

Processos neutros e baseados no nicho em comunidades

Diogo Borges Provete

Concurso Prof. Adjunto A (Edital 365-2015)

Diadema-SP
Fevereiro 2016

UM LONGO CAMINHO ATÉ UMA TEORIA UNIFICADA PARA A ECOLOGIA

Paulo De Marco Júnior

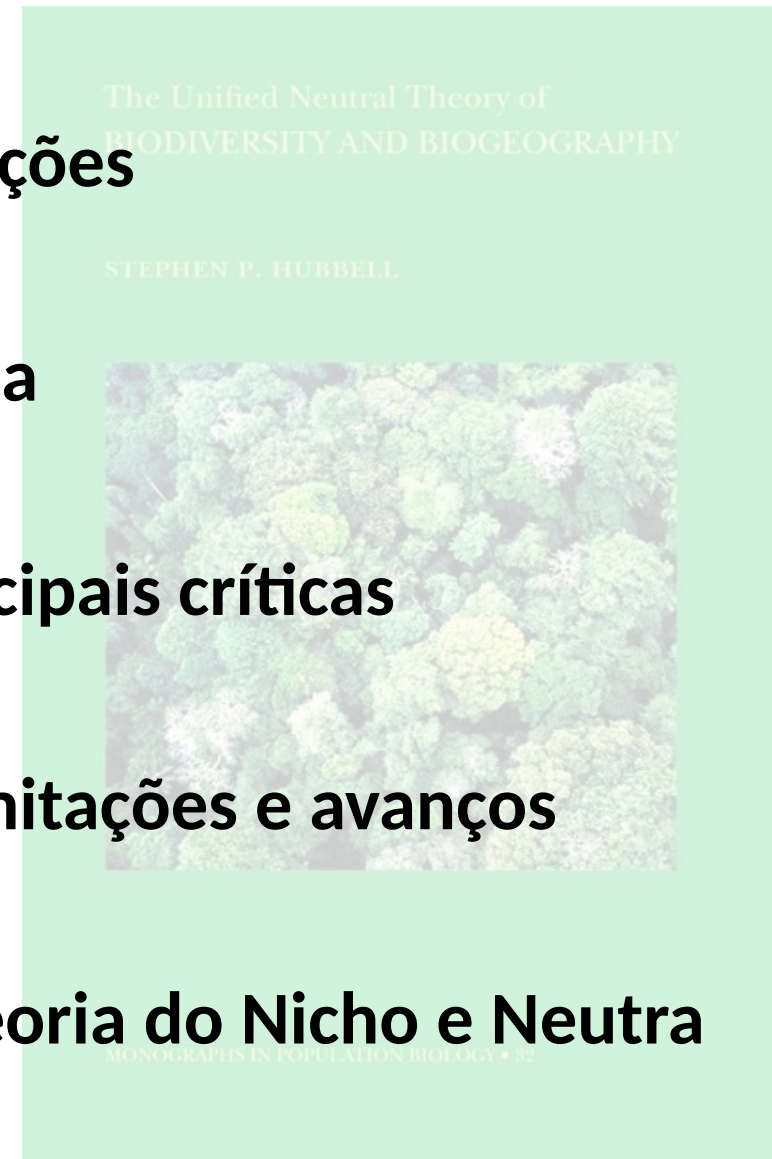
TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA: ASPECTOS TEÓRICOS, IMPACTOS NA LITERATURA E PERSPECTIVAS

Fernanda A.S. Cassemiro^{1,2} & André Andrian Padial^{2}*

Todos leram os textos introdutórios ?

Conteúdo da aula

- **Conceitos de comunidade, recursos e condições**
- **Aspectos da Teoria moderna de Coexistência**
- **Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas**
- **Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços**
- **Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra**



Ao fim dessa aula você deverá ter entendido:

- Como teorias aparentemente díspares podem ser integradas sob um único arcabouço teórico
- Como a teoria do Nicho Ecológico está relacionado à competição e diversificação de espécies
- Quais as principais críticas e limitações à teoria do nicho
- História e estrutura das Teorias Neutras, suas principais limitações e avanços conceituais
- Como paralelos entre Ecologia de Comunidades e Genética de Populações podem nos ajudar a integrar essas duas teorias

Conteúdo da aula

- **Conceitos de comunidade, recursos e condições**
- Aspectos da Teoria moderna de Coexistência
- Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas
- Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços
- Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra



O que é uma Comunidade ecológica?

Conjunto de espécies que co-ocorrem num local e num período de tempo, potencialmente interagindo entre si (Begon et al. 2006).

Conceito de recurso e condição

Uma **condição** é um **fator ambiental** abiótico que influencia o funcionamento dos organismos (Begon et al. 2006)

Conceito de recurso e condição

Uma **condição** é um **fator ambiental** abiótico que influencia o funcionamento dos organismos (Begon et al. 2006)

Um **recurso** é tudo o que é consumido por um organismo, que ao fazê-lo **diminui a sua disponibilidade** para outros organismos (Begon et al. 2006)

Indivíduos competem por recursos, mas não por condições.

Conteúdo da aula

- Conceitos de Nicho e Unidade, recursos e condições
- Aspectos da Teoria moderna de Coexistência
- Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas
- Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços
- Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra



Um arcabouço teórico sintético

Annu. Rev. Ecol. Syst. 2000. 31:343–66
Copyright © 2000 by Annual Reviews. All rights reserved

Teoria moderna de coexistência de espécies

Forças **estabilizadoras** (diferenças no nicho)

=>

Espécie limita mais a si mesma do que outras.

Facilitam coexistência

Forças **equalizadoras** (diferença de fitness)

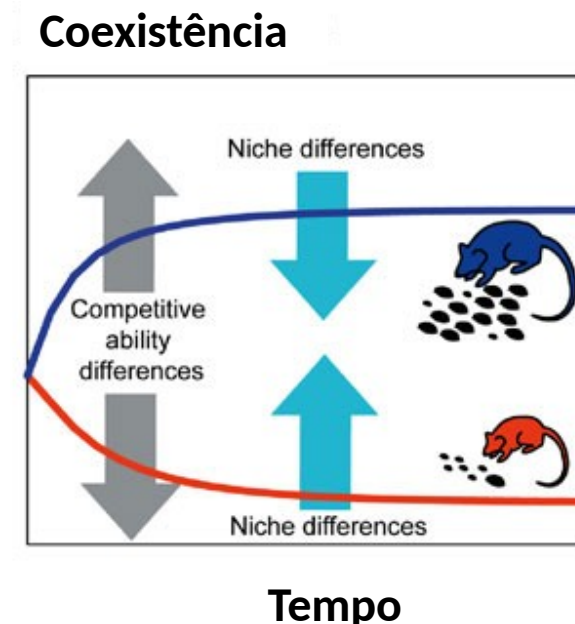
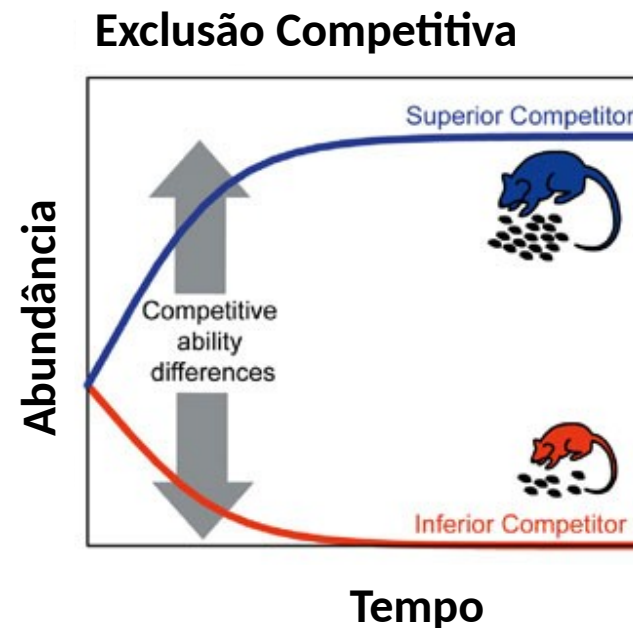
=> diminuem diferenças de nicho que promovem exclusão competitiva

Coexistência é estável quando

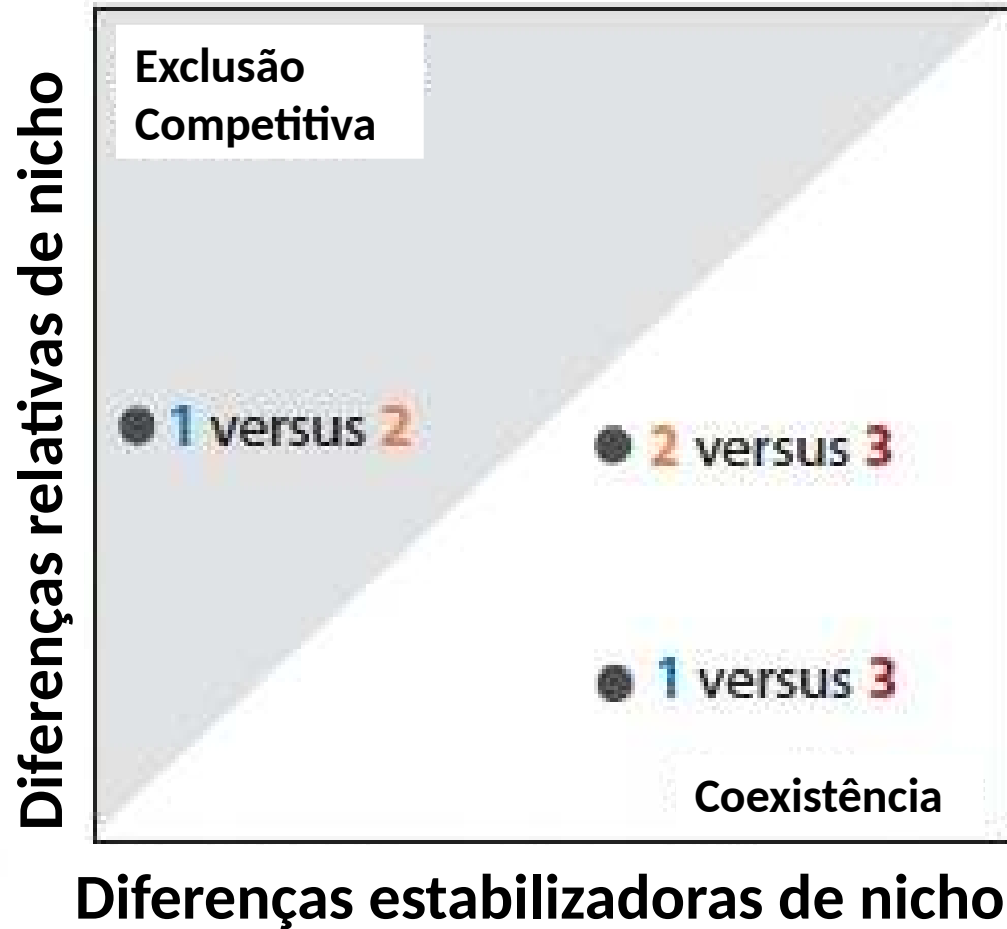
Estabilizadoras > equalizadoras

MECHANISMS OF MAINTENANCE OF SPECIES DIVERSITY

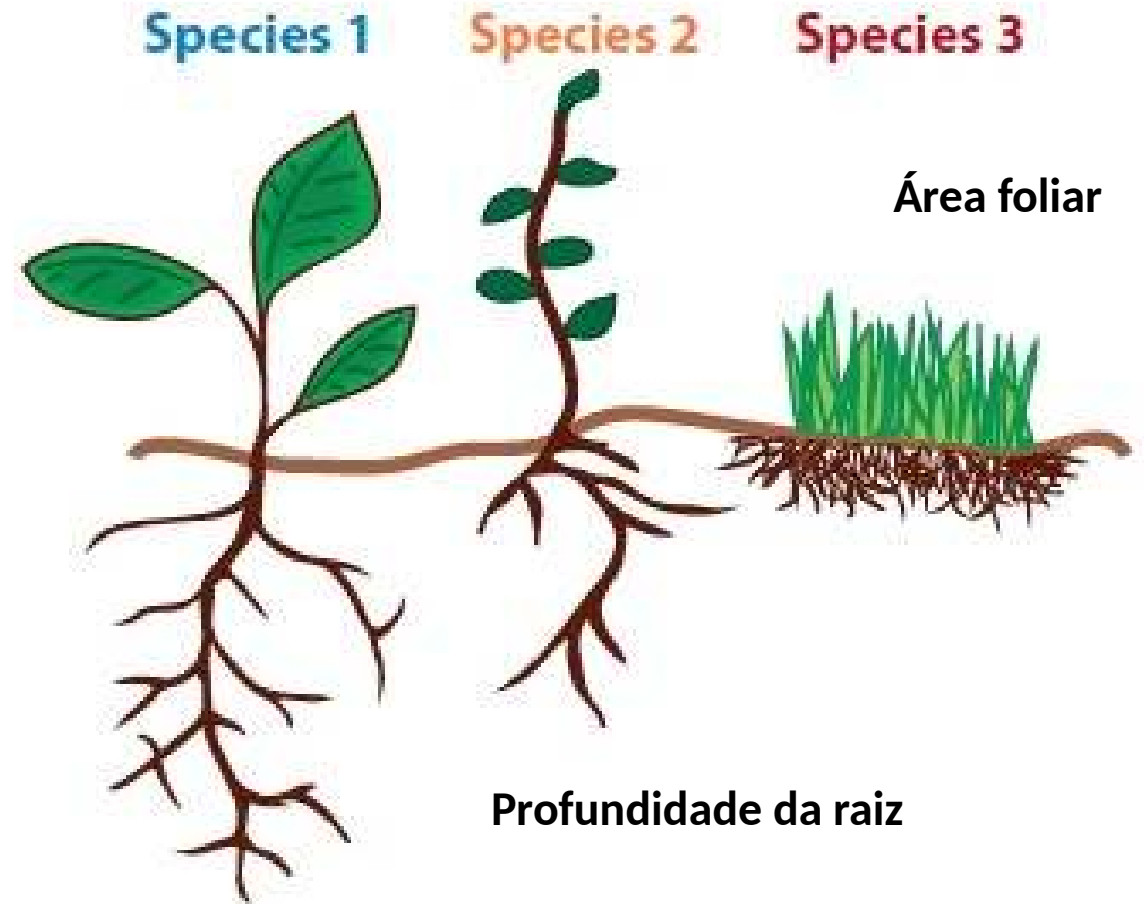
Peter Chesson



Coexistência vs. Exclusão competitiva



Atributos das espécies



Conteúdo da aula

- Conceitos de Nicho e Unidade, recursos e condições

Linking Classical and
Contemporary Approaches



Jonathan M. Chase and
Mathew A. Leibold

- Aspectos da Teoria moderna de Coexistência

- Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas

- Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços

- Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra

The Unified Neutral Theory of
BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY

