

The Unified Neutral Theory of
BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY

STEPHEN P. HUBBELL



MONOGRAPHS IN POPULATION BIOLOGY • 32

DINÂMICA NEUTRA DE COMUNIDADES

Leituras:

Cassemiro & Padiá 2008

Alonso et al. 2007

TÓPICOS

- As perguntas essenciais em ecologia de comunidades
 - Paradigma clássico
 - Dinâmica estocástica de nascimentos e mortes
 - Um paradigma alternativo: Teoria Neutra de Hubbell
 - Modelo
 - Origens
 - Desdobramentos
- 

AS PERGUNTAS ESSENCIAIS

- **Riqueza**

- Por que algumas comunidades têm mais espécies do que outras?

- **Composição**

- Por que comunidades têm conjuntos diferentes de espécies?

- **Abundância**

- Por que as espécies nas comunidades têm tamanhos populacionais diferentes?



RIQUEZA

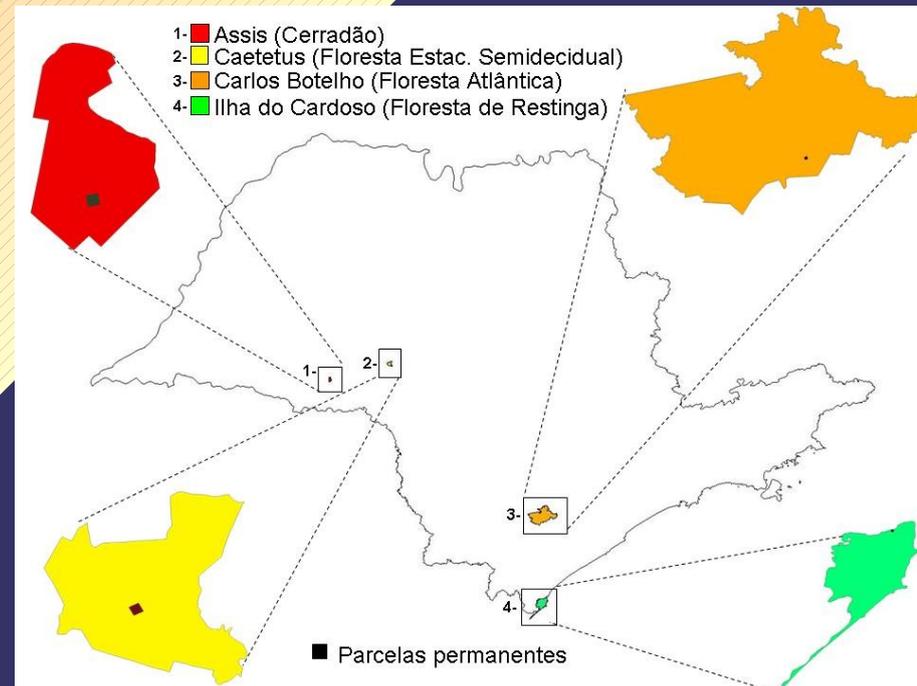
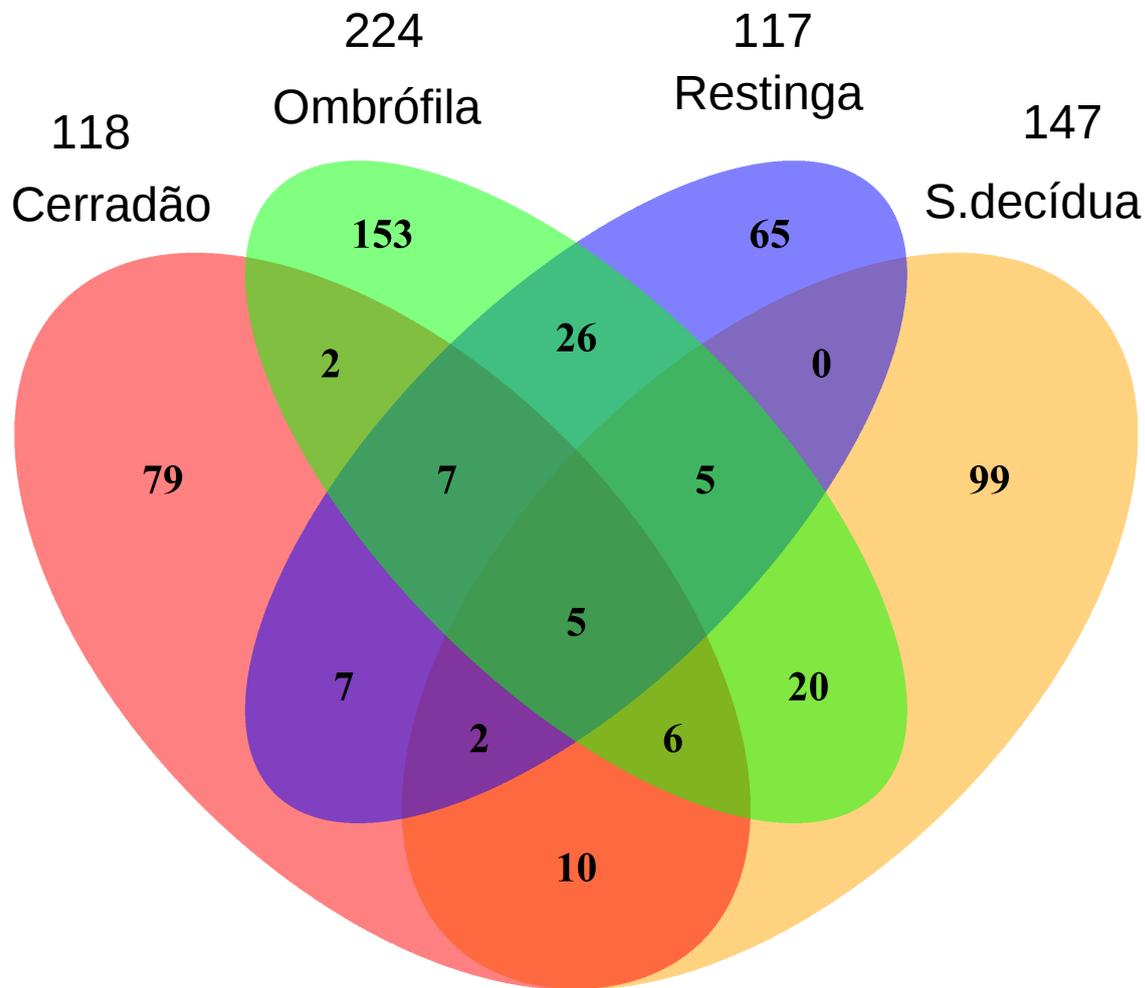


- 0,1 hectare de floresta tropical: 144 espécies de árvores
- O dobro se considerarmos outras formas de vida.



COMPOSIÇÃO

Parcelas Permanente SP (N= 486)



