con cui rimpiazzare l'individuo morto viene scelta in proporzione alla sua abbondanza.

Preston (1948) was fully aware of this fact, as were MacArthur and Wilson (1967), who noted that the total number of individuals in a defined taxon or community,  $J$ , increases linearly with the area,  $A$ , inventoried:

$$J = \rho A,$$

where  $\rho$  is the density of individual organisms per unit area.

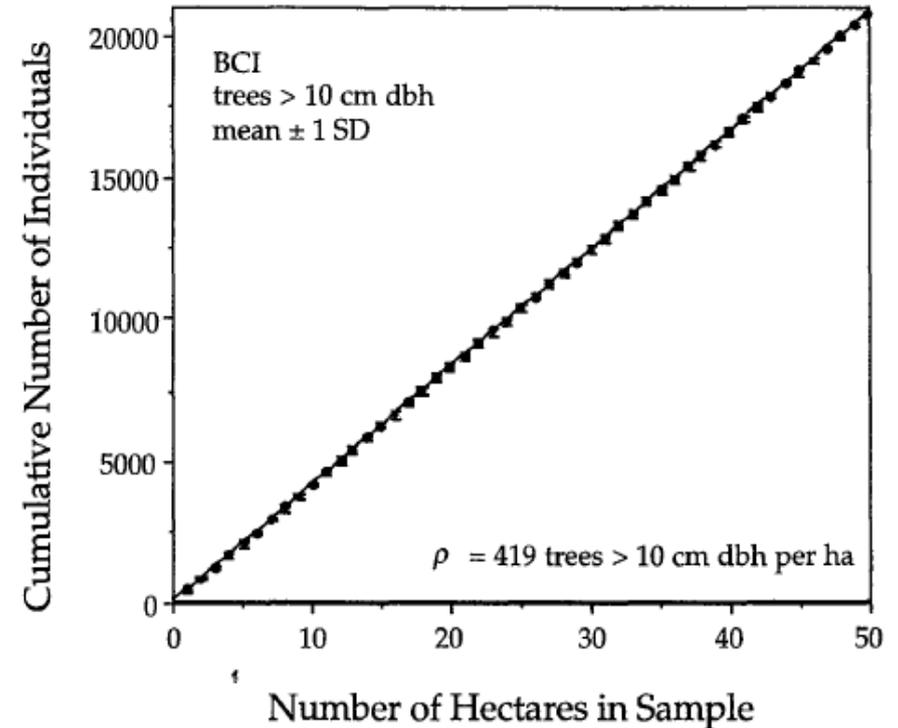
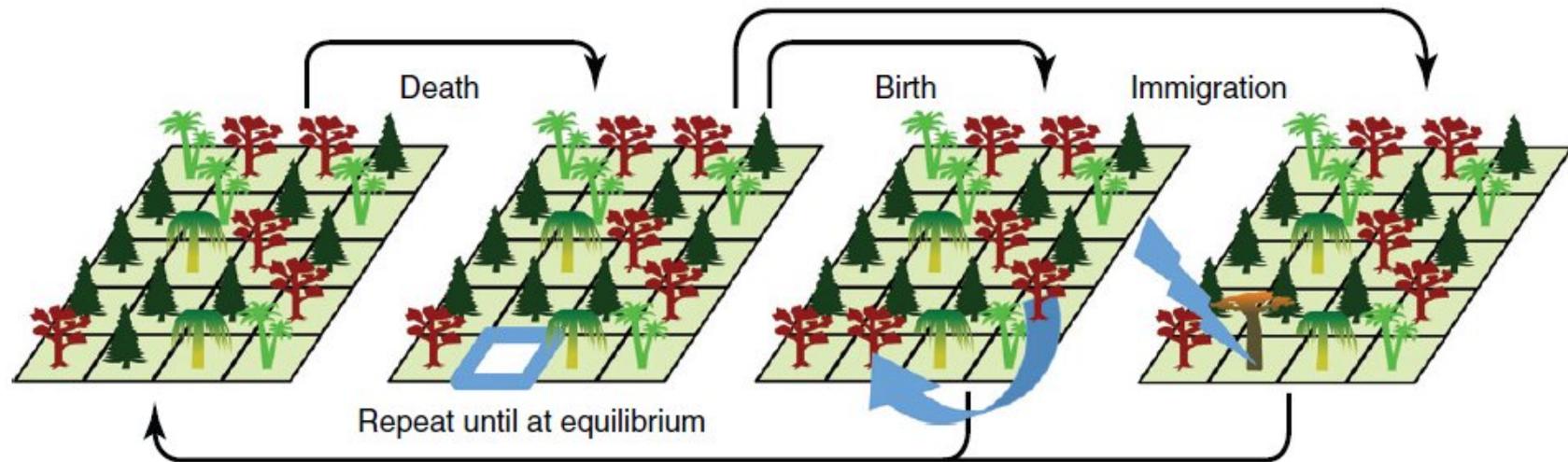


FIG. 3.2. The individuals-area curve for a 50 ha plot of tropical moist forest on Barro Colorado Island, Panama. The plot is of individuals with a trunk diameter >10 cm dbh of all species. The curve represents the mean of one hundred random starting points for accumulation of area within the plot. The linearity is very precise. One standard deviation about each mean is also plotted, but they are so small that they are barely visible. The mean density of individuals >10 cm dbh per hectare,  $\rho$ , is 419 trees.