STEPHEN P. HUBBELL



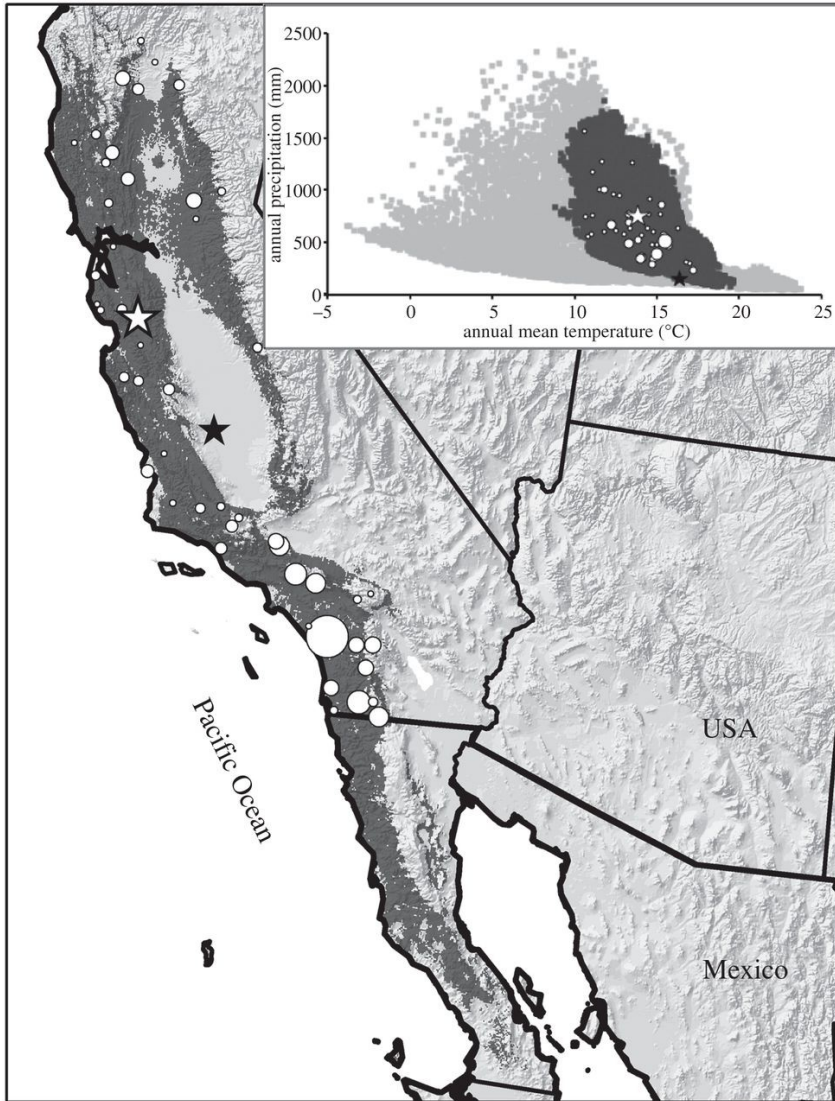
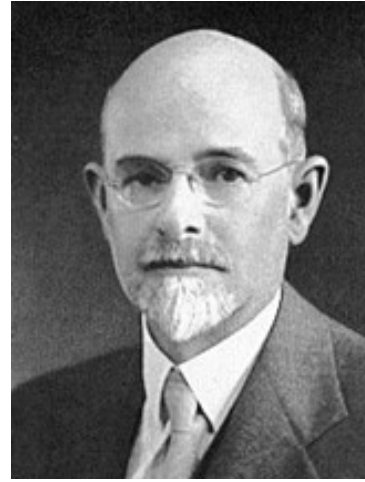
MONOGRAPHS IN POPULATION BIOLOGY • 32

Mecanismo estabilizador: Nicho

Principais conceitos de Nicho ecológico

- Grinnelliano
- Eltoniano
- Hutchinsoniano

Nicho Grinnelliano

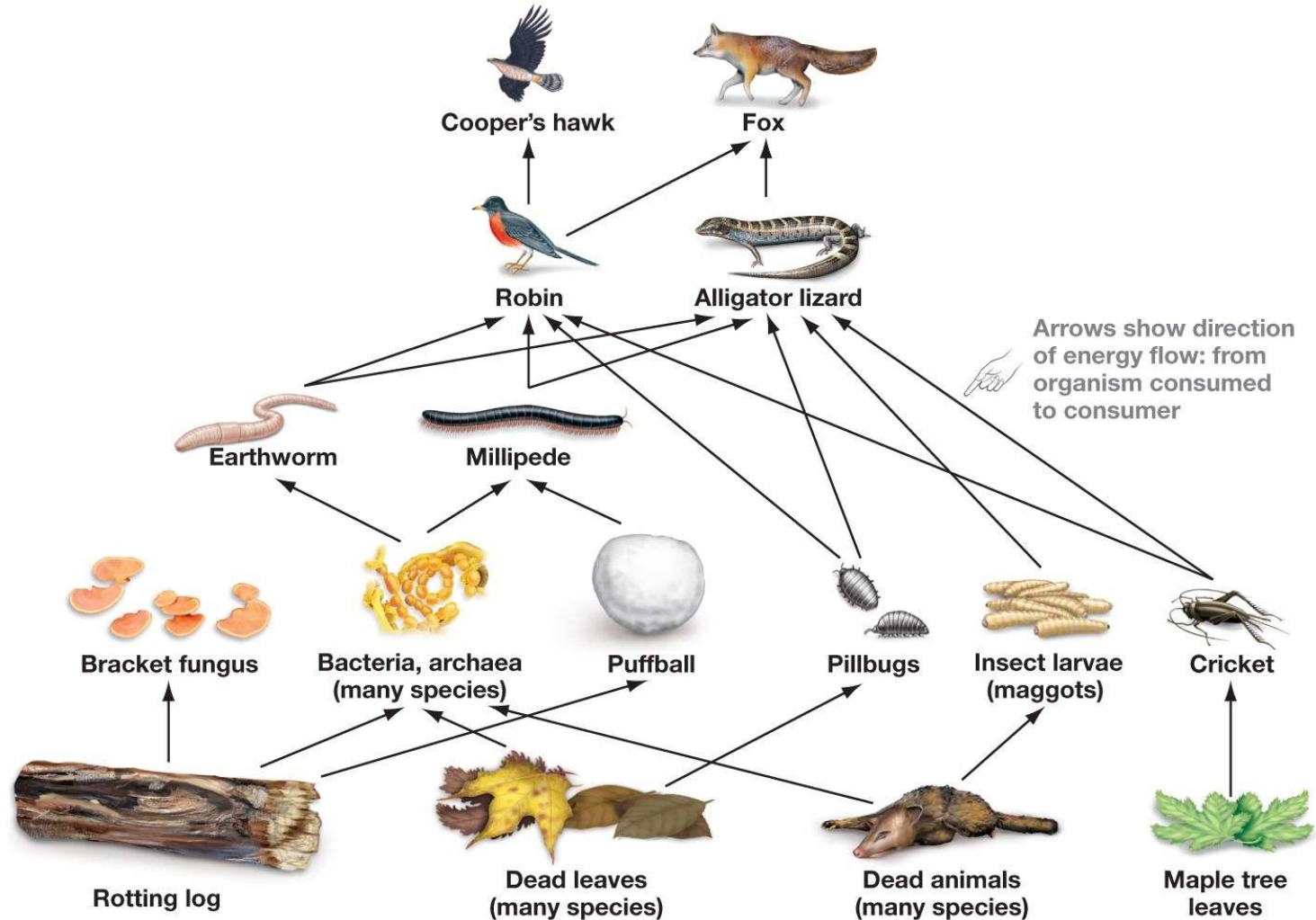


Conjunto de variáveis abióticas de um habitat que permite a persistência de uma espécie (Escala espacial ampla)

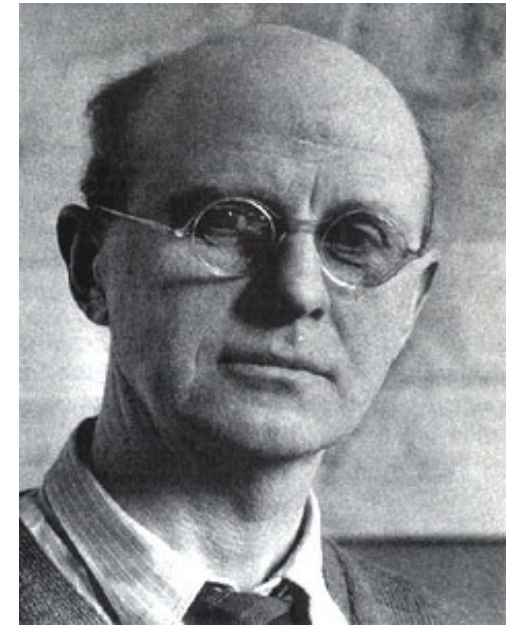
Conceito de nicho utilizado em Modelagem de Nicho Ambiental

Nicho é uma propriedade do ambiente e não das espécies

Nicho Eltoniano



Copyright © 2008 Pearson Benjamin Cummings. All rights reserved.



Nicho é o lugar de um animal no ambiente biótico, sua relação com alimento e inimigos

Enfoque no papel funcional de espécies em teias tróficas ,
desconsiderando condições abióticas.

Nicho Eltoniano

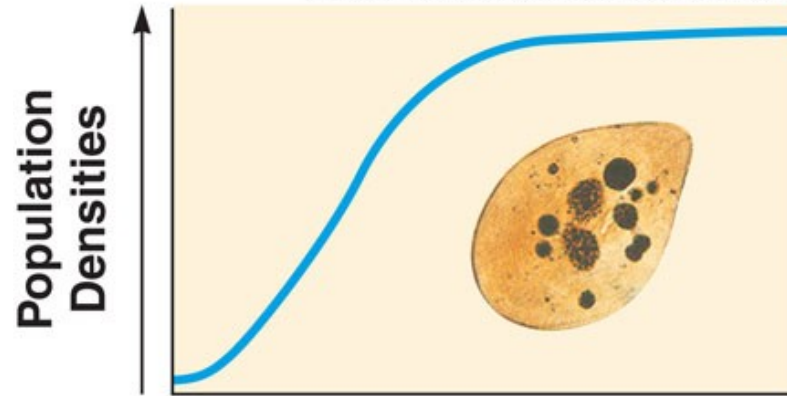
Nicho é uma propriedade da comunidade biótica e não das espécies