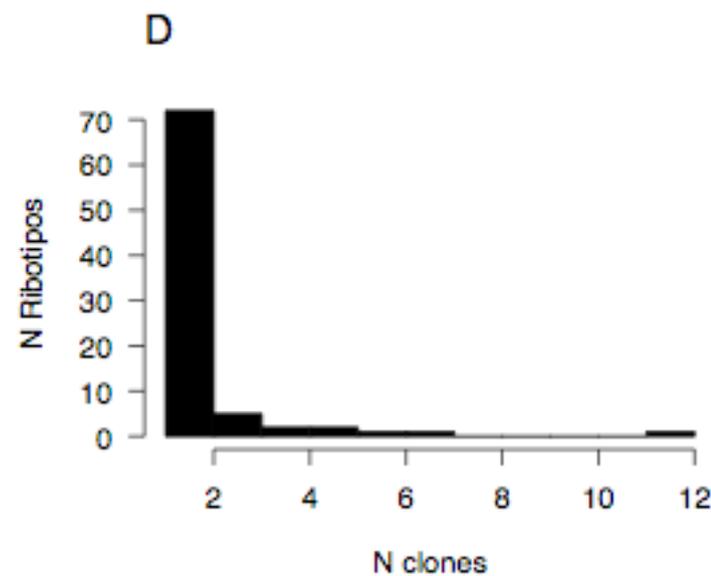
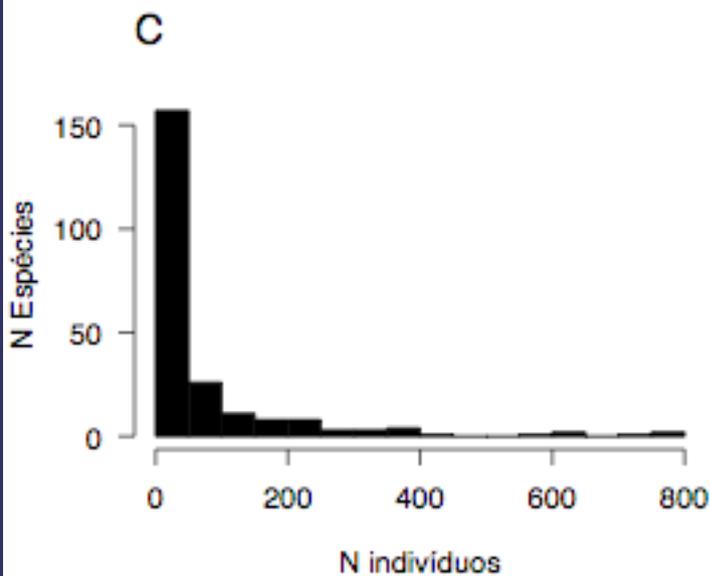
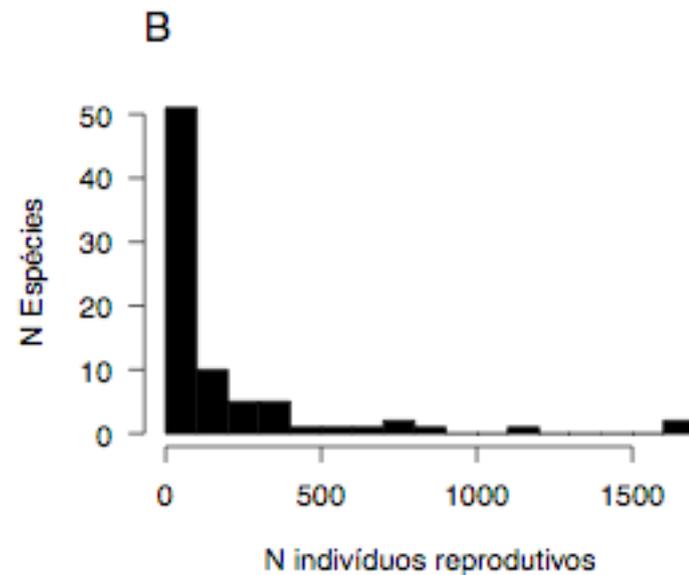
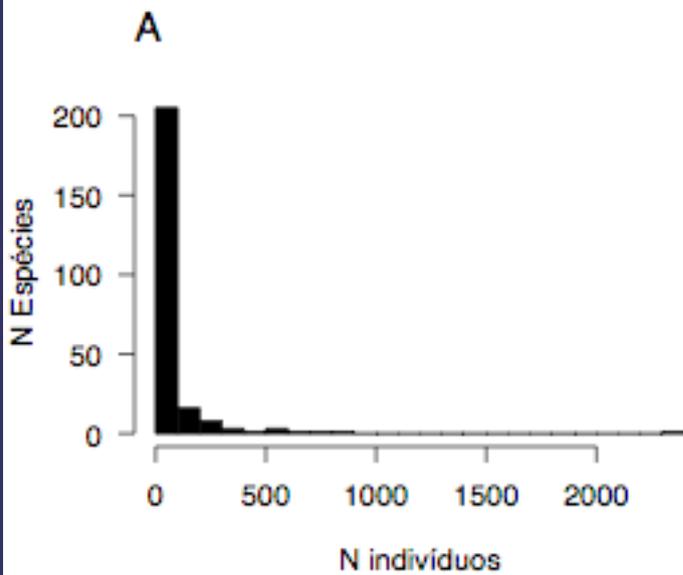
ABUNDÂNCIA

A - Mariposas, GB

B - Aves, EUA

C - Árvores, Panamá

D - Archaea, BR



UMA RESPOSTA: NICHOS

- **Riqueza**

P: Por que algumas comunidades têm mais espécies do que outras?

R: Por que tem mais nichos

- Corolário: as comunidades saturam-se de espécies!



UMA RESPOSTA: NICHOS

- **Composição**

P: Por que comunidades têm conjuntos diferentes de espécies?

R: Por que tem nichos diferentes

- Condições e interações determinam quais espécies podem coexistir

- Exemplos: limites de tolerância de cada espécie, exclusão de espécies similares, coexistência mediada por predação.



UMA RESPOSTA: NICHOS

- **Abundância**

P: Por que as espécies nas comunidades têm tamanhos populacionais diferentes?

R: Porque tem os nichos de maior fitness

- Premissa: os tamanhos populacionais estão regulados por condições e interações.