# *Il meccanismo della teoria neutrale in una comunità locale*



*TRENDS in Ecology & Evolution*

**Figure I.** The mechanics of neutral theory in the local community. In this example,  $J = 20$  so the probability of the indicated individual dying is  $\frac{1}{20}$ , the probability of birth happening within the local community, as indicated in the third panel, is  $(1 - m)\frac{1}{19}$  for each living individual and the probability of immigration is  $m$ . Exactly the same dynamics occurs in the metacommunity, except that the process of speciation replaces immigration and, thus,  $\nu$  is used instead of  $m$ .

# LOCAL COMMUNITY DYNAMICS

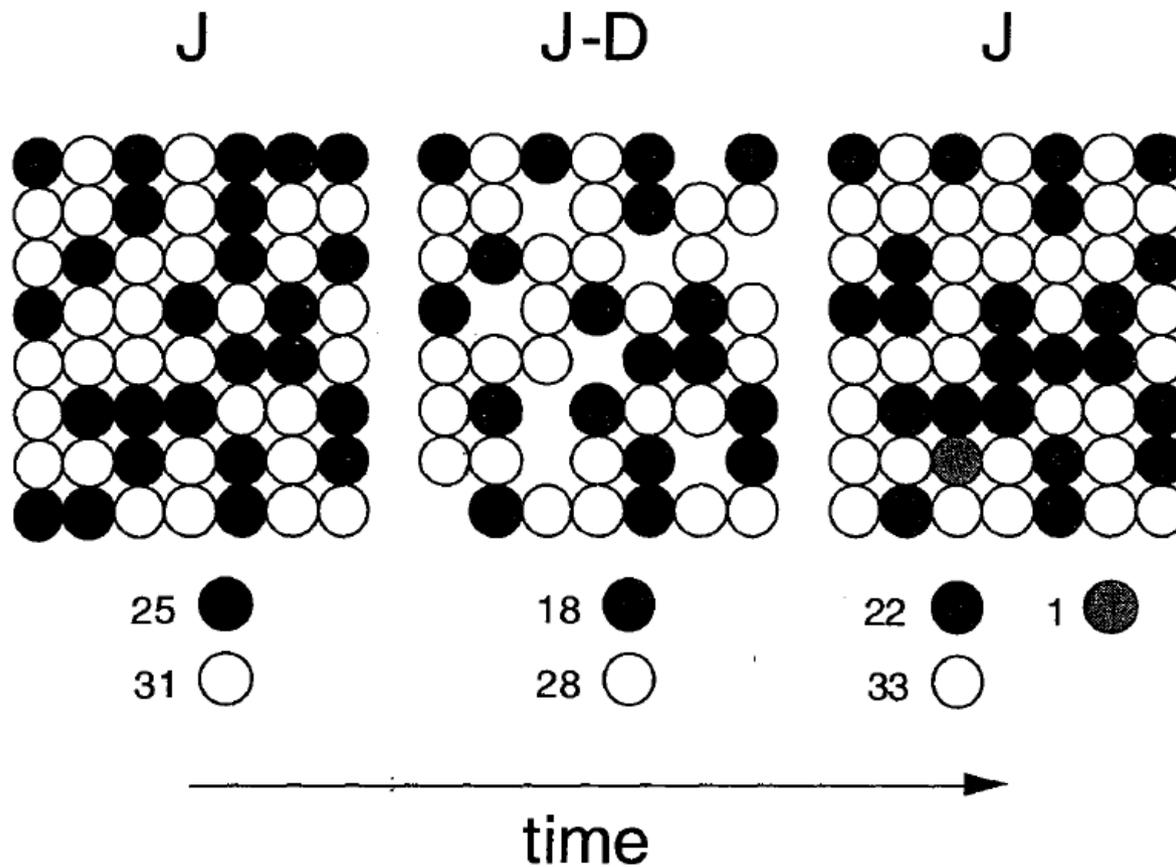


FIG. 4.1. Cartoon of one disturbance cycle in a model community undergoing zero-sum ecological drift. At the beginning of the cycle are two species whose individuals occupy all sites or resources (*left*). Immediately after the disturbance, which killed several individuals of both species, vacant sites or unutilized resources are opened up (*middle*). These are occupied by recruits from the two species in the local community, and by an immigrant individual of a third species from the metacommunity source area (*right*).