Não é restrito à uma única espécie

O "Nicho" Eltoniano pode se referir a todos os carnívoros, por exemplo

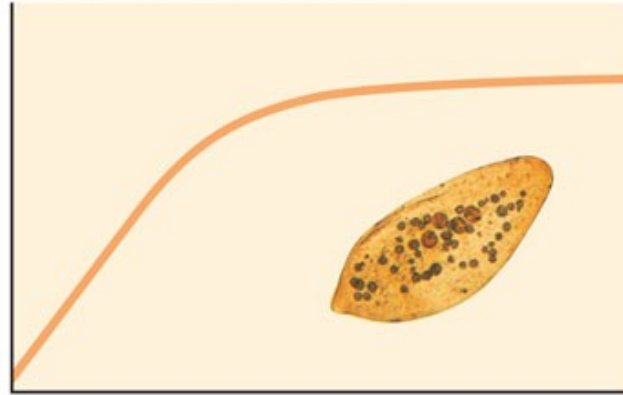
Experimentos de laboratório Gause

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



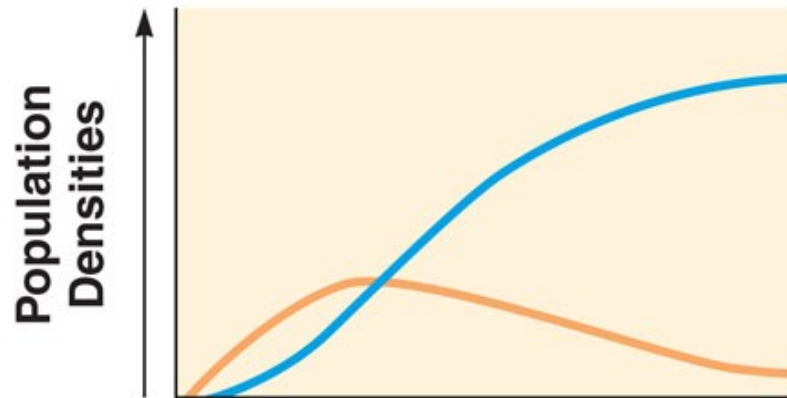
P. aurelia grown separately

Time (days) →



P. caudatum grown separately

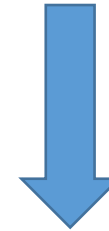
Time (days) →



Both species grown together

Time (days) →

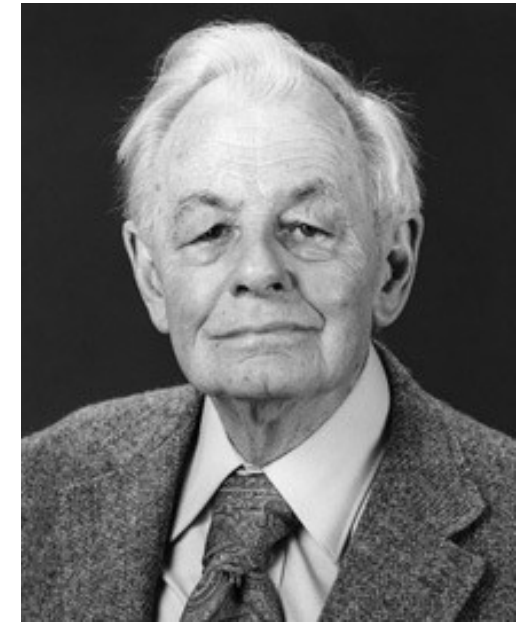
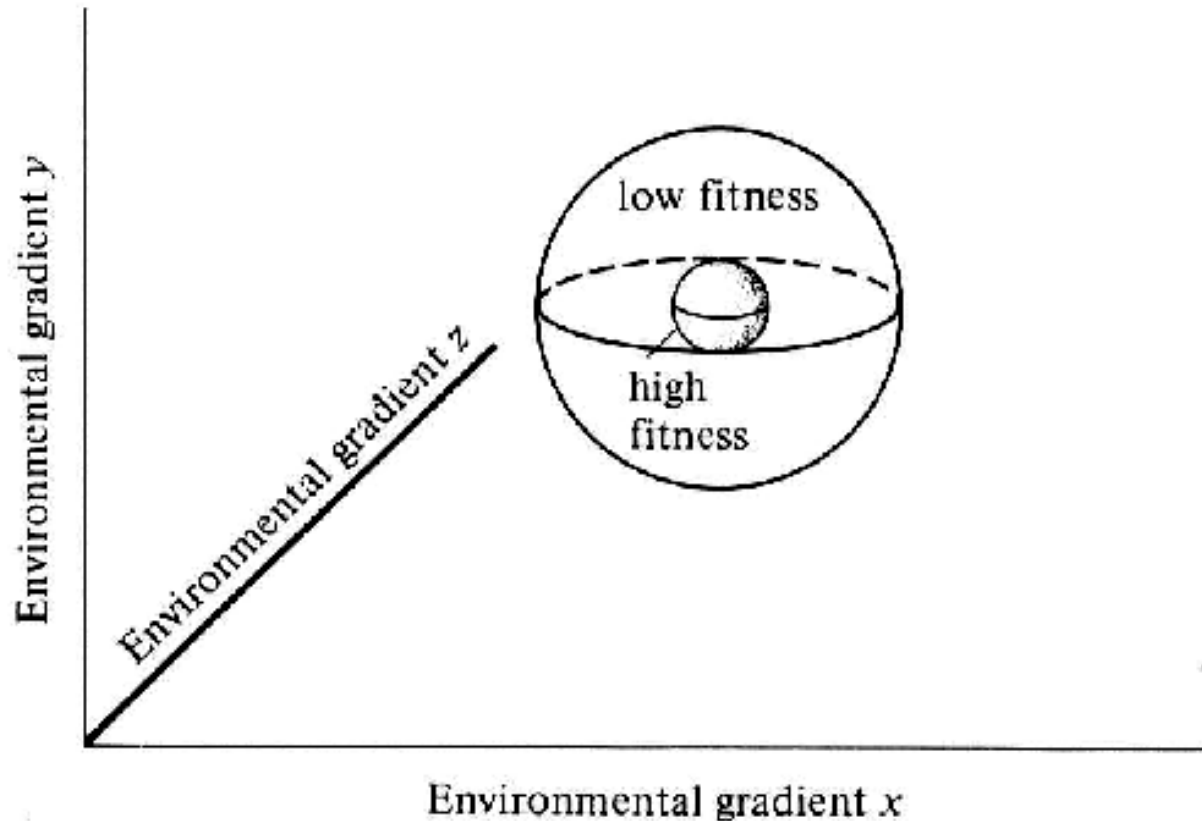
Princípio da Exclusão Competitiva



Duas espécies com nichos iguais não podem coexistir indefinidamente

Nicho multidimensional (Hutchinson)

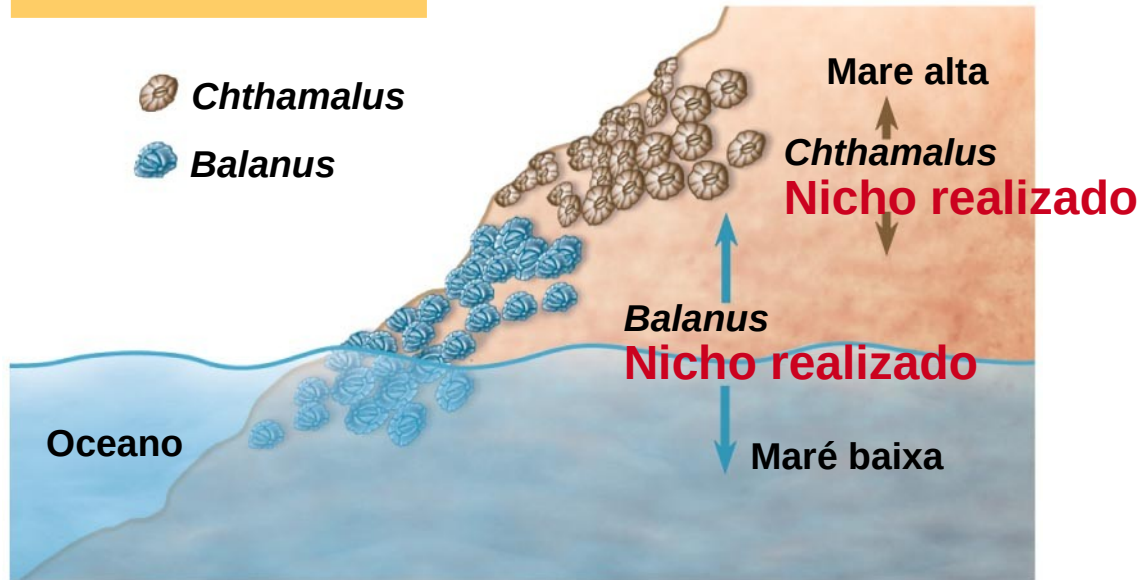
Espaço multidimensional de recursos e condições que uma espécie precisa pra sobreviver e se reproduzir



Nicho multidimensional (Hutchinson)

- Nicho passa a ser uma propriedade da espécie e não do ambiente
- Nicho passa a ser quantificável
 - Determinado pelo desempenho da espécie (fitness dos organismos)
 - Variáveis ambientais podem ser expressas em eixos contínuos
- Modifica conceito de exclusão em relação a nichos realizados
 - Nichos realizados não se sobrepõem
- Nichos podem evoluir ao longo do tempo

Nicho Realizado

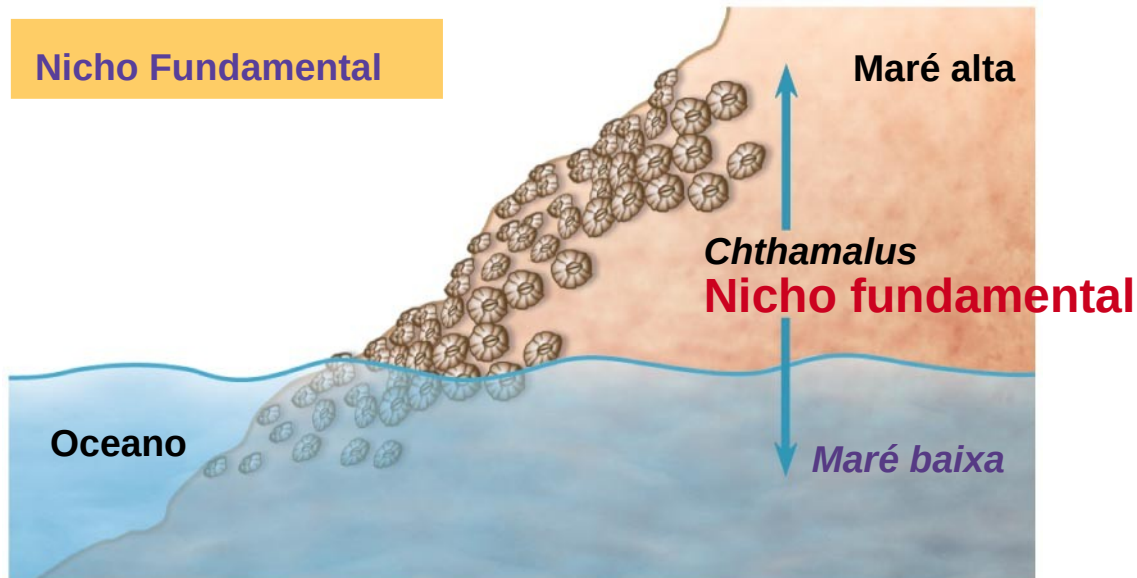


Nicho Fundamental
(condições abióticas)

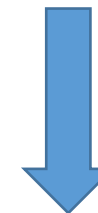


Nicho na **ausência** de
competidores e predadores

Nicho Fundamental



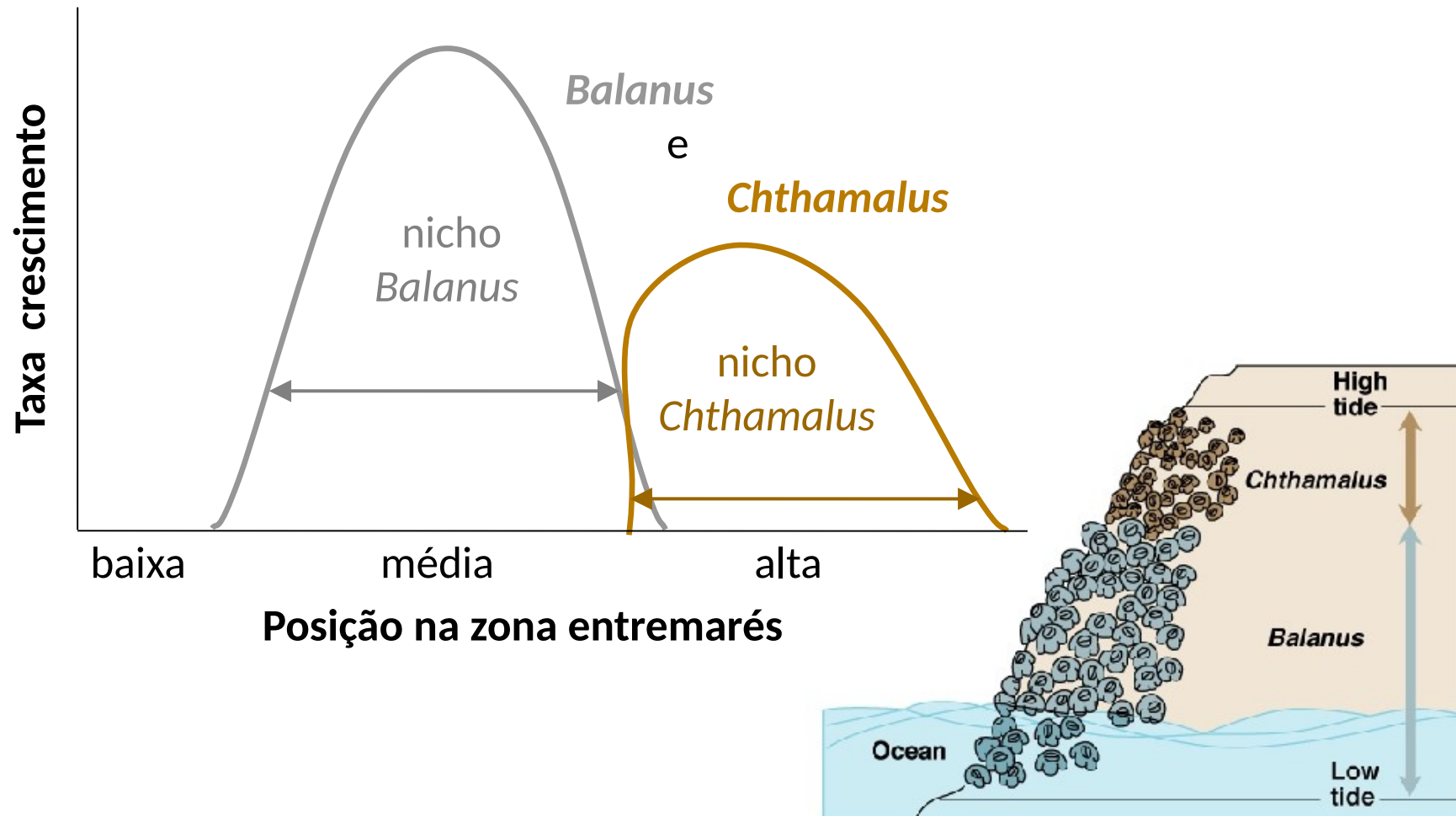
Nicho Realizado
(condições abióticas + interações)