HUTCHINSON E O PARADIGMA CLÁSSICO

THE AMERICAN NATURALIST

Vol. XCIII

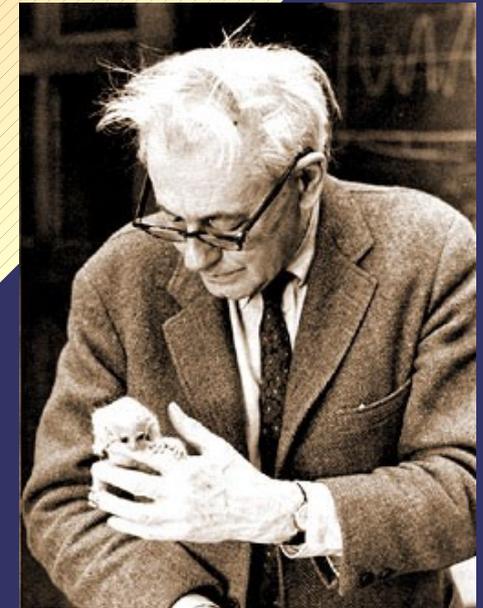
May-June, 1959

No. 870

HOMAGE TO SANTA ROSALIA
or
WHY ARE THERE SO MANY KINDS OF ANIMALS?*

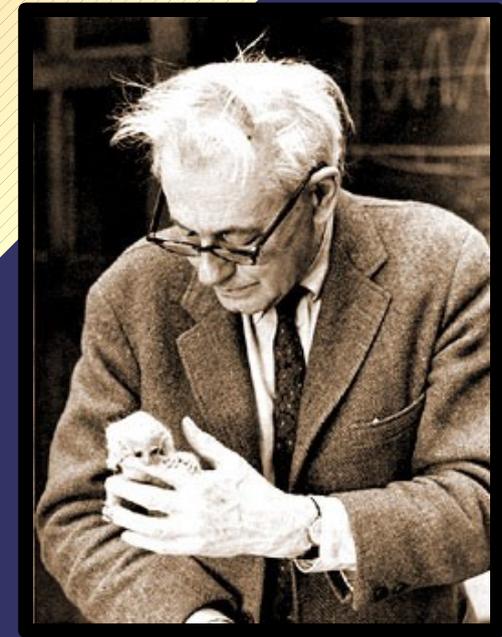
G. E. HUTCHINSON

Department of Zoology, Yale University, New Haven, Connecticut

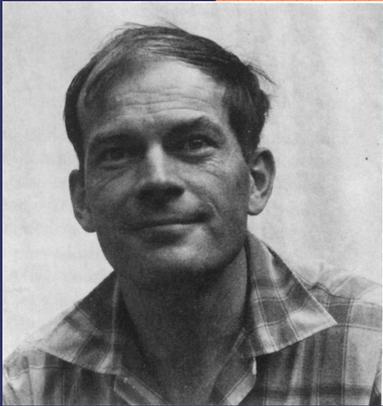


George E. Hutchinson
1903-1991

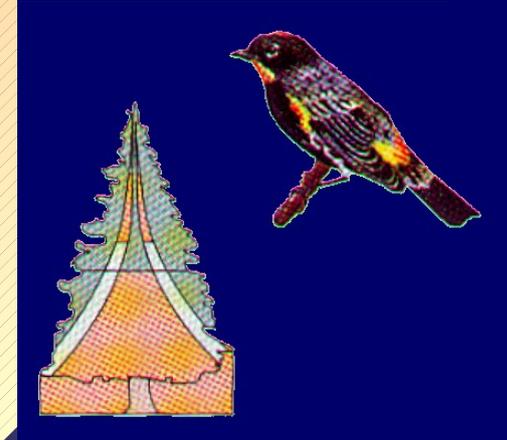
SANTA ROSALIA



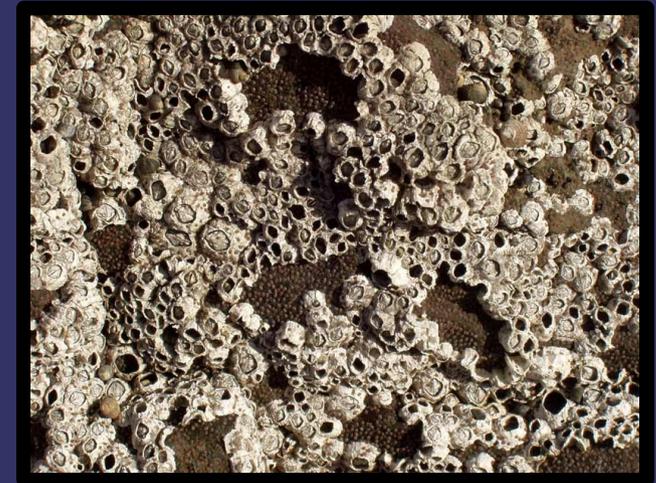
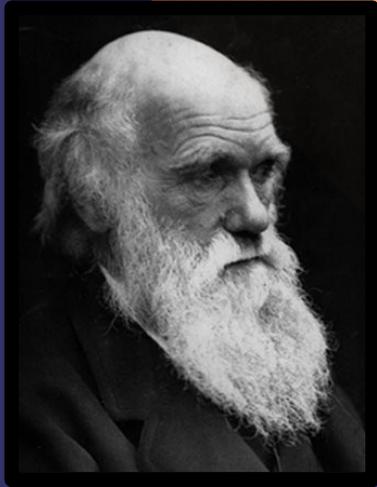
MACARTHUR CONSOLIDAÇÃO DO PARADIGMA



Robert MacArthur
1930-1972



AS CUNHAS DE DARWIN

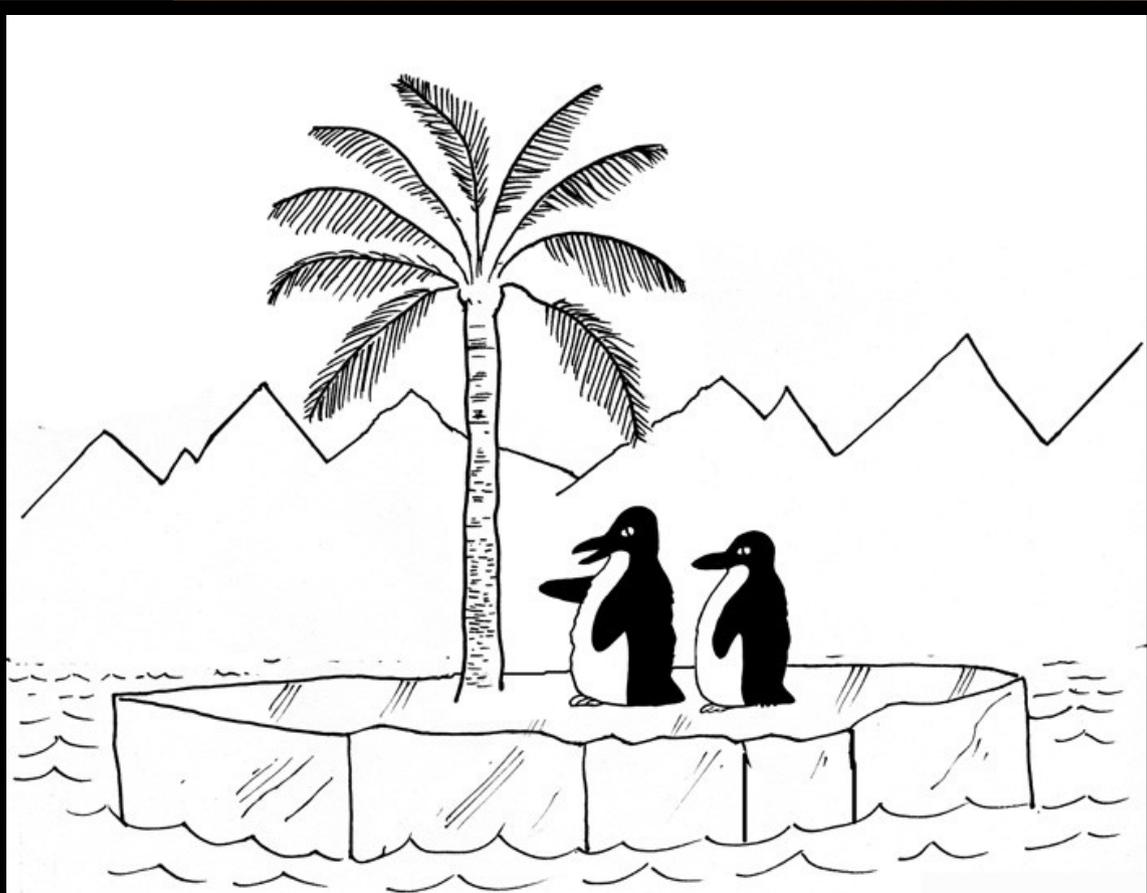


AS CUNHAS DE DARWIN

“Nature may be compared to a surface covered with ten-thousand sharp wedges, many of the same shape & many of different shapes representing different species, all packed closely together & all driven in by incessant blows: the blows being far severer at one time than at another; sometimes a wedge of one form & sometimes another being struck; the one driven deeply in forcing out others; with the jar and shock often transmitted very far to other wedges in many lines of direction: beneath the surface we may suppose that there lies a hard layer, fluctuating in its level, & which may represent the minimum amount of food required by each living being, & which layer will be impenetrable by the sharpest wedge.”

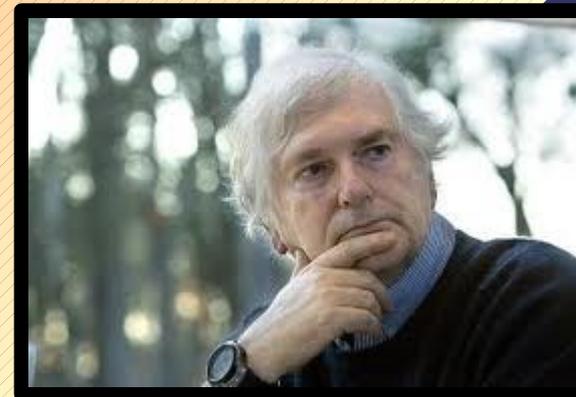


OUTRA RESPOSTA, ACASO

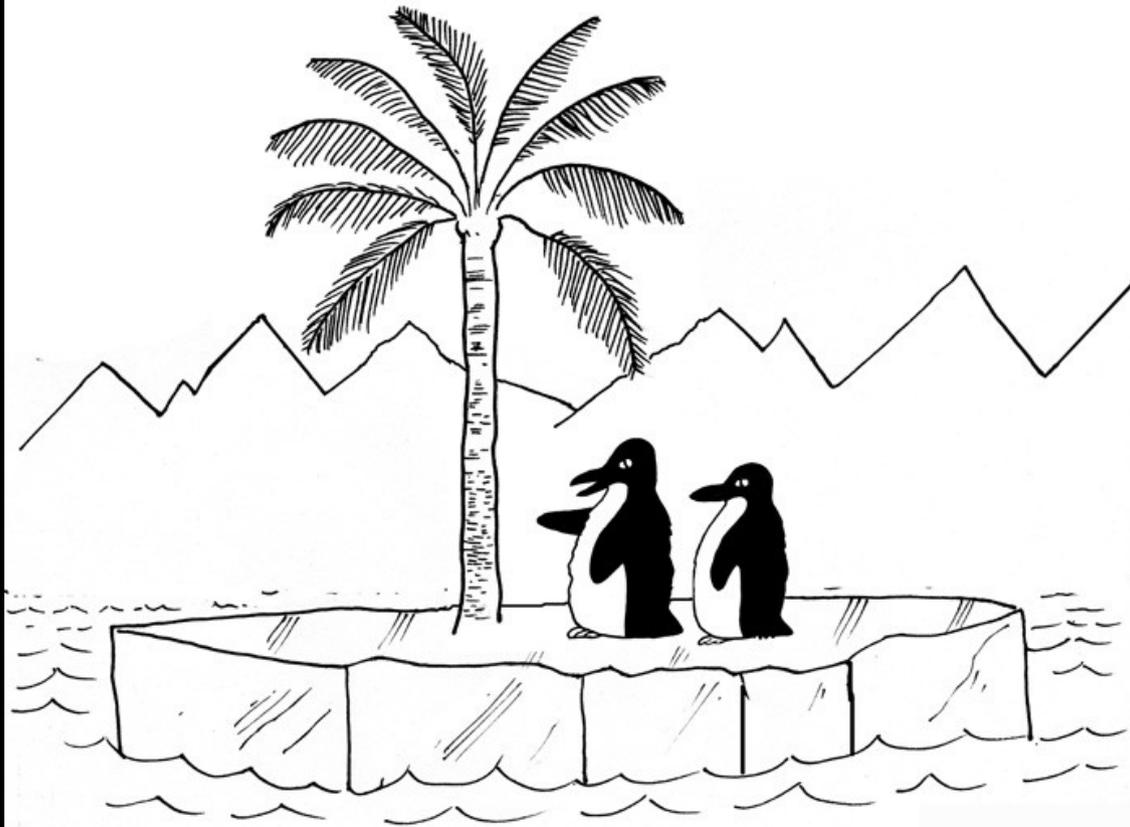


Ommundsen

“Unified neutral theory.”