## Esaminiamo il caso di una comunità locale isolata...

La matematica è molto semplice : ecco i parametri e le variabili

$$\Pr\{N_i - 1 | N_i\} = \mu \binom{N_i}{J} \binom{J - N_i}{J - 1} = \mu N_i (J - N_i) / J (J - 1)$$

Numero di individui della specie  $i$

$$\Pr\{N_i | N_i\} = 1 - \Pr\{N_i - 1 | N_i\} - \Pr\{N_i + 1 | N_i\}$$

Probabilità pro capite di morire

$$= 1 - 2\mu N_i (J - N_i) / J (J - 1)$$

$$\Pr\{N_i + 1 | N_i\} = \mu \binom{J - N_i}{J} \binom{N_i}{J - 1} = \mu N_i (J - N_i) / J (J - 1).$$

Numero totale di individui di tutte le specie nella comunità locale

# Esaminiamo il caso di una comunità locale isolata...

La matematica è molto semplice :

Probabilità che la specie  $i$  passi da  $N_i$  individui al tempo  $t$ , a  $N_i-1$  individui al tempo  $t+1$

Probabilità che muoia un individuo delle specie  $i$

$$\Pr\{N_i - 1 | N_i\} = \mu \left( \frac{N_i}{J} \right) \left( \frac{J - N_i}{J - 1} \right) = \mu N_i (J - N_i) / J (J - 1)$$

$$\begin{aligned} \Pr\{N_i | N_i\} &= 1 - \Pr\{N_i - 1 | N_i\} - \Pr\{N_i + 1 | N_i\} \\ &= 1 - 2\mu N_i (J - N_i) / J (J - 1) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Pr\{N_i + 1 | N_i\} &= \mu \left( \frac{J - N_i}{J} \right) \left( \frac{N_i}{J - 1} \right) \\ &= \mu N_i (J - N_i) / J (J - 1). \end{aligned}$$

Probabilità che l'individuo venga rimpiazzato da una specie non  $i$

## ***Due conseguenze della “zero-sum dynamics”....***

- La comunità ha le stesse identiche dinamiche della deriva genetica in genetica di popolazioni (semplicemente qui parliamo di specie invece che di alleli) per questo questo processo viene chiamato ***ecological drift***
- All'equilibrio la distribuzione delle abbondanze delle specie è distribuita in modo simile una log-normale, ma ha una coda più lunga a sinistra costituita dalle specie più rare. Questa distribuzione è discreta ed viene chiamata da Hubbell ***“zero-sum multinomial distribution”***

Inoltre è facile intuire che se la popolazione è isolata, una specie che si estingua o che domini completamente la comunità (tutti i  $J$  individui sono di un'unica specie) determina uno ***“stato di assorbimento”***

Un modo per semplificare ancora di più la matematica è scalare il tempo in modo che l'unità di tempo sia uguale al tempo necessario affinché avvenga in media una morte (e una nascita) nella comunità quindi  $\mu \cong 1$ .

*Esempio: se avviene in media una morte ogni 2 anni allora l'unità di tempo (time step) diventa 2 anni*

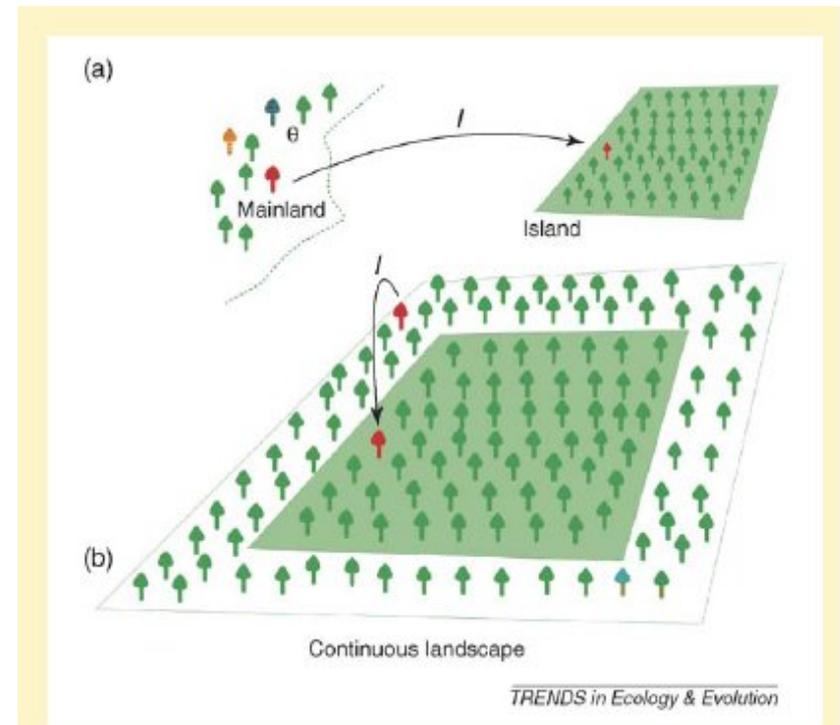
Si può **impostare tutto in termine di matrici** e quindi sfruttare tutta la *machinery* dei processi stocastici Markoviani... sui quali non mi soffermo, ma che non sono molto difficili.