Nicho na **presença** de
competidores e predadores
(Observado na natureza)

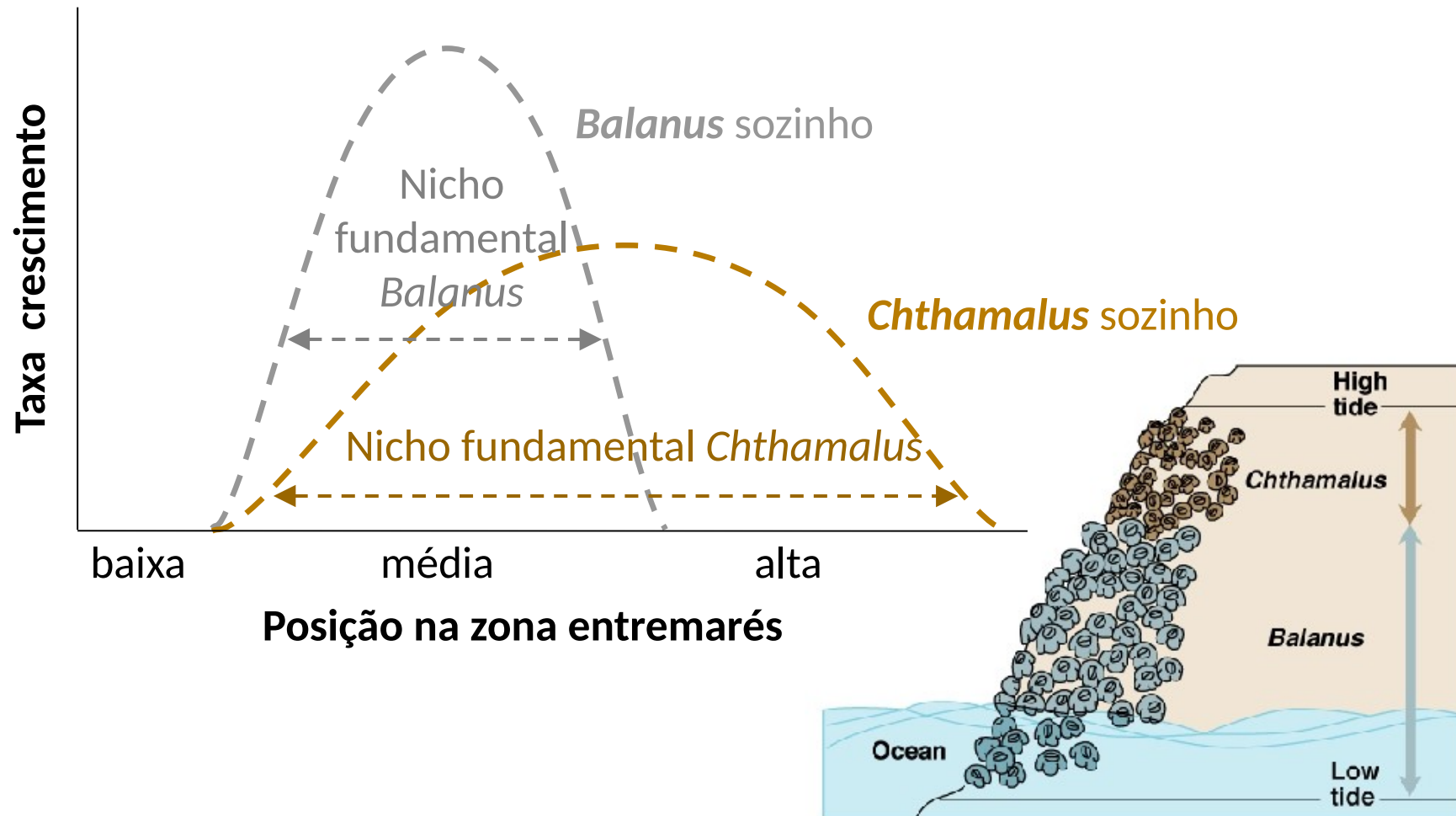
Como determinar o nicho de cada espécie Craca?

Onde elas crescem quando há competição?

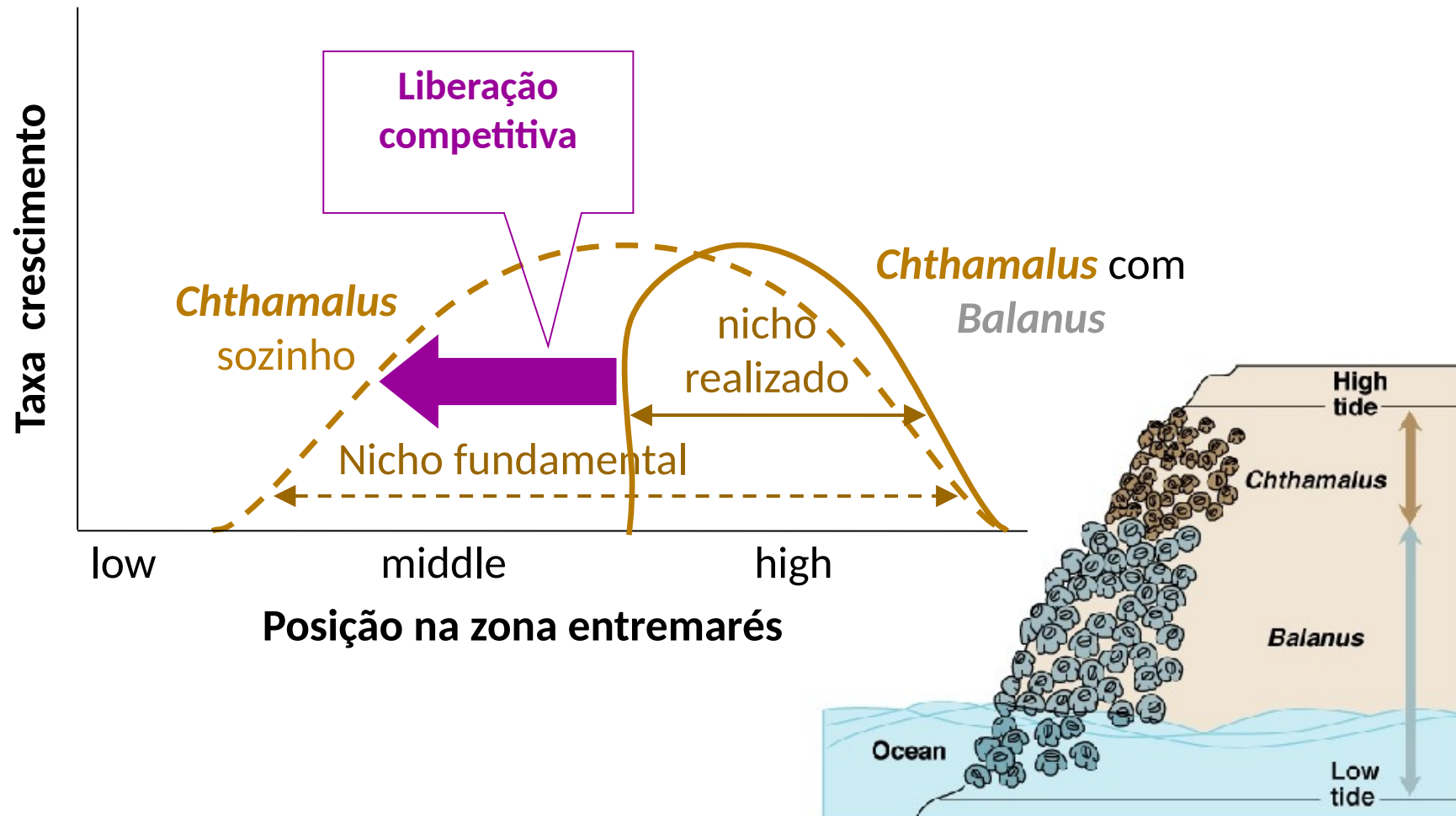


Porque os nichos são diferentes?

Experimentos de remoção – remove cada espécie e vê onde a outra cresce



Liberação competitiva – nicho do competidor inferior se *expande* na ausência do competidor superior



Como medir o nicho?

A “Teoria do Nicho” (1966-84)

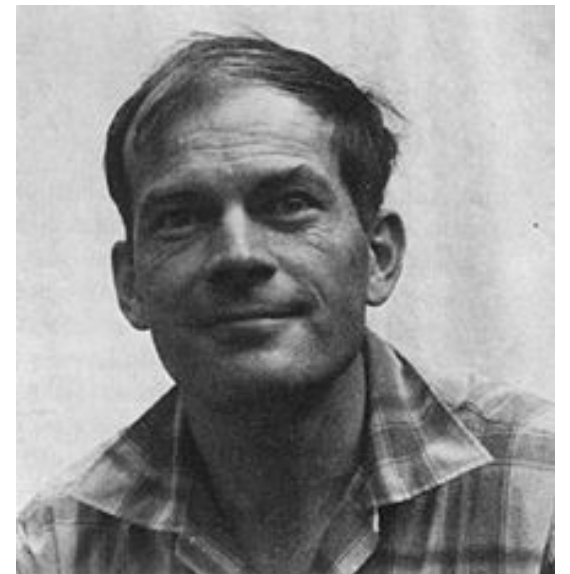
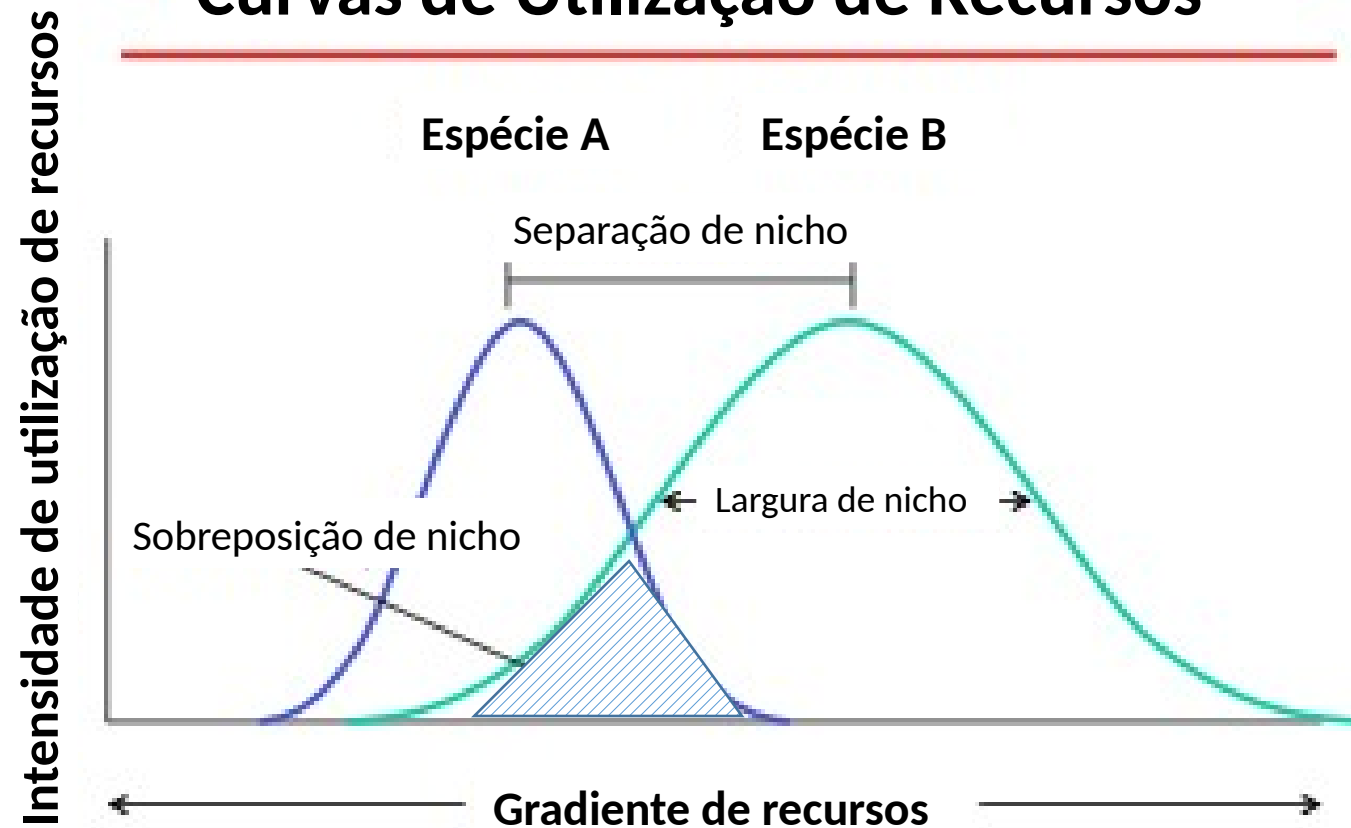
Modelos teóricos => quantas espécies e quão similar elas devem ser para poder co--existir. Competição por recursos é o principal mecanismo subjacente

Basicamente se media:

- **Largura de nicho:** espectro de recursos/habitats, grau de especialização
- **Sobreposição de nicho:** uso conjunto de recursos pelas espécies
- **Partilha de nicho:** grau de diferenciação na utilização de recursos

Teoria do Limite de similaridade

Curvas de Utilização de Recursos



Species A has a narrow niche breadth and is a specialist
Species B has a wide niche breadth and is a generalist

Escola MacArthiana (1950-80)
Teoria de Consumor-Recursos

Amplitude de nicho

- Mede o grau de especialização de uma espécie
 - Várias métricas (e.g., Levins, Shannon-Wiener, Smith etc)