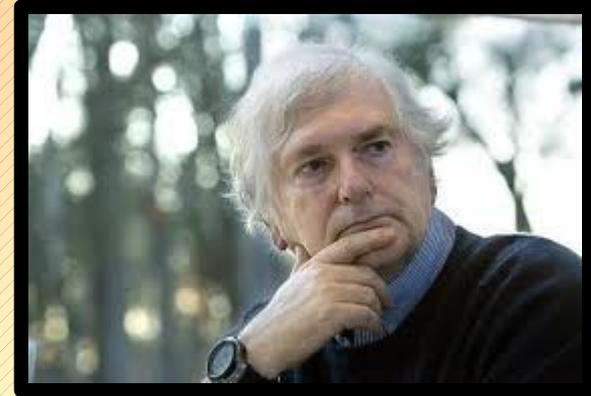


OUTRA RESPOSTA, ACASO

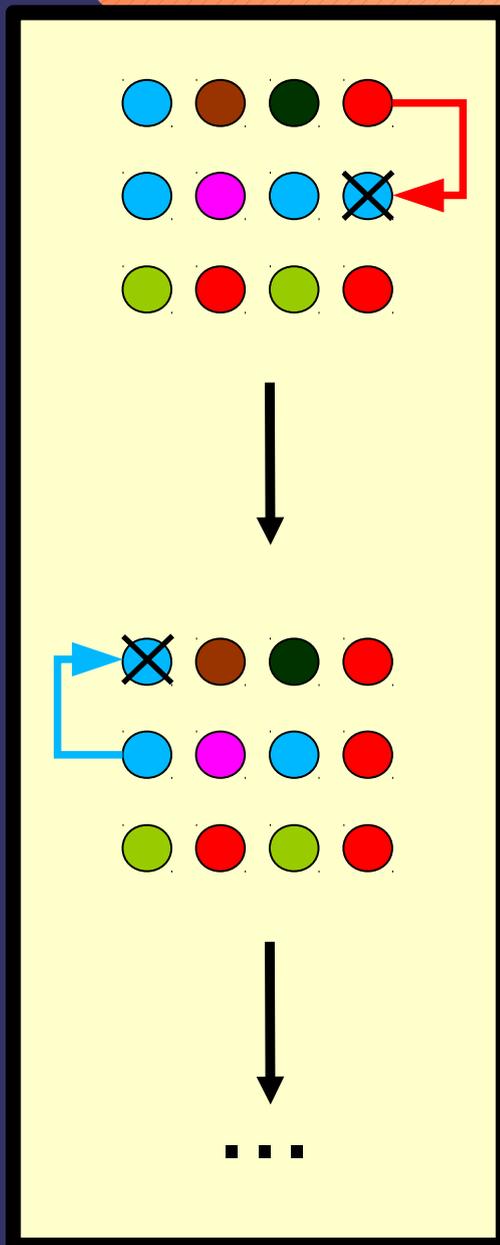


Ommundsen

“Unified neutral theory.”



Dinâmica Aleatória de Morte e Nascimento



Indivíduos pertencem a n classes diferentes.

Intervalos de tempo pequenos: N muda por perda ou acréscimo de um indivíduo.

Em média perdas igualam acréscimos ($E[r]=0$)

Há três transições possíveis, dado o intervalo pequeno de tempo:

$$N_{t+dt} = N_t$$

$$N_{t+dt} = N_t + 1$$

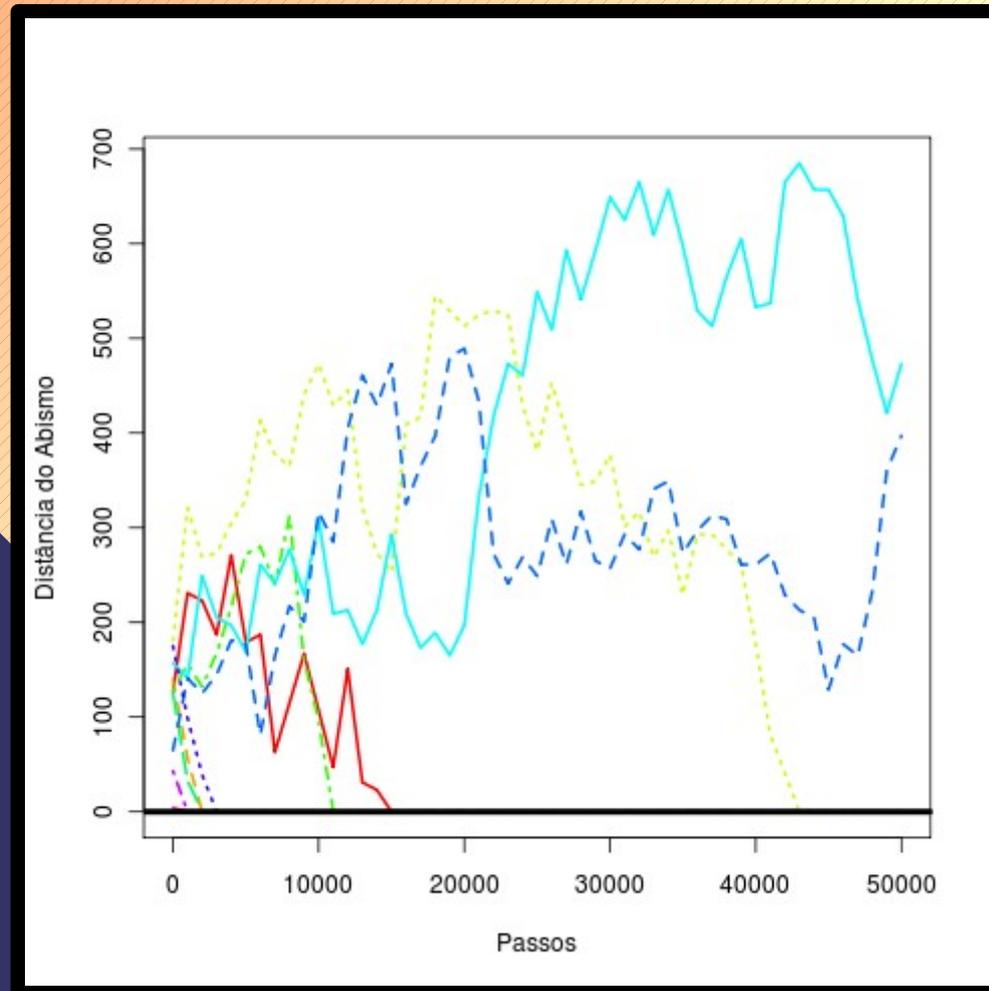
$$N_{t+dt} = N_t - 1$$

Neutralidade: as probabilidades são iguais para todos os indivíduos

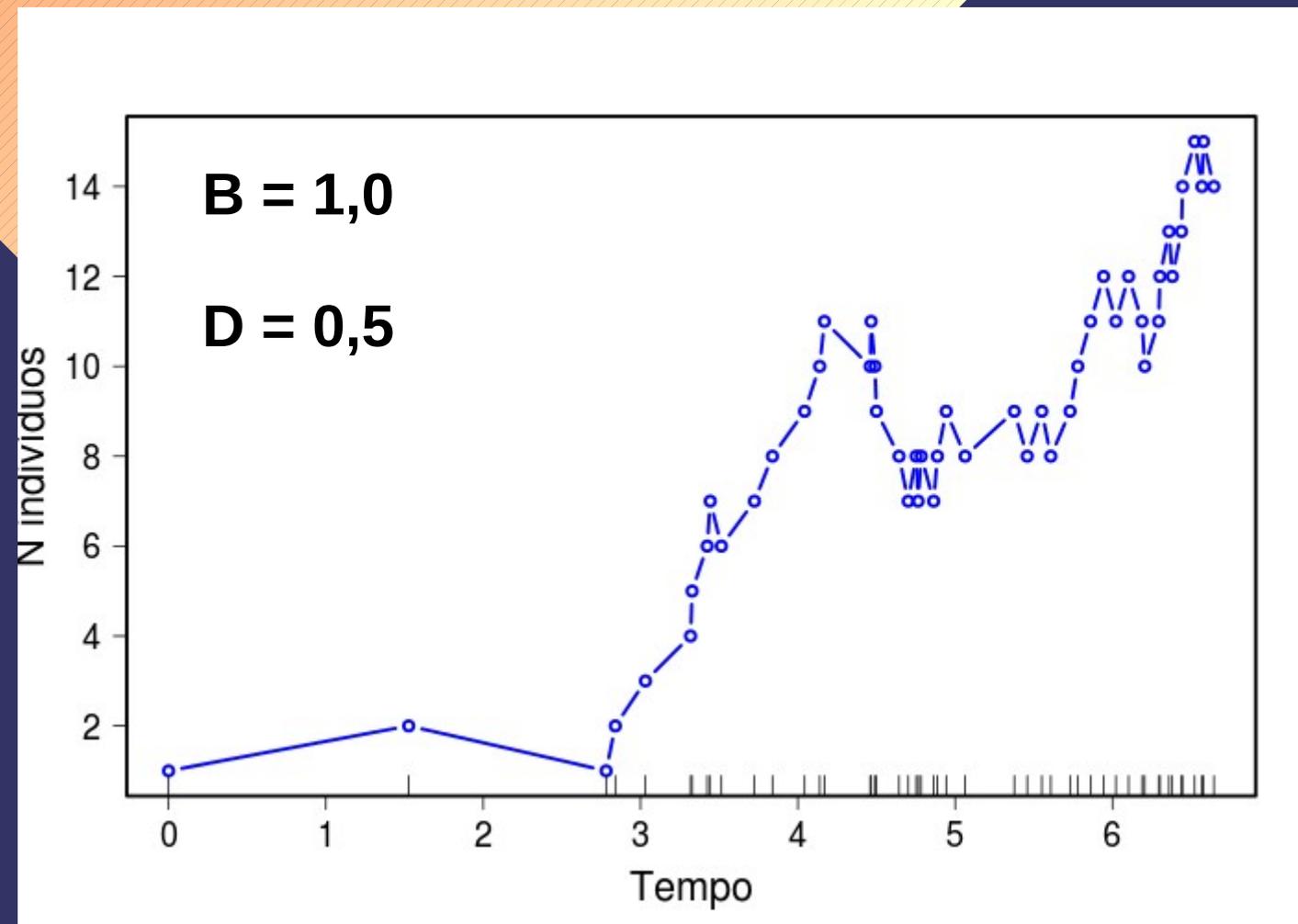
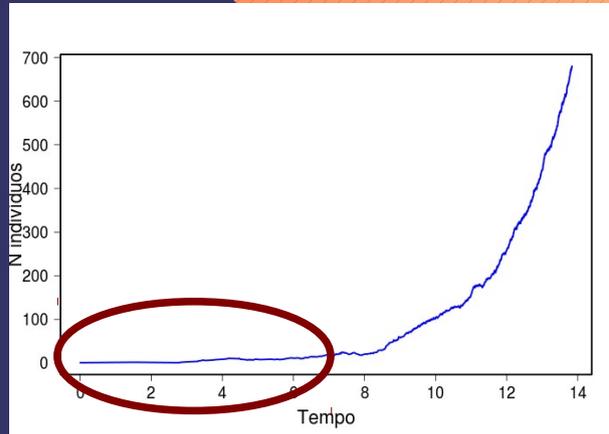
Uma Breve Digressão Sobre Caminhadas Aleatórias



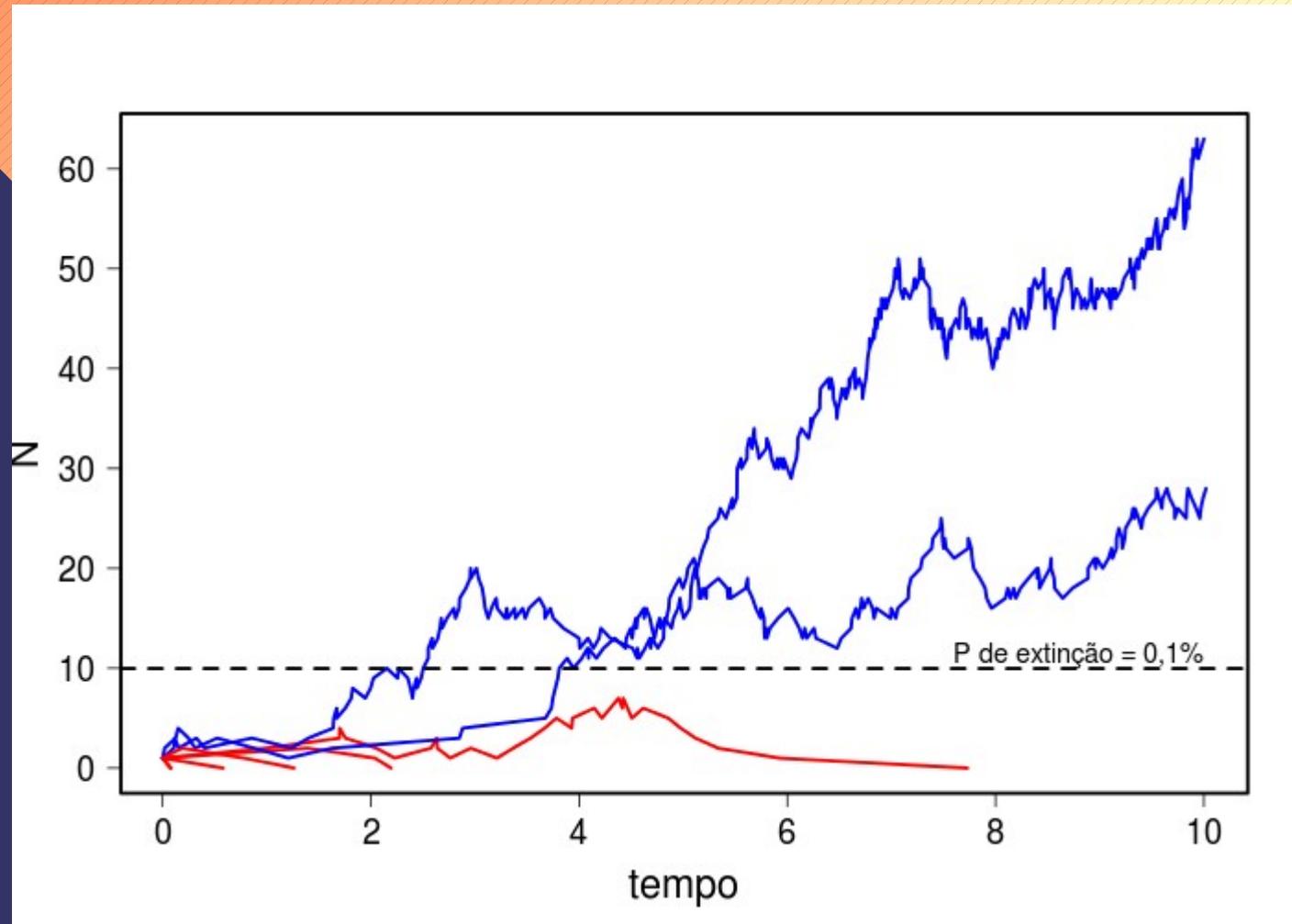
Ou: se beber não dirija!