The Markovian matrix  $M$  for the absorbing case of zero-sum ecological drift for focal species  $i$  and for the special case for  $D = 1$ , is

$$M = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{J} & \frac{J-2}{J} & \frac{1}{J} & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{2(J-2)}{J(J-1)} & \frac{J(J-1)-4(J-2)}{J(J-1)} & \frac{2(J-2)}{J(J-1)} & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J}{k}-2\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & \frac{1}{J} & \frac{J-2}{J} & \frac{1}{J} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

# ***Nel caso di possibilità di migrazione di individui dalla metacomunità...***

La matematica risulta tutto sommato ancora semplice



**Figure 1.** Hubbell's mainland-island model and its relation to a sample from a continuous landscape. When we sample a locality, represented here by a rectangular area shaded in green in (b), within a continuous region (or metacommunity), and obtain estimates of the fundamental biodiversity and dispersal numbers, we are calculating the effective neutral mainland-island model (a), that best approximates the empirical distribution of species abundances observed. The fundamental numbers of the theory do not depend on sample size. The fundamental biodiversity number ( $\theta$ ) is a measure of the effective regional (or metacommunity) diversity, while the fundamental dispersal number ( $I$ ) is a measure of the effective degree of isolation of the local community.

## ***Nel caso di possibilità di migrazione di individui dalla metacomunità...***

Abbondanza relativa della specie  $i$  nella metacomunità esterna

$$\Pr\{N_i - 1 | N_i\} = \frac{N_i}{J} \left[ m(1 - P_i) + (1 - m) \left( \frac{J - N_i}{J - 1} \right) \right]$$

$$\Pr\{N_i | N_i\} = \frac{N_i}{J} \left[ mP_i + (1 - m) \left( \frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \left( \frac{J - N_i}{J} \right) \\ \times \left[ m(1 - P_i) + (1 - m) \left( \frac{J - N_i - 1}{J - 1} \right) \right]$$

$$\Pr\{N_i + 1 | N_i\} = \left( \frac{J - N_i}{J} \right) \left[ mP_i + (1 - m) \left( \frac{N_i}{J - 1} \right) \right],$$

where  $m$  is the probability that a death will be replaced by an immigrant, and  $P_i$  is the fractional metacommunity relative species abundance of the  $i$ th species. It is easy to walk

# Nel caso di possibilità di migrazione di individui dalla metacomunità...

Probabilità di morte nella specie  $i$

Probabilità di immigrazione dall'esterno di una specie diversa da  $i$

Probabilità di non immigrazione dall'esterno e di una nascita locale in una specie diversa da  $i$

$$\Pr\{N_i - 1 | N_i\} = \frac{N_i}{J} \left[ m(1 - P_i) + (1 - m) \left( \frac{J - N_i}{J - 1} \right) \right]$$

Probabilità che la specie  $i$  passi da  $N_i$  individui al tempo  $t$ , a  $N_i - 1$  individui al tempo  $t + 1$

$$\Pr\{N_i | N_i\} = \frac{N_i}{J} \left[ mP_i + (1 - m) \left( \frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \left( \frac{J - N_i}{J} \right)$$

$$\times \left[ m(1 - P_i) + (1 - m) \left( \frac{J - N_i - 1}{J - 1} \right) \right]$$

$$\Pr\{N_i + 1 | N_i\} = \left( \frac{J - N_i}{J} \right) \left[ mP_i + (1 - m) \left( \frac{N_i}{J - 1} \right) \right],$$

## ***E ora occupiamoci della metacomunità...***

Vediamo come si calcola  $P_i$  uno dei parametri importanti delle formulazioni precedenti.

Qui Hubbell attinge a piene mani dalla teoria sviluppata per la genetica di popolazioni. In particolare sfrutta la famosa formula di Ewens (1972) che permette di conoscere la distribuzione delle frequenze alleliche in condizioni di neutralità.

A pag 122-123 del libro si trova il cuore della teoria di Hubbell nella parte che riguarda la metacomunità.

Introduciamo due nuove quantità: il **tasso di speciazione** ( $\nu$ ) e il **numero totale di individui nella metacomunità** ( $J_M$ ). Ricordiamoci che la metacomunità è molto grande (*campionamento con rimpiazzo*) e la dinamica è molto più lenta rispetto alla comunità locale.

## ***E ora occupiamoci della metacomunità...2***

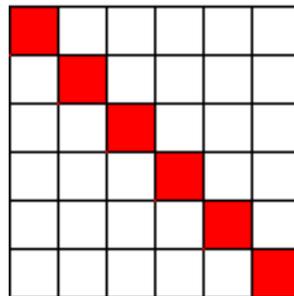
Occorre ribadire che l'identità di specie è una caratteristica **genetica ereditata** dai genitori e prima ancora dagli antenati.