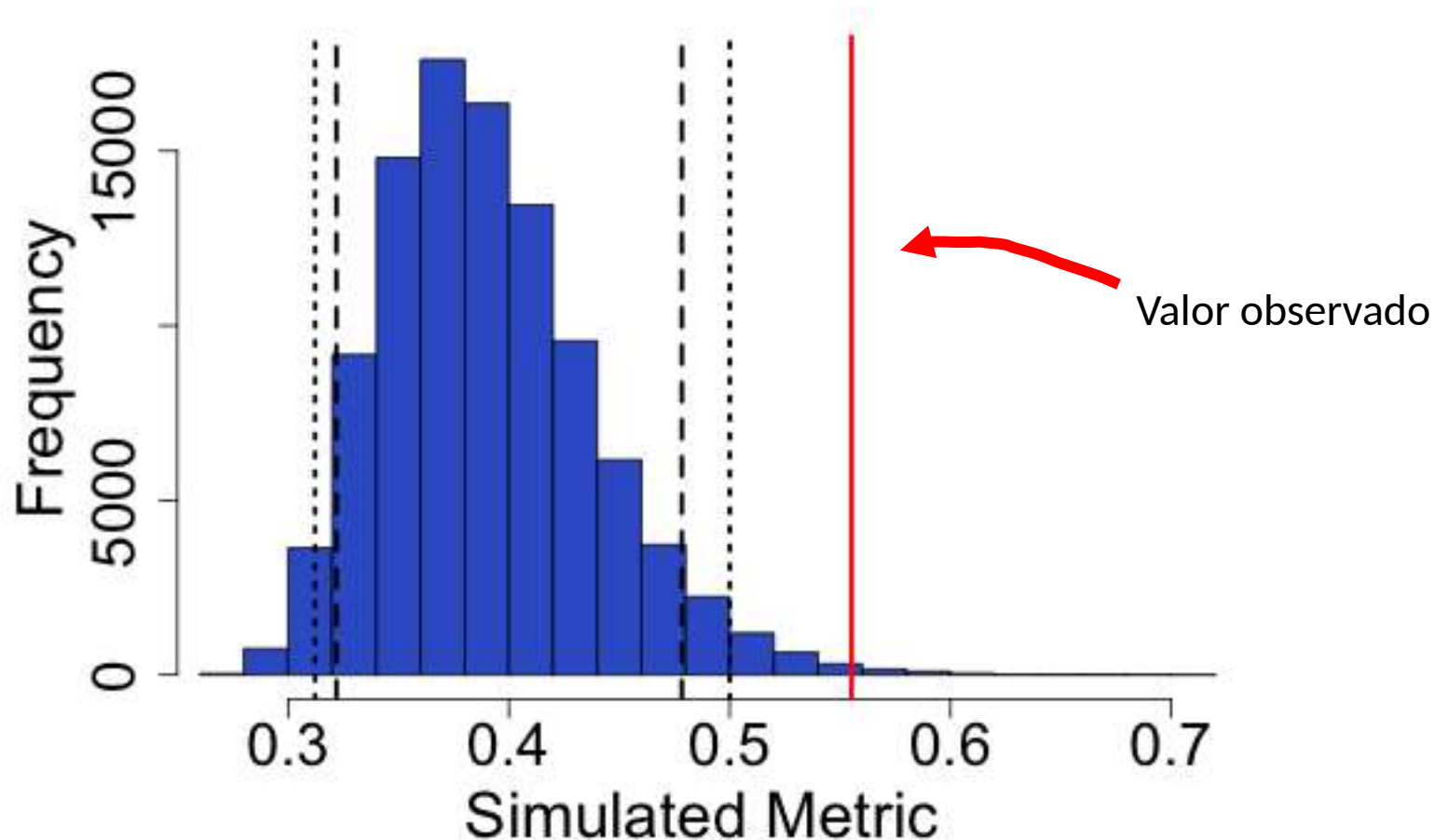
Sobreposição de nicho

- Mede a sobreposição na frequência de uso de recursos
- Comumente com o objetivo de inferir competição interespecífica
 - Várias métricas (e.g., MacArthur-Levins, Morisita-Horn, Pianka etc.)
 - Todos influenciados pelo tamanho da amostra
 - Podem ser simétricas ou assimétricas (pressupõem hierarquia competitiva)
 - Usual para Dieta, (micro)habitat, e ocorrência temporal (Schoener 1974)

Se a sobreposição de nicho é alta então existe competição?

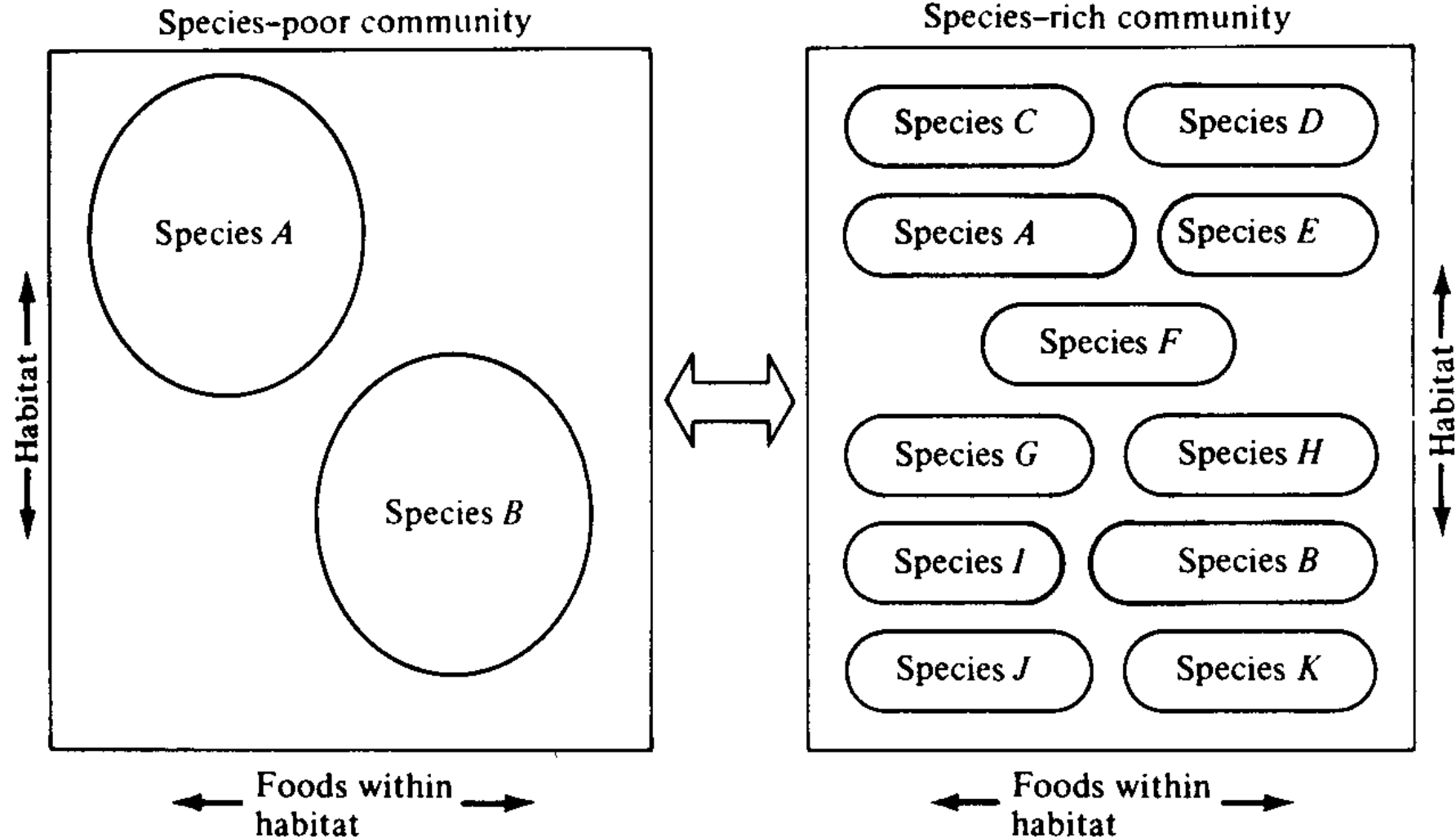
- A relação entre sobreposição e competição é complexa (Holt, 1987);
- Competição => recurso tem que ser **limitante**

Como saber se o valor do índice não é diferente do acaso? Modelos nulos



Compara o valor observado do índice com o valor aleatorizado (segundo algumas regras, restrições)

Empacotamento de nicho

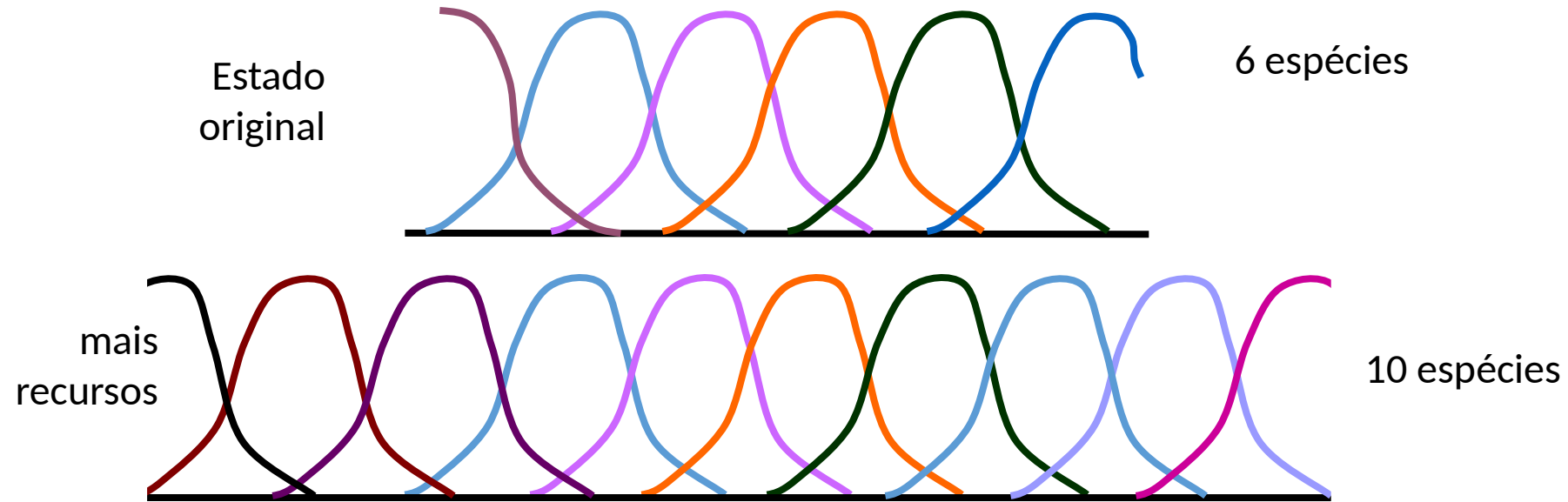


Explicação para diversidade => aumento da
especialização como maneira de evitar competição

Teoria do Empacotamento de nicho

Como acomodar mais espécies numa comunidade?

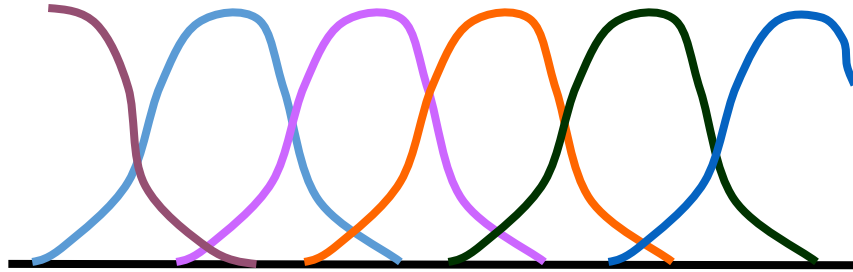
Mais recursos, ou ...