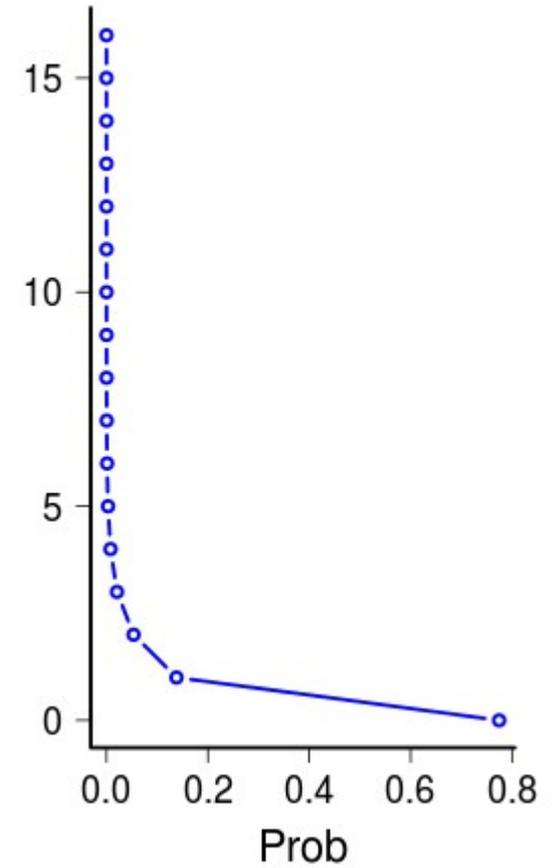
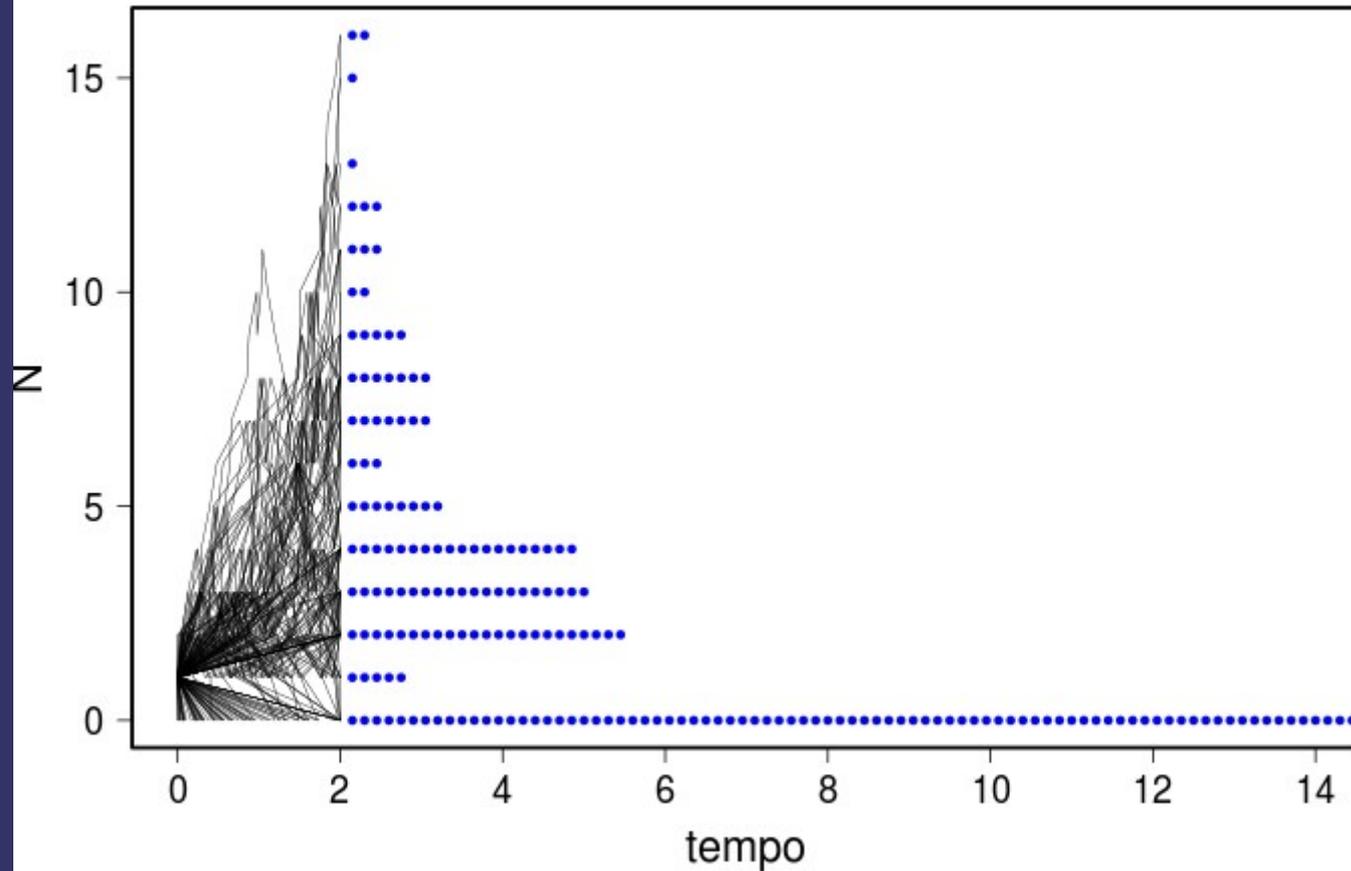
Dinâmica estocástica de nascimentos e mortes



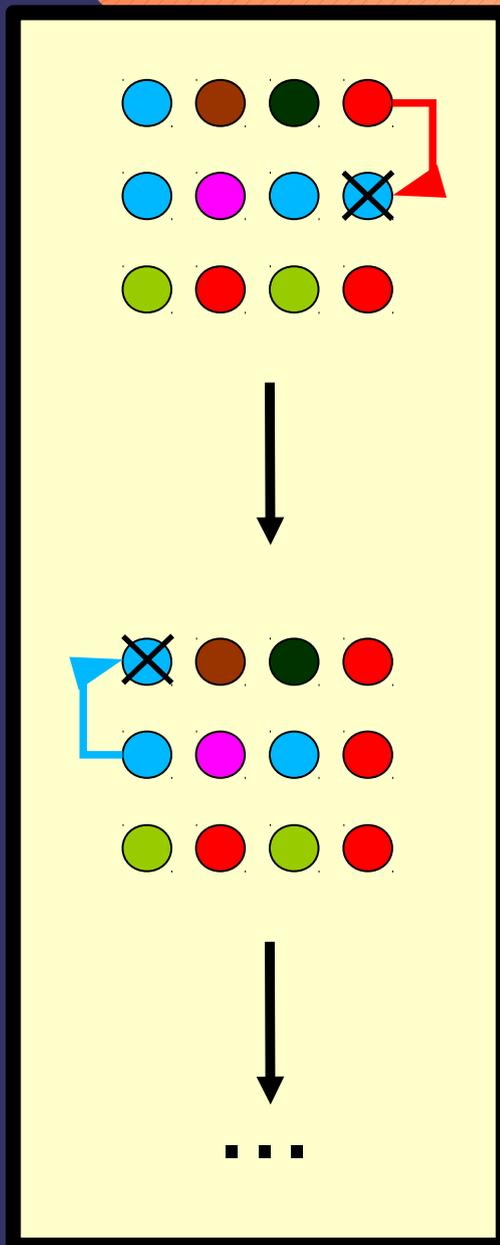
Dançando à beira do abismo



Generalizando para muitas espécies



Dinâmica Aleatória de Morte e Nascimento



Indivíduos pertencem a n classes diferentes.

Intervalos de tempo pequenos: N muda por perda ou acréscimo de um indivíduo.

Em média perdas igualam acréscimos ($E[r]=0$)

Há três transições possíveis, dado o intervalo pequeno de tempo:

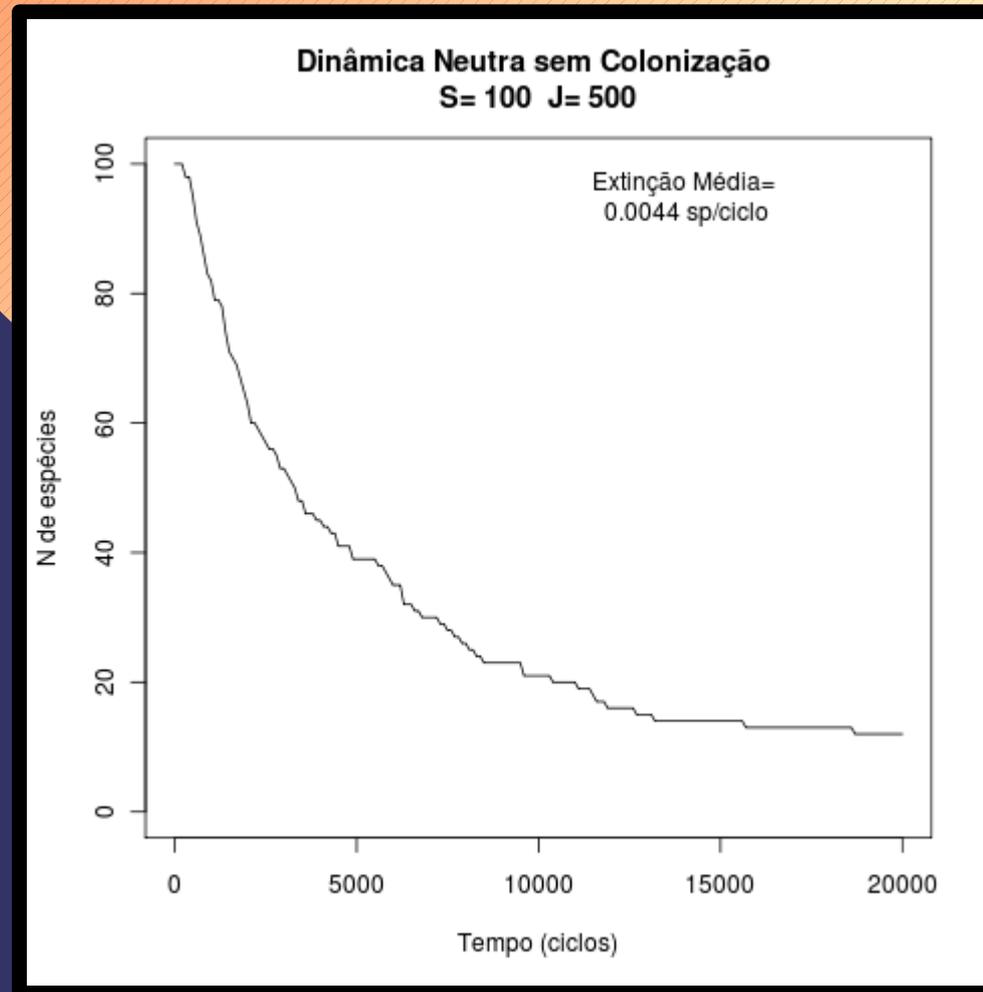
$$N_{t+dt} = N_t$$

$$N_{t+dt} = N_t + 1$$

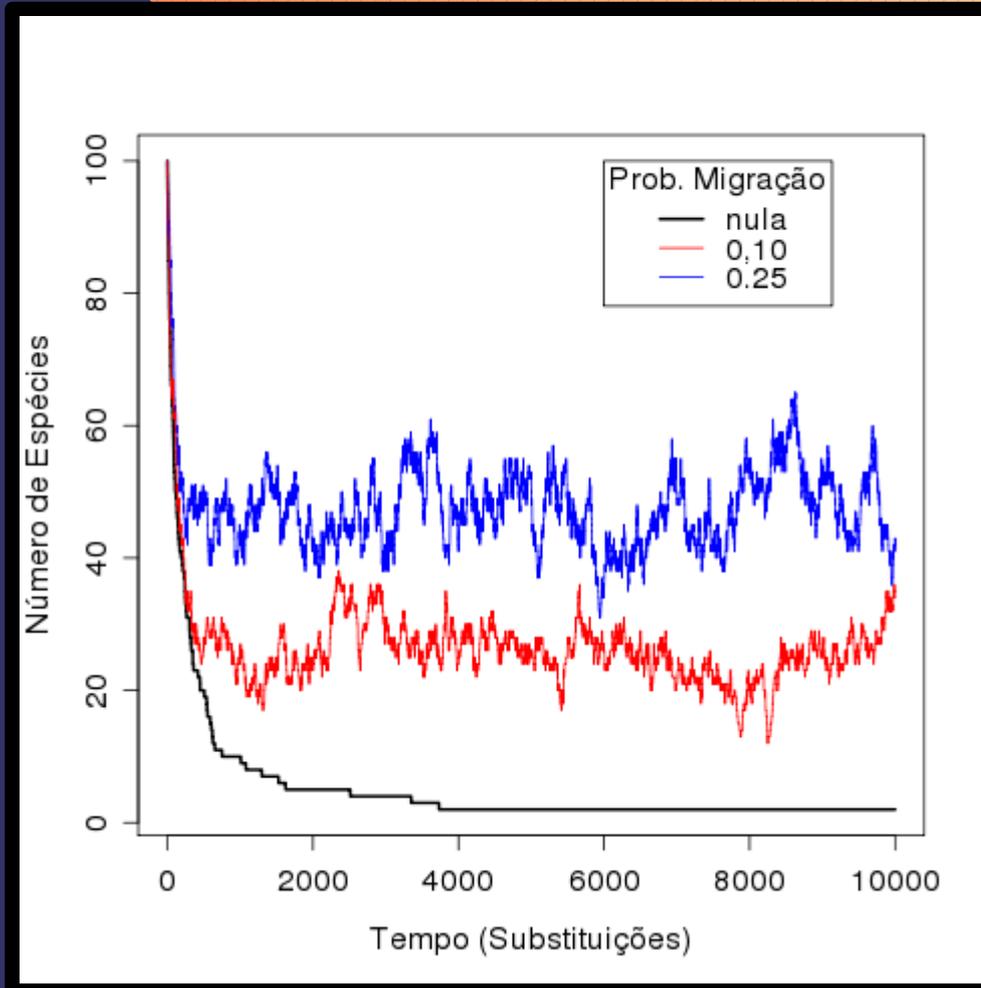
$$N_{t+dt} = N_t - 1$$

Neutralidade: as probabilidades são iguais para todos os indivíduos

O Jogo de Soma Zero



Incluindo a Imigração

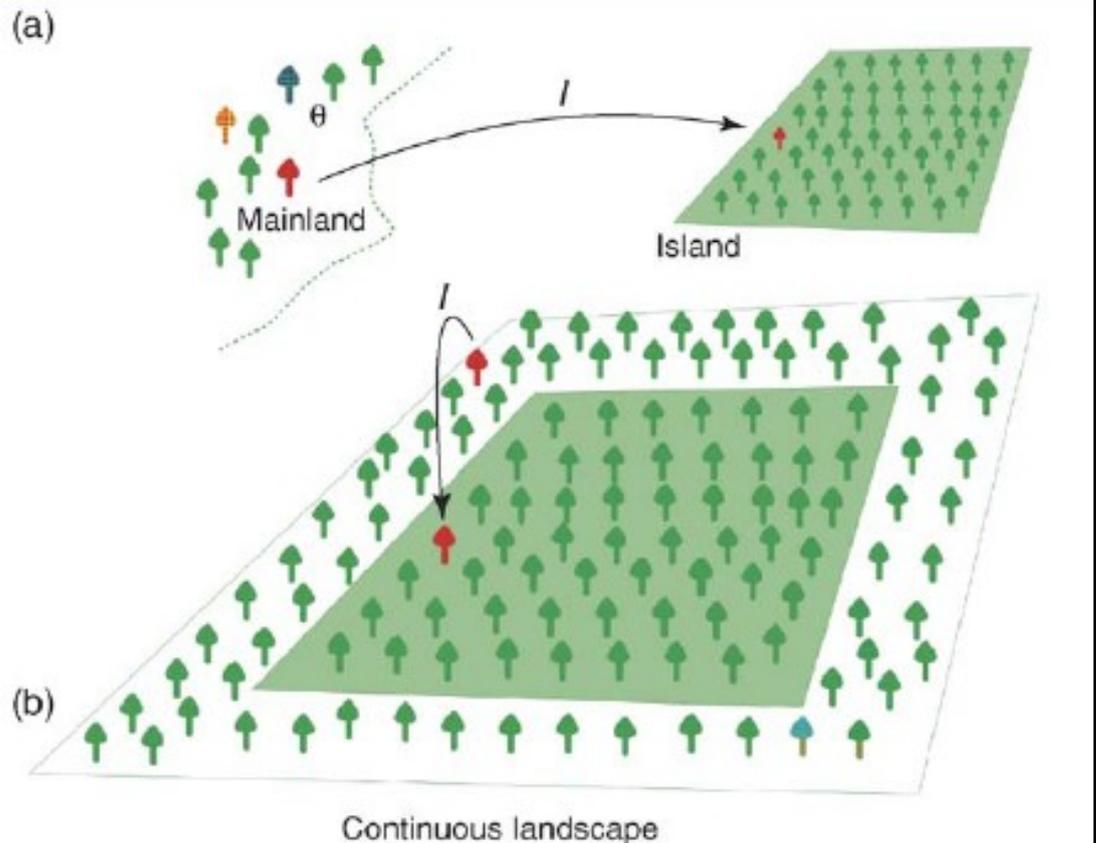


Simulação em R de dinâmica neutra com e sem entrada de migrantes no sistema.