Si parte quindi dal calcolo della **probabilità che due individui estratti a caso dalla comunità al tempo  $t+1$  appartengano alla stessa specie** (equivale alla probabilità di trovare un omozigote) in funzione della stessa probabilità al tempo  $t$

$$F_2^{t+1} = (1 - \nu)^2 \left[ \frac{1}{J_M} + \left\{ 1 - \frac{1}{J_M} \right\} F_2^t \right]$$

Probabilità che nessuno dei due sia il frutto di una specie appena nata

Probabilità di essere figli di uno stesso genitore =  $J_M / J_M^2$



Probabilità di essere figli di genitori diversi ma della stessa specie, che però hanno una qualche probabilità di avere un antenato in comune in qualche generazione precedente

## ***E ora occupiamoci della metacomunità...3***

All'equilibrio avrò che  $F_2^{t+1} = F_2^t = F_2$ ,  
e quindi posso risolvere per  $F_2$  ignorando i termini  
infinitesimi che coinvolgono  $\nu$  al quadrato o più ( $\nu$  è  
dell'ordine di  $10^{-10}$ ).

$$F_2 = \frac{(1 - \nu)^2}{J_M - (1 - \nu)^2(J_M - 1)} \cong \frac{1}{1 + 2J_M\nu}$$

$= \theta$  occhio  
a questo para-  
metro. Lo  
ritroveremo

Allo stesso modo posso calcolare  $F_3$  e  $F_J$ :

$$F_3 \cong \frac{2!}{(1 + \theta)(2 + \theta)} (2 + 2J_M\nu)^{-1} F_2$$

$$F_J \cong \frac{(J - 1)!}{(1 + \theta)(2 + \theta) \dots (J - 1 + \theta)}$$

## ***E ora occupiamoci della metacomunità...4***

Quindi, per esempio, posso calcolare la probabilità  $F_5$  di avere 5 individui tutti della stessa specie nel mio campione tratto dalla metacomunità. Ma posso calcolare anche la probabilità di averne 3 di una specie e 2 di un'altra moltiplicando  $F_3$  e  $F_2$  e via così fare tutte le combinazioni possibili!

La formula generale è questa: vale per un campione di  $J$  individuals, the probability of obtaining  $S$  species with  $n_1, n_2, \dots, n_S$  individuals, respectively, where  $J = \sum n_i$ , is

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

where  $\theta = 2J_M \nu$  and  $\phi_i$  is the number of species that have  $i$  individuals in the sample of size  $J$ .

## ***E ora occupiamoci della metacomunità...5***

Ma non è finita, manca ancora un passo!

Hubbell suggerisce di ordinare le specie nel campione (fare dei ranghi) in base all'abbondanza (e mettere degli 0 alla fine per avere  $J$  ranghi). Occorre tenere presente che posso avere gli stessi ranghi avendo abbondanze diverse nelle varie specie, quindi occorre tener conto di tutte le possibili configurazioni (partizioni) che non alterano i ranghi e quindi posso ottenere finalmente il **valore atteso dell'abbondanza della specie con rango  $i$ -esimo** ( $r_i$ )

$$E\{r_i|J\} = \sum_{k=1}^C r_i(k) \cdot \Pr\{S, r_1, r_2, \dots, r_S, 0, 0, \dots, 0\}_k$$

dove  $C$  è il numero totale di configurazioni (partizioni) e  $r_i(k)$  è l'abbondanza della specie con il rango  $i$ -esimo

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

Questa formula:

- è il frutto di un equilibrio non triviale fra estinzione e speciazione
- ha **un solo parametro**  $\theta$  chiamato il “**fundamental biodiversity number**”
- in un campione con  $S$  specie e  $J$  individui, predice le abbondanze  $n_1$  per la specie 1,  $n_2$  per la specie 2 ... e  $n_s$  per la specie  $s$

Questa formula viene definita come difficile da trattare matematicamente, ma è relativamente semplice simularla al computer.

$$\Pr\{S, n_1, n_2, \dots, n_s\} =$$

$$\frac{J! \theta^s}{1^{\phi_1} 2^{\phi_2} \dots J^{\phi_J} \phi_1! \phi_2! \dots \phi_J! \prod_{k=1}^J (\theta + k - 1)}$$

Questa formula:

- è il frutto di un equilibrio non triviale fra estinzione e speciazione
- ha **un solo parametro**  $\theta$  chiamato il “**fundamental biodiversity number**”
- in un campione con  $s$  specie e  $J$  individui, predice le abbondanze  $n_1$  nella specie 1,  $n_2$  per la specie 2 ... e  $n_s$  per la specie  $s$

Questa formula viene definita come difficile da trattare matematicamente, ma è relativamente semplice simularla al computer.

## Altri risultati rimarchevoli

Introducendo i valori della formule precedenti al posto di  $P_i$  nella formule per la comunità locali l'intera teoria si riduce a tre parametri  $\theta$ ,  $m$  e  $J$ .

L'effetto di  $m$  è illustrato nella figura a fianco. Per esempio ne esce che quando  $m$  è piccolo ottengo delle distribuzioni di specie simili a quelle di Preston (log-normale), mentre quando  $m$  è grande ottendo una distribuzione vicina a quella della metapopolazione e simile a quella di Fisher (log-series).