Nichos e especialização

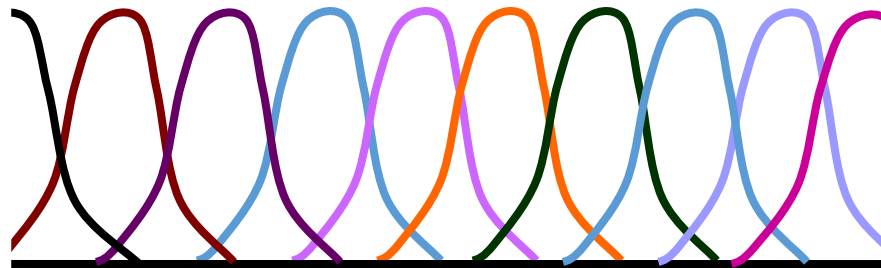
... Mais especialização

Estado
original



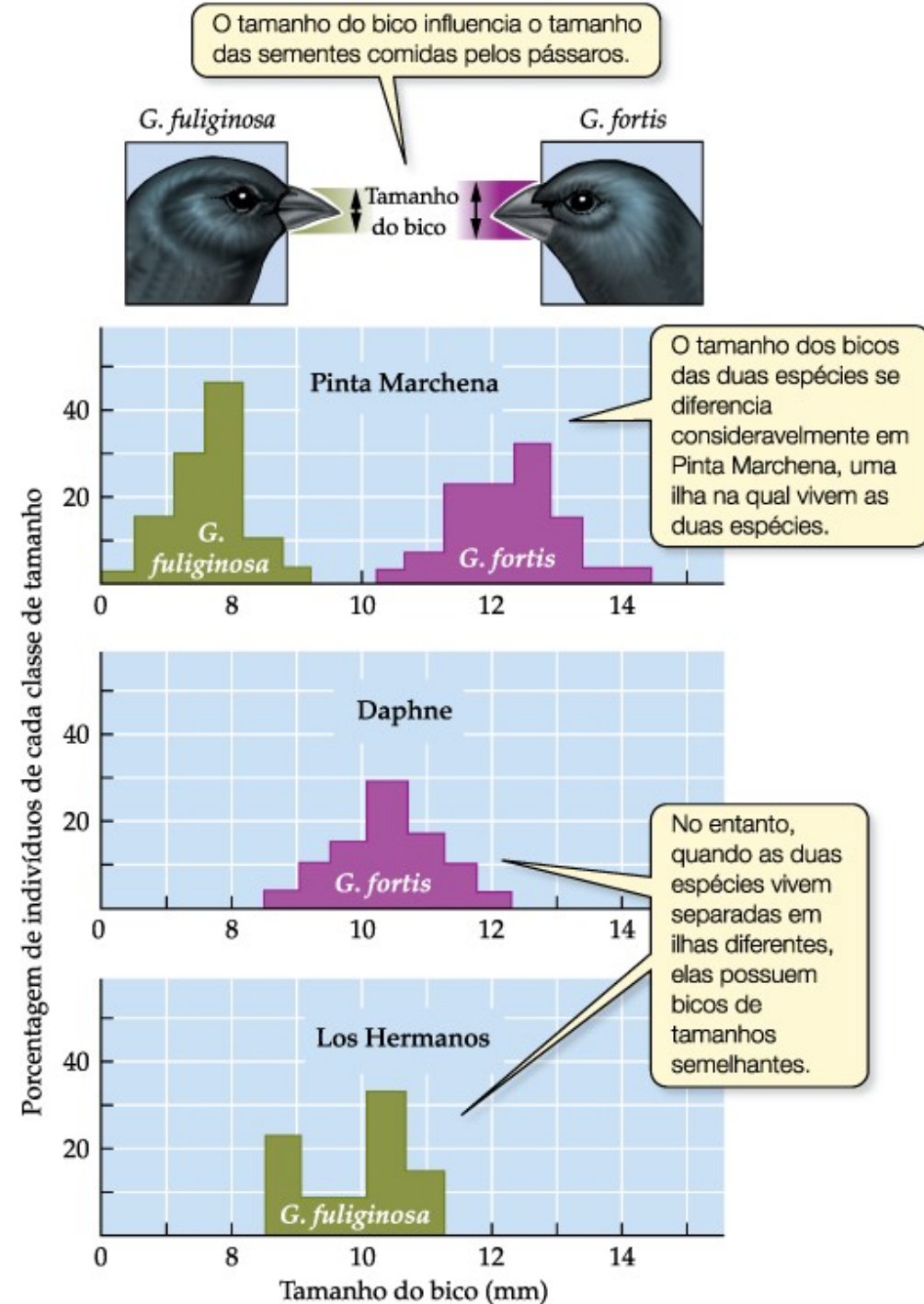
6 espécies

mais
especialização



10 espécies

Deslocamento de caracter e radiação adaptativa

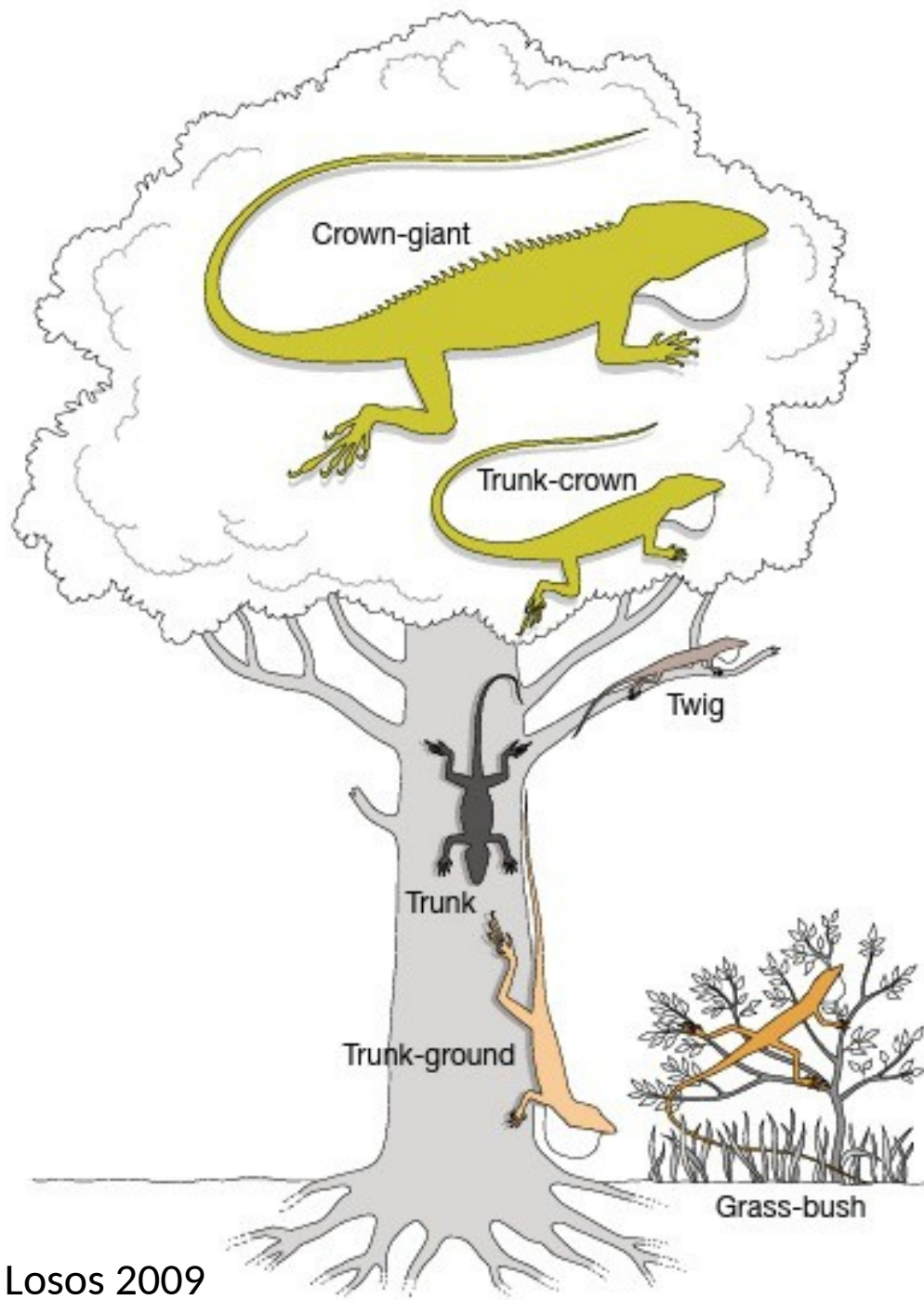


Partilha de recursos

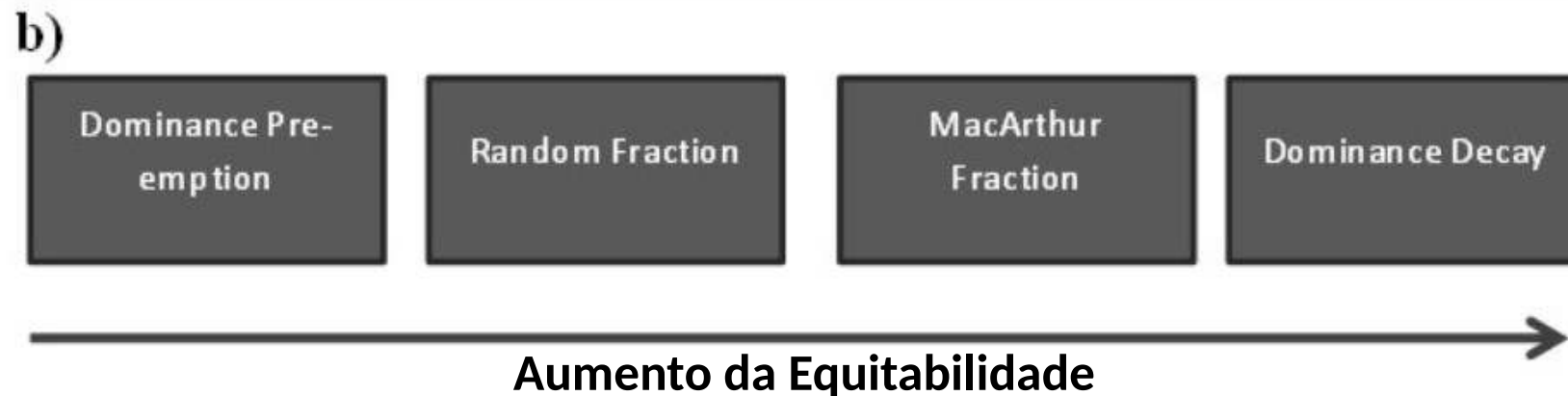
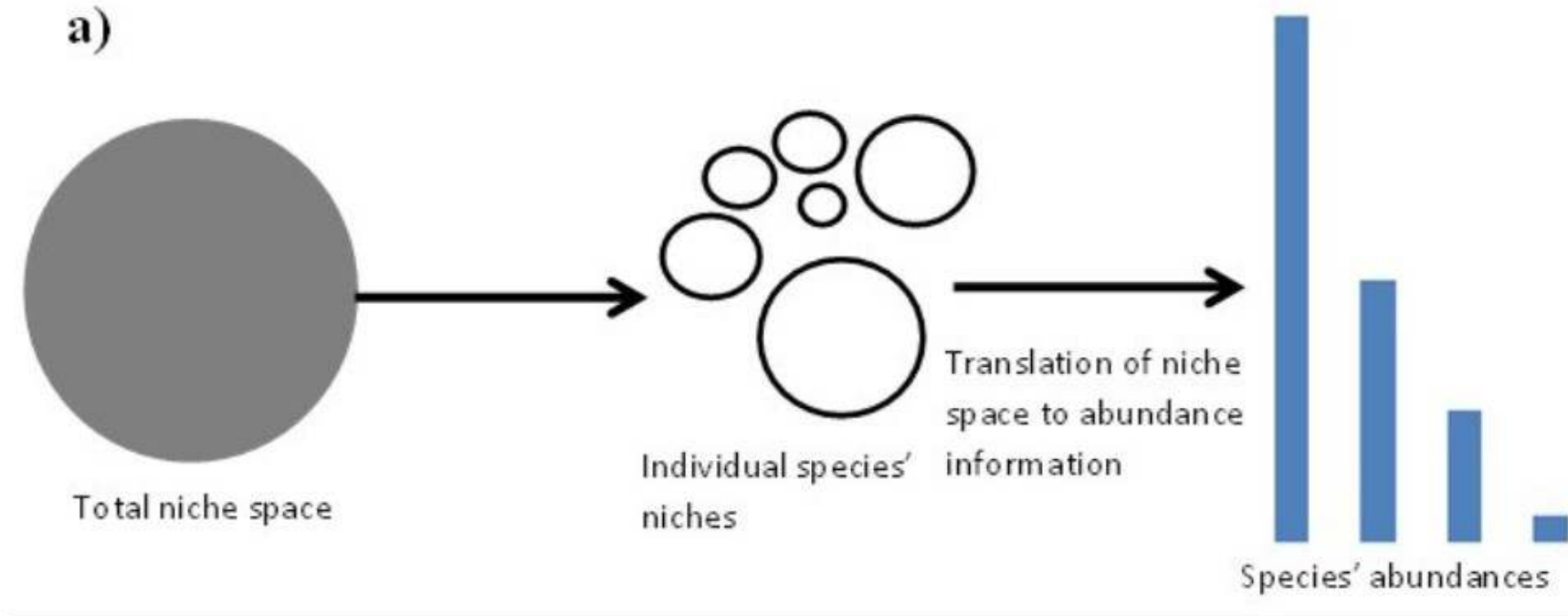
Lagartos do gênero *Anolis* no Caribe

Mesmo padrão repetido em várias ilhas do Caribe (equivalentes ecológicos)

Principalmente devido à especiação *in situ* e não à dispersão entre ilhas



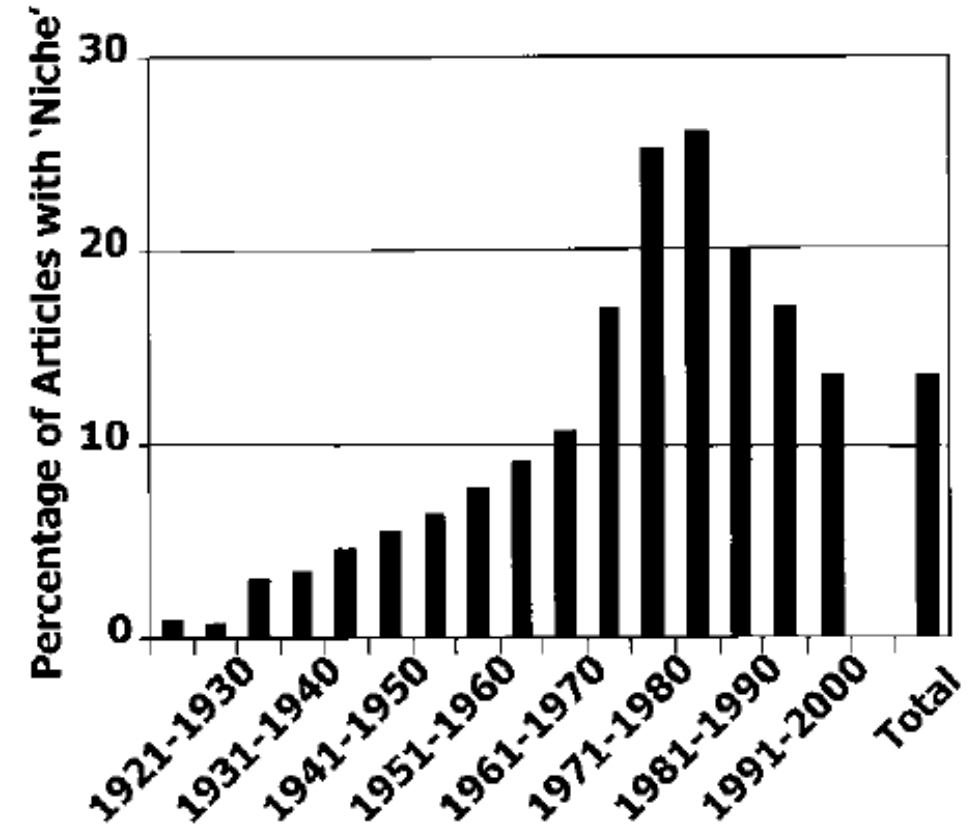
Distribuição de Abundância de Espécies: Modelos de partilha de nicho