Pacote *untb* de Robin Hankin.

Ver Hankin 2007. Journal of Statistical Software.

Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade



J_M : tamanho da metacomunidade

v : taxa de especiação

J_L : tamanho da comunidade

m : taxa de migração

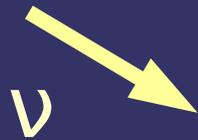
$$I \approx 2J_L m$$

$$\theta \approx 2J_M v$$

Escala Local e Regional

Metacomunidade

Comunidade



$$\theta \approx 2J_M v$$



$$I \approx 2J_L m$$

Dinâmica neutra estabilizada por entrada de espécies no sistema por especiação.

Dinâmica neutra estabilizada por entrada de espécies no sistema por migração.



OUTRA RESPOSTA: DERIVA

- **Riqueza**

P: Por que algumas comunidades têm mais espécies do que outras?

R: Porque tem taxas de nascimento morte e migração diferentes.

- Corolário: a riqueza é resultado do balanço entre extinção estocástica e migração/especiação



OUTRA RESPOSTA: DERIVA

- **Composição**

P: Por que comunidades têm conjuntos diferentes de espécies?

R: Por que este conjunto varia de maneira estocástica, num processo de deriva.

- **Corolários:**

- Quanto menor a migração entre comunidades menor sua similaridade
- Quanto mais tempo de isolamento maior a diferença de composição.



OUTRA RESPOSTA: DERIVA

- **Abundância**

P: Por que as espécies nas comunidades têm tamanhos populacionais diferentes?

R: Por Flutuação estocástica dos tamanhos populacionais.

- Corolário: a abundância das espécies é imprevisível.



Teoria Neutra da Evolução Molecular

Evolutionary Rate at the Molecular Level

by

MOTOO KIMURA

National Institute of Genetics,
Mishima, Japan

Calculating the rate of evolution in terms of nucleotide substitutions seems to give a value so high that many of the mutations involved must be neutral ones. NATURE, VOL. 217. FEBRUARY 17, 1968

Finally, if my chief conclusion is correct, and if the neutral or nearly neutral mutation is being produced in each generation at a much higher rate than has been considered before, then we must recognize the great importance of random genetic drift due to finite population number²³ in forming the genetic structure of biological populations. The significance of random genetic drift has



Motoo Kimura
1924 - 1994

Sobre o Ombro de Gigantes

Table I. Analogies between community ecology and population genetics

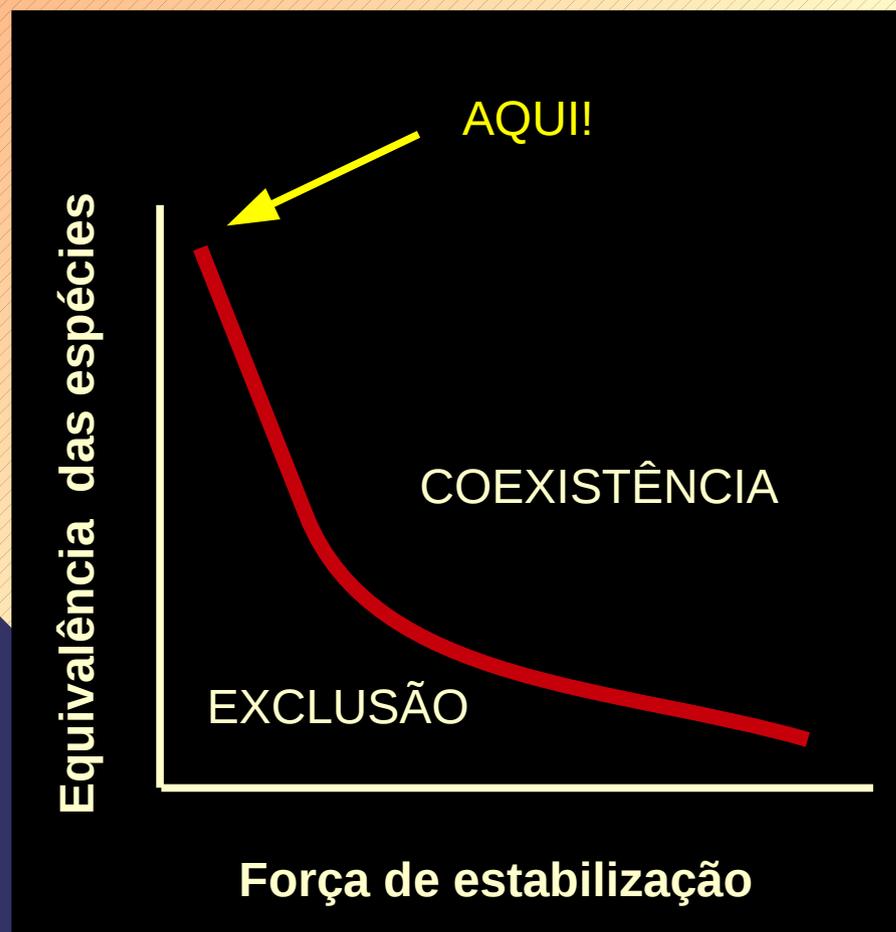
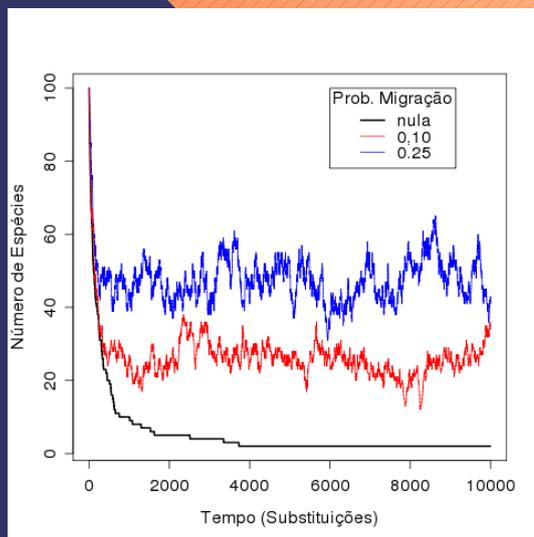
Property	Community ecology	Population genetics
System (size)	Metacommunity (J_M)	Population (N)
Subsystem	Local community	Deme
Neutral system unit	Individual organism	Individual gene
Diversity unit	Species	Allele
Stochastic process	Ecological drift	Genetic drift
Generator of diversity	Speciation (at rate ν)	Mutation (at rate μ)
Fundamental diversity number	$\theta \approx 2J_M\nu$	$\theta \approx 4N\mu$
Fundamental dispersal number	$I \approx 2J_L m$	$\theta \approx 4Nm$
Relative abundance distribution, $\Phi(x)$	$\theta x^{-1} (1-x)^{\theta-1}$	$\theta x^{-1} (1-x)^{\theta-1}$
Time to common ancestor (in small θ approximation)	$-J_M x (1-x)^{-1} \log(x)$	$-N x (1-x)^{-1} \log(x)$
Dispersal	Immigration	Migration

Uma Profusão de Modelos

TABLE 1. A summary of 10 versions of the neutral model.

Reference	Has metacommunity model?	Spatially explicit metacommunity?	Constant local population (zero-sum)?	Finite metapopulation?
Caswell (1976)	no [†]	NA	yes/no [‡]	NA
Hubbell (1979), Hubbell and Foster (1986)	no [†]	NA	yes	NA
Hubbell (2001)	yes	no	yes	yes
Bell (2000)	yes	no	yes [§]	yes
Bell (2001, 2003)	yes	yes	yes [§]	yes
Volkov et al. (2003)	yes	no	yes	no
McKane et al. (2000), Vallade and Houchmandzadeh (2003), McKane et al. (2004)	yes	no	yes	yes [¶]
Etienne and Olf (2004)	yes	no	yes	yes
He (2005)	yes	no	yes	no
Etienne (2005)	yes	no	yes	yes

Um Nicho para a Neutralidade



Os Méritos de Hubbell

Teoria que propõe ligações explícitas entre escalas por meio das dinâmicas de processos evolutivos e ecológicos.

Tem estimulado a pesquisa em:

- Dinâmicas de não equilíbrio
- Estabilização x diversificação
- Modelos mínimos em ecologia
- Teorias de amostragem
- SADs

...

My precioussss