Il numero  $\theta$  è asintoticamente uguale all' $\alpha$  di Fisher.

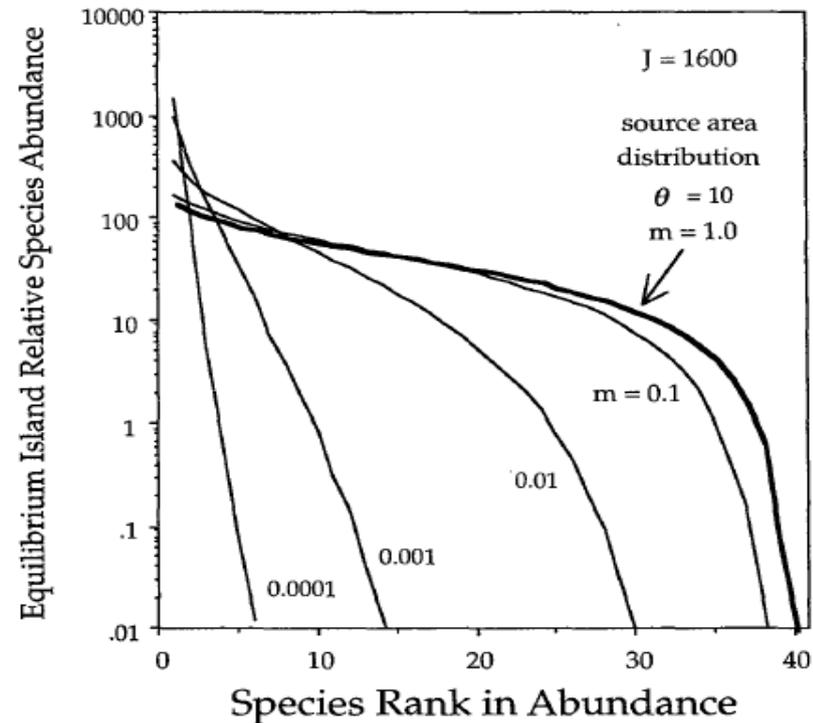


FIG. 5.5. Equilibrium island dominance-diversity distributions for an island under different rates of immigration from a mainland source area. Island community size has been set at 1600 individuals in this numerical example. The bold line is the expected dominance-diversity distribution if all deaths are replaced by immigrants from the source area. The equilibrium distribution becomes steeper and more geometric-like with increasing isolation from the metacommunity.

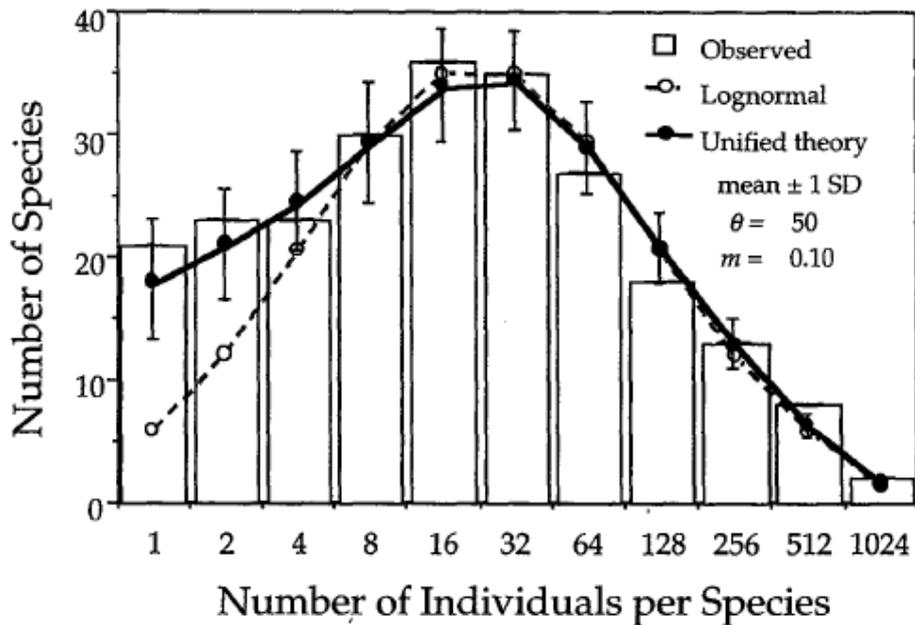


FIG. 5.7. Preston-type plot of relative species abundance for tree species >10 cm dbh in the 50 ha BCI plot, compared with expectations from the lognormal, and from the zero-sum multinomial of the unified neutral theory, for  $\theta = 50$  and  $m = 0.10$ . The error bars are  $\pm 1$  standard deviation.

Alcune conferme, ma nel libro ne sono citate molte altre.