O Declínio do conceito de nicho (1981-2001)

Críticas:

- Falta de hipótese nula e rigor estatístico
- Uso ambíguo do conceito
- Única forma de utilização de recursos é curva unimodal
- Sobreposição de nicho é interpretada como evidência direta de competição
- Para inferir competição precisa ter dados sobre desempenho (fitness), ou demografia



Resumo da 1ª parte - Nicho

- Conceito chave para entender origem e manutenção da diversidade de espécies
- Nicho é base para teoria da competição
- Difícil de medir e testar contra modelos nulos
- Ainda é um conceito útil? Necessidade de Reformulação

Conteúdo da aula

- Conceitos de Nicho, Unidade, recursos e condições
- Aspectos da Teoria moderna de Coexistência
- Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas
- Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços
- Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra



Mecanismos equalizadores: Processos neutros

- Teorias Neutras de Biodiversidade
 - Fazem analogias e utilizam aparato matemático desenvolvido por modelos neutros de evolução molecular em Genética de Populações (1960s-1970s), principalmente por Kimura e Crow.
- Caswell 1976
 - Model I, II, III baseados em nascimento, morte e imigração. Não contrasta com padrões observados na natureza
 - Model II e III semelhantes aos do Hubbell
- Bell 2001
 - Focado em padrões de tamanho e estrutura interna de ranges. Não inclui especiação
- Hubbell (1979, 1997, 2001)
 - Teoria baseada em Mais completa e mais discutida, fez com que se repensasse a teoria e o conceito de nicho.

Mecanismos equalizadores: Processos neutros

- Teorias Neutras de Biodiversidade

- Fazem analogias e utilizam aparato matemático desenvolvido por modelos neutros de evolução molecular em Genética de Populações (1960s-1970s), principalmente por Kimura e Crow.

- Caswell 1976

- Model I, II, III baseados em nascimento, morte e imigração. Não contrasta com padrões observados na natureza
- Model II e III semelhantes aos do Hubbell

- Bell 2001

- Focado em padrões de tamanho e estrutura interna de ranges. Não inclui especiação

- Hubbell (1979, 1997, 2001)

- Teoria baseada em Mais completa e mais discutida, fez com que se repensasse a teoria e o conceito de nicho.

Mecanismos equalizadores: Processos neutros

- Teorias Neutras de Biodiversidade

- Fazem analogias e utilizam aparato matemático desenvolvido por modelos neutros de evolução molecular em Genética de Populações (1960s-1970s), principalmente por Kimura e Crow.
- Caswell 1976
 - Model I, II, III baseados em nascimento, morte e imigração. Não contrasta com padrões observados na natureza
 - Model II e III semelhantes aos do Hubbell
- Bell 2001
 - Focado em padrões de tamanho e estrutura interna de ranges. Não inclui especiação
- Hubbell (1979, 1997, 2001)
 - Teoria mais completa e mais discutida, fez com que se repensasse a teoria e o conceito de nicho.

1º Artigo Caswell
derivando 3
modelos neutros

Hubbel & Foster
Derivações
posteriores

Hubbell
publicação
livro

Período
de
Síntese



1976



1979

Derivação modelo
distribuição de
abundância neutro
(Hubbell)



1986



1997

Hubbell 1ª
apresentação
da teoria
completa



2001



2006

Período
de
Crítica



2015

Pressupostos da Teoria Neutra

- Espaço é um recurso limitado e comunidade é saturada
 - Abundância total é constante (tamanho da comunidade é fixa)
- Jogo de somatório zero (Dinâmica compensatória a nível de comunidade)

Pressupostos da Teoria Neutra

- Espaço é um recurso limitado e comunidade é saturada
 - Abundância total é constante
 - Jogo de somatório zero (Dinâmica compensatória a nível de comunidade)
- Todos os indivíduos tem taxas demográficas iguais (equivalência demográfica) => mesma probabilidade natalidade e mortalidade per capita, e capacidade de dispersão

Pressupostos da Teoria Neutra

- Espaço é um recurso limitado e comunidade é saturada
 - Abundância total é constante
 - Jogo de somatório zero (Dinâmica compensatória a nível de comunidade)
- Todos os indivíduos tem taxas demográficas iguais (equivalência demográfica) => mesma probabilidade natalidade e mortalidade per capita, e capacidade de dispersão
- Taxas de mortalidade são constantes e fixas

Por que uma teoria *unificada*?

- Utiliza os mesmos parâmetros para predizer e derivar padrões
 - Distribuição de Abundância de Espécies
 - Relação Espécie-Área
 - Montagem de comunidades
 - Padrões macroecológicos de diversidade
 - Formato de filogenias

Dinâmica da metacomunidade sob deriva

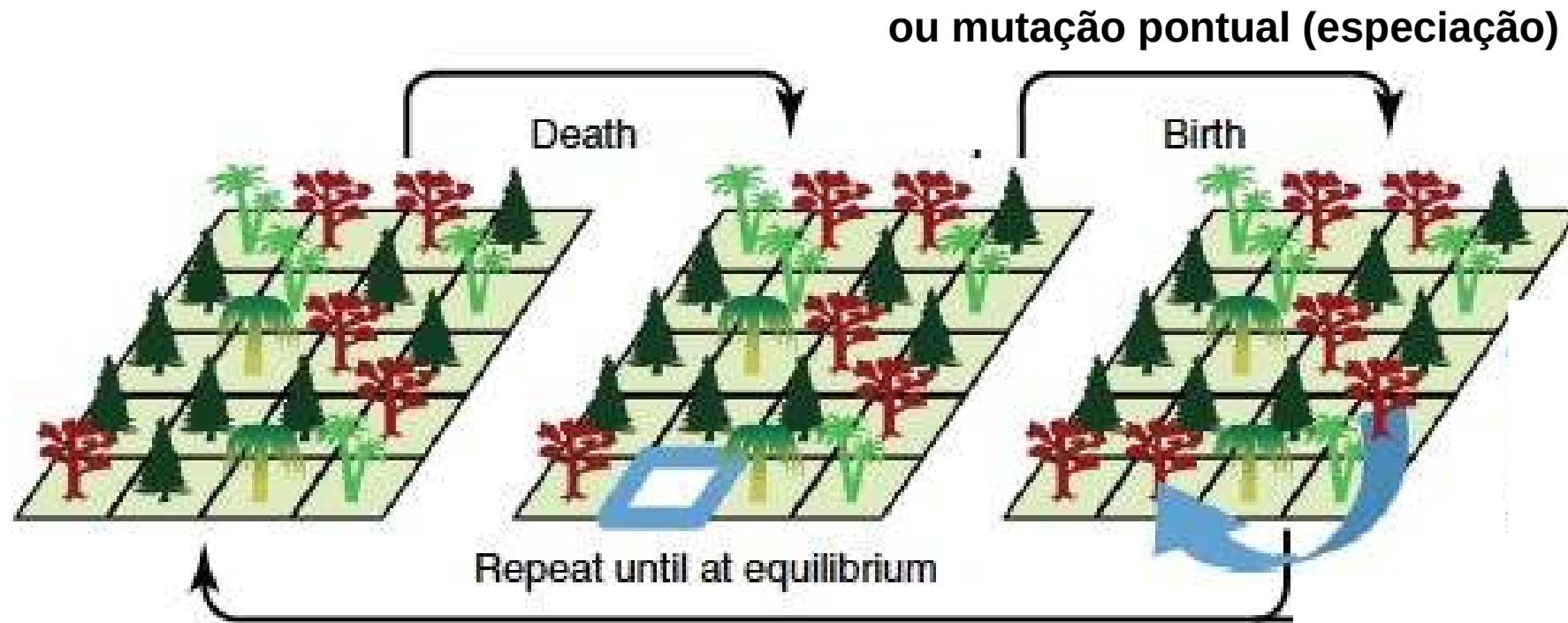
- θ (theta) => número fundamental da biodiversidade
 - Controla não só a riqueza de espécies em equilíbrio, mas também a distribuição da abundância relativa de espécies na metacomunidade
 - Equivalente ao theta da genética de populações que mede Diversidade genética

$$\theta = 2 J_M v$$

- J_M => Tamanho da metacomunidade
- v => taxa de especiação *per capita*

Deriva ecológica: Modelo da comunidade local

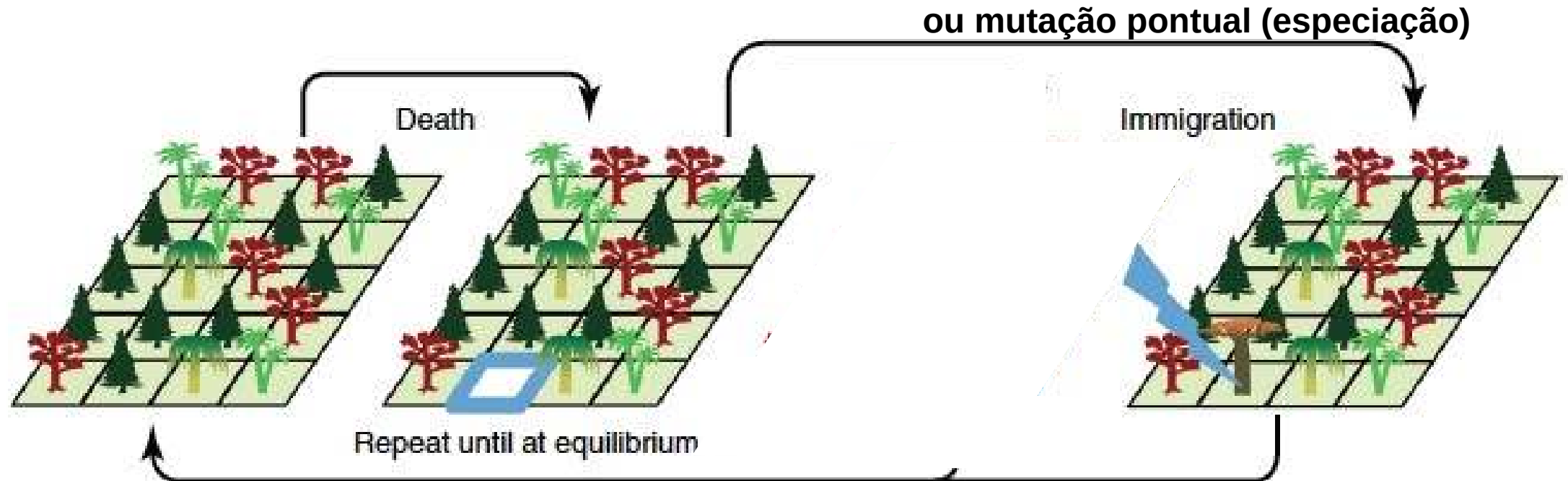
Análogo a um Processo de Moran (1958)
descrevendo dominância de dois alelos
numa população de tamanho fixo



Dinâmica de ciclos de distúrbio

Deriva ecológica: Modelo de metacomunidade

Análogo à Teoria de Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967) + especiação



TRENDS in Ecology & Evolution

Table 1. A comparison between population genetics and neutral macroecology.

Items	Population genetics	Macroecology
Operational units	Population	Metacommunity
subdivision	Subpopulations	Local communities
focal unit	Gene	Species
observed data	Allele frequency	Species abundance
Neutral definition	Alleles are selectively neutral, selection coefficient ≈ 0 , or $< 1/2N_e$	Individuals have equal vital rates

Hu et al. 2006 Oikos

Table 1. A comparison between population genetics and neutral macroecology.

Items	Population genetics	Macroecology
Driving forces	Genetic drift ($1/2N_e$) Mutation Gene flow among subpopulations	Ecological drift ($1/J_M$ or $1/J_L$) Speciation Dispersal among local communities

Hu et al. 2006 Oikos

Table 1. A comparison between population genetics and neutral macroecology.