Barro Colorado Island

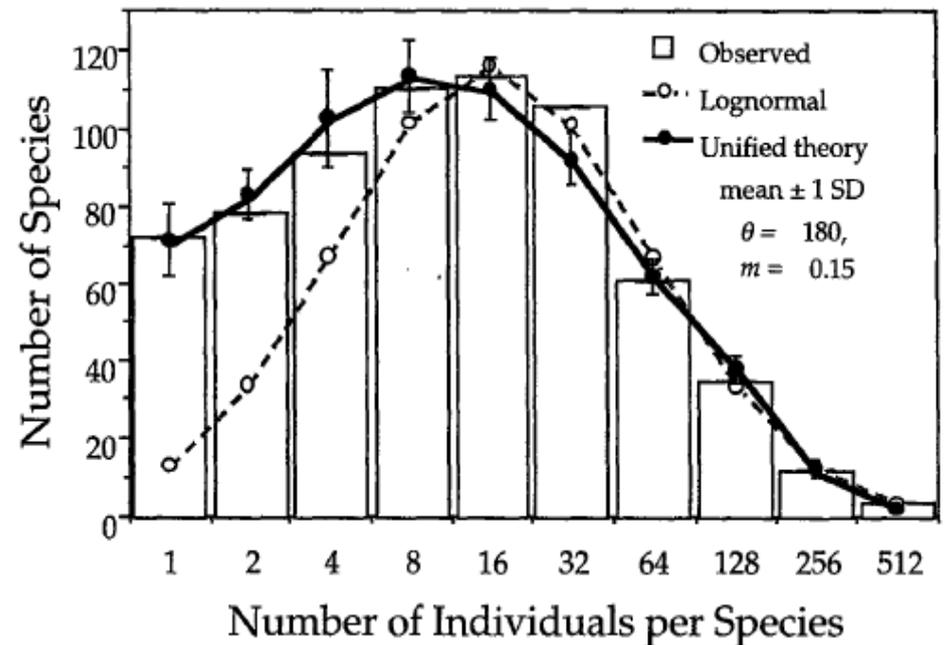


FIG. 5.8. Preston-type plot of relative species abundance for tree species >10 cm dbh in the 50 ha Pasoh plot, compared with expectations from the lognormal, and from the zero-sum multinomial of the unified neutral theory, for  $\theta = 180$  and  $m = 0.15$ . The error bars are  $\pm 1$  standard deviation.

Malesia

## Alcuni stime basate su foreste varie

TABLE 5.1. Estimated values of the fundamental biodiversity number  $\theta$  for a broad range of closed-canopy tree communities, mainly New World

Forest Type	Forest Location	Biodiversity Number	Source of Data
<i>Boreal forest</i>	Flower's Cove, Newfoundland	0.15	Hubbell (unpubl.)
	Clingman's Dome, Great Smoky Mountains National Park, TN	0.22	Hubbell (1979)
	Mount Washington, NH (mid-elevation)	0.50	Braun (1950)
<i>Northern hardwoods</i>	Adirondacks, NY	2.0	Braun (1950)
<i>Mixed temperate deciduous forest</i>	Cumberland Plateau, KY	5.0	Braun (1950)
	Cover forest, Sugarlands, Great Smoky Mountains National Park, TN	7.1	Hubbell (1979)
<i>Tropical semi- deciduous (dry) forest</i>	Forest near Bagaces, Guanacaste, Costa Rica	24.0	Hubbell (1979)
<i>Tropical semi- evergreen (moist) forest</i>	Barro Colorado Island, Panama	50.0	Hubbell et al. (unpubl.)
<i>Tropical evergreen forest</i>	Pasoh Forest reserve, Negeri Sembilan, Peninsular Malaysia	180.0	Manokaran et al. (1992)

Hubbell nel libro si dilunga a illustrare gli effetti dei cambiamenti dei pochi parametri che governano la distribuzione.

La capacità di riprodurre distribuzioni e risultati molto diversi tra loro è rimarchevole.

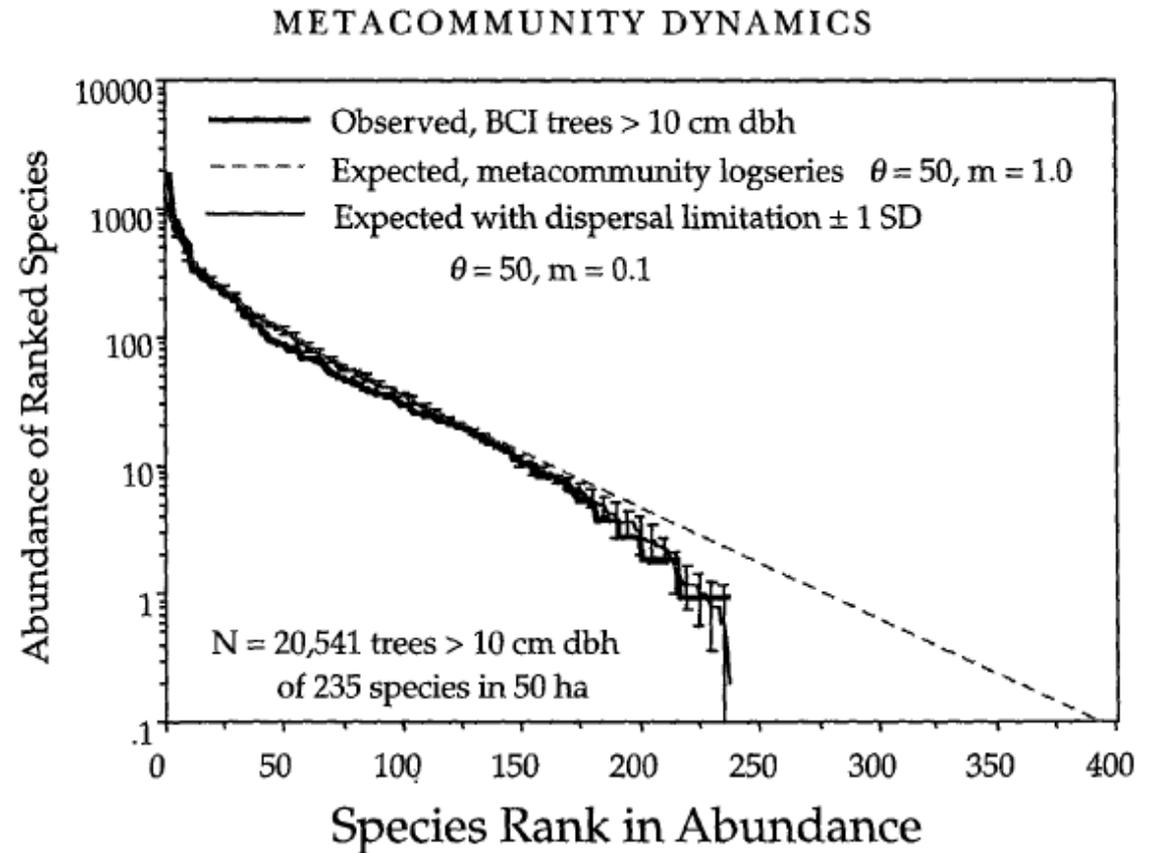


FIG. 5.9. Fitted and observed dominance-diversity distributions for trees >10 cm dbh in the 50 ha plot on Barro Colorado Island, Panama. The best fit  $\theta$  had a value of 50. Note the departure of the metacommunity distribution for very rare species, but that the observed distribution is fit well once dispersal limitation ( $m = 0.10$ ) is taken into account. The error bars are  $\pm 1$  standard deviation.

## ***Di nuovo sull'assunzione di neutralità***

Ricorda molto il dualismo mai realmente risolto tra neutralità vs. selezione che ha imperversato la letteratura di genetica di popolazioni negli anni '70 e '80

Lo stesso Hubbell a pag 6 ammette che l'assunzione è falsa  
*already familiar to most ecologists as demographic stochasticity. While the assumption of complete neutrality is patently false, few ecologists would deny that real populations and*

La vera “rivoluzione culturale” o provocazione di Hubbell è quella in cui assume che in realtà **le somiglianze** fra le specie di una comunità (troficamente simili) sono **molto molto più importanti delle differenze**.

Hubbell ammette che in realtà esistono evidenti differenze di nicchia fra le specie, ma queste differenze non sono essenziali per la convivenza delle specie

## ***Alcuni meriti e critiche della teoria***

- **È falsificabile.** La teoria produce molte predizioni (grandi e piccole) che sono facilmente falsificabili. Hubbell dice che una buona teoria deve essere falsificata in modo informativo. E' stata falsificata diverse volte e qualche volta Hubbell stesso è stato co-autore del paper.
- Oggi come oggi la teoria neutrale **predice in modo nettamente migliore rispetto alla teoria della nicchia** (alla quale è naturalmente contrapposta) pattern di biodiversità, abbondanza della specie, relazione specie-area e filogenesi
- E' una **"dispersal limited sampling theory"** include la dispersione e il campionamento come caratteristiche essenziali della teoria (molte teorie non lo fanno). Adatta quindi agli empirici.
- **Pochi parametri.** E' in un certo senso una teoria minimalista, spiega molte cose con pochi processi.

## ***Alcuni meriti e critiche della teoria 2***

- E' stata falsificata più e più volte, ma alcuni dicono che non va rigettata in quanto c'è molto più che la sola neutralità nella teoria.
- E' inerentemente contraria alla teoria della selezione naturale.
- E' stata testata con diverso successo su diverse comunità animali e vegetali: alberi tropicali, uccelli, specie erbacee, comunità marine
- Il parametro  $\theta$  essendo un prodotto fra un numero molto grande ( $J_M$ ) e un numero molto piccolo ( $v$ ) è soggetto ad errori di stima molto forti.
- Ha suscitato parecchio **dibattito e discussione** e ha prodotto molti **sviluppi** (e ne sta tuttora producendo oltre 10 anni dopo).
- Degli sviluppi parleremo in futuro se qualcuno di voi è interessato