Items	Population genetics	Macroecology
Parameters	$\theta = 4N_e v$ Average number of migrants ($N_e m$) Effective population size (N_e) Distribution of allele frequency	$\theta = 2J_M v$ or $2J_L v$ Average number of migrants ($J_L m$) Effective community size (J_M or J_L) Distribution of species abundance

Hu et al. 2006 Oikos

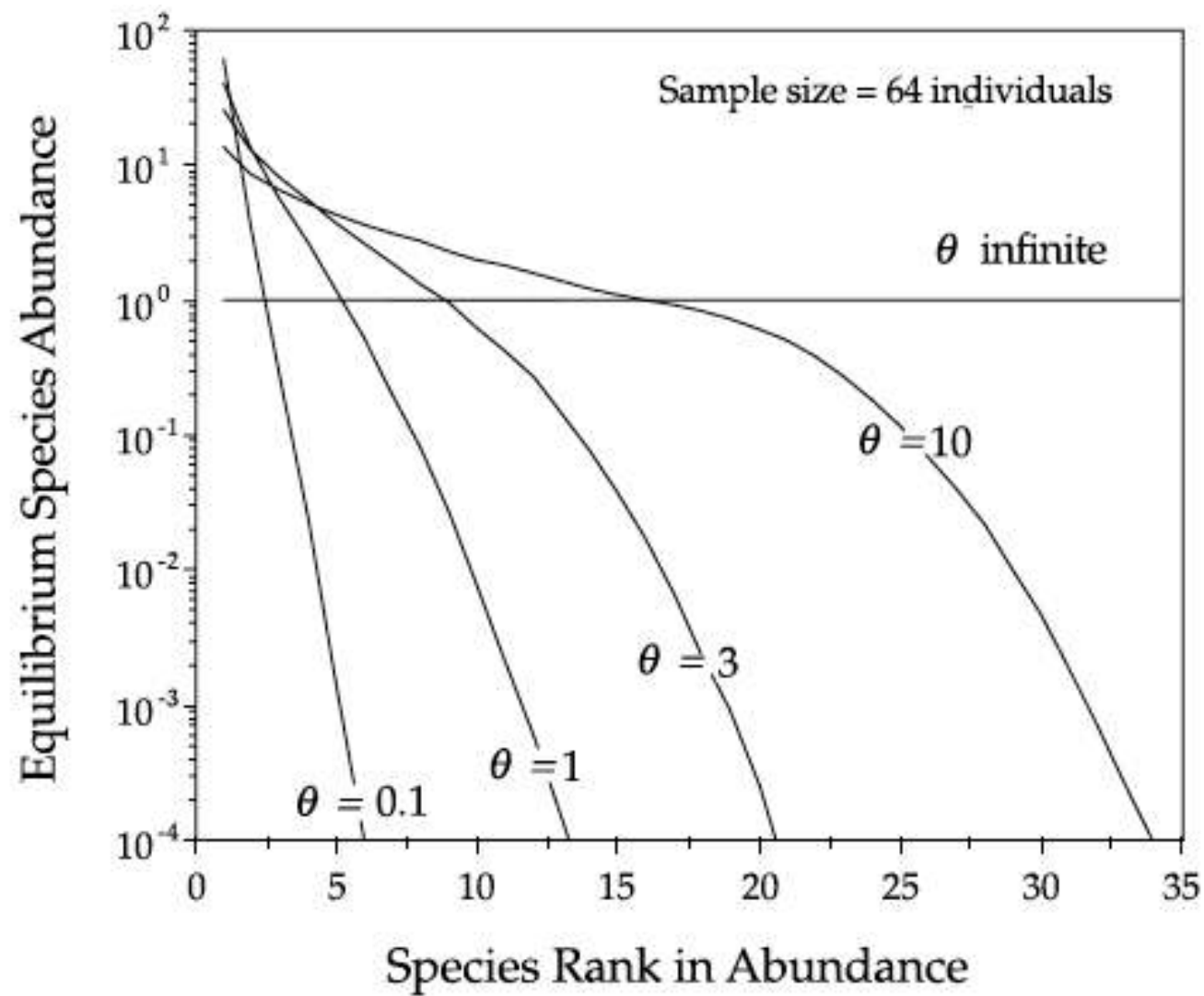


FIG. 5.2. Expected metacommunity dominance-diversity distributions for a sample of 64 individuals, for various values of the parameter, θ . When θ is small, the expected dominance-diversity curve is geometric-like. As θ becomes larger, the expected dominance-diversity curve becomes lognormal-like. As $\theta \rightarrow \infty$, the distribution approaches a hor-

Fórmula de Ewens (1972)

Descreve amostragem de alelos que
sofrem mutações neutras

$$\Pr(a_1, \dots, a_n; \theta) = \frac{n!}{\theta(\theta + 1) \cdots (\theta + n - 1)} \prod_{j=1}^n \frac{\theta^{a_j}}{j^{a_j} a_j!},$$

Hubbell's sampling formula

Para abundância de espécies

$$\begin{aligned} \Pr\{n_1^{t+1}, n_2^{t+1}, \dots, x_1, x_2, \dots, n_1^t, n_2^t, \dots\} \\ = \frac{J_M!}{\prod_i n_i^{t+1}! \prod_k x_k!} \prod_i \left[\frac{n_i^t(1 - \nu)}{J_M} \right]^{n_i^{t+1}} \cdot \prod_k \nu^{x_k}. \end{aligned}$$

LETTER

A dispersal-limited sampling theory for species and alleles

Rampal S. Etienne^{1*} and David Alonso²

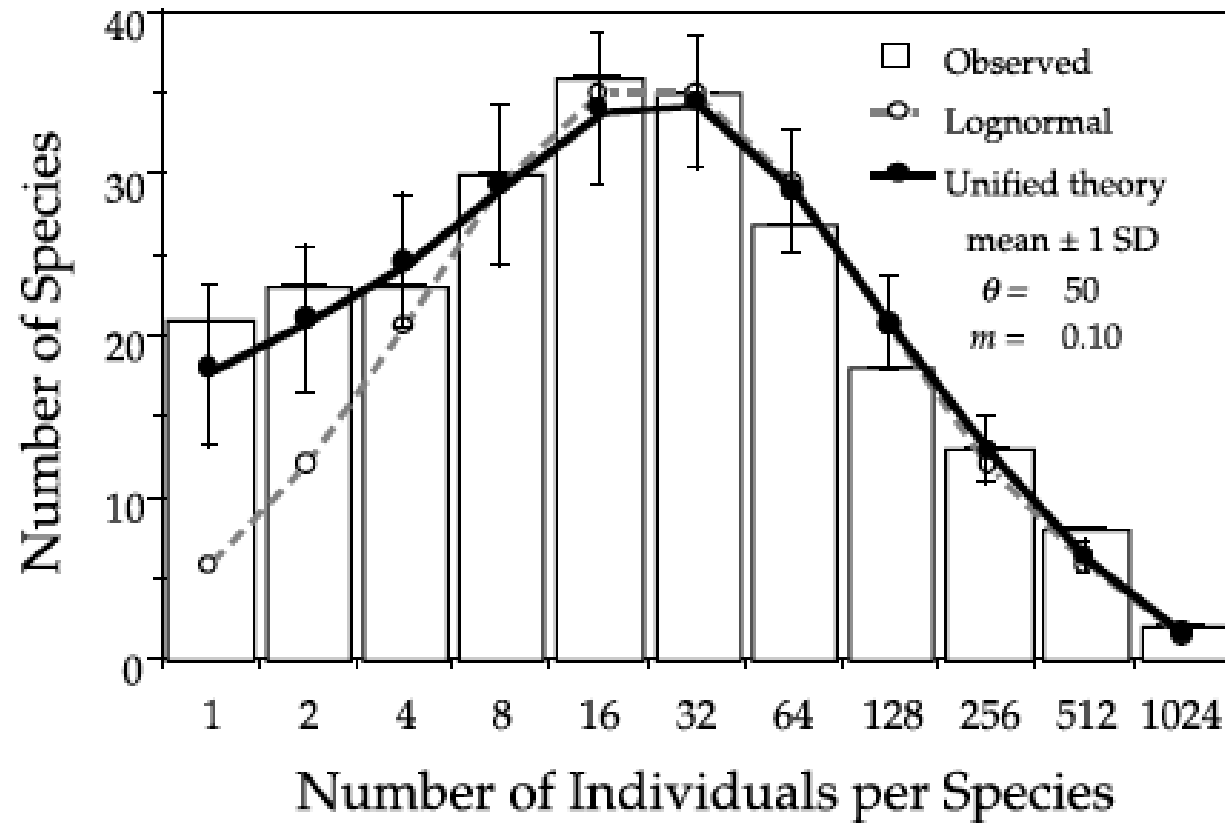
Abstract
The importance of dispersal for biodiversity has long been recognized. However, it was never advertised as vigorously as Stephen Hubbell did in the context of his neutral

Table 1 Overview of the analytical results for the species-abundance distribution of a local sample in neutral community theory

Quantity	Metacomunidade tendendo ao infinito	Metacomunidade Tamanho limitado
<i>m</i> = 1		
$E[S_n \theta, J]$	$\int_0^1 P_{\text{bin}}[n x, J]\Omega(x)dx$	$= \sum_{j=1}^{J_M} P_{\text{hyp}}[n j, J_M, J]E[S_j \theta, J_M]$
$P[\vec{D} \theta, J]$	$\frac{\prod_{i=1}^J \int_0^1 P_{\text{bin}}[n_i x_i, J_i]\Omega(x_i)dx_i}{\prod_{j=1}^J \Phi_j!}$	$= \frac{\prod_{i=1}^J \sum_{j=1}^{J_M} P_{\text{hyp}}[n_i j_i, J_M, J]E[S_j \theta, J_M]}{\prod_{j=1}^J \Phi_j!}$
<i>m</i> < 1		
$E[S_n \theta, m, J_M, J]$	$\int_0^1 P_{\text{bin}}^{\text{DL}}[n m, x, J]\Omega(x)dx$	$= \sum_{j=1}^{J_M} P_{\text{hyp}}^{\text{DL}}[n m, j, J_M, J]E[S_j \theta, J_M]$
$P[\vec{D} \theta, m, J_M, J]$	$\frac{\prod_{i=1}^J \int_0^1 P_{\text{bin}}^{\text{DL}}[n_i m, x_i, J_i]\hat{\Omega}[x \theta, m, \vec{D}_{i+1}]dx_i}{\prod_{j=1}^J \Phi_j!}$	$= \frac{\prod_{i=1}^J \int_0^1 P_{\text{bin}}^{\text{DL}}[n_i m, x_i, J_i]\hat{\Omega}[x \theta, m, \vec{D}_{i+1}]dx_i}{\prod_{j=1}^J \Phi_j!}$

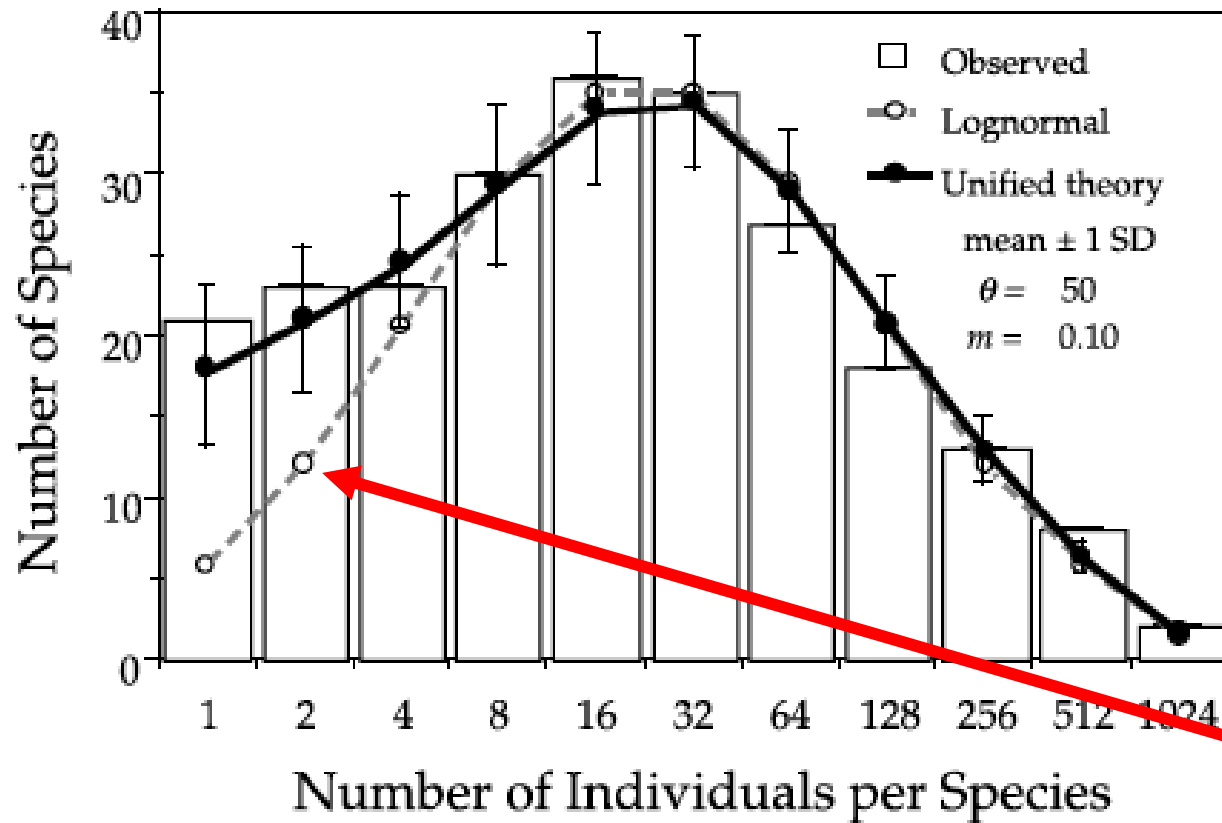
Sem limitação
de dispersão

Com limitação
de dispersão

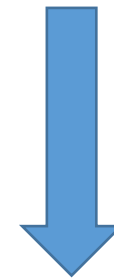


A distribuição multinomial de somatório zero se ajusta melhor a padrões de abundância do que lognormal em algumas comunidades

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 ± 1 standard deviation.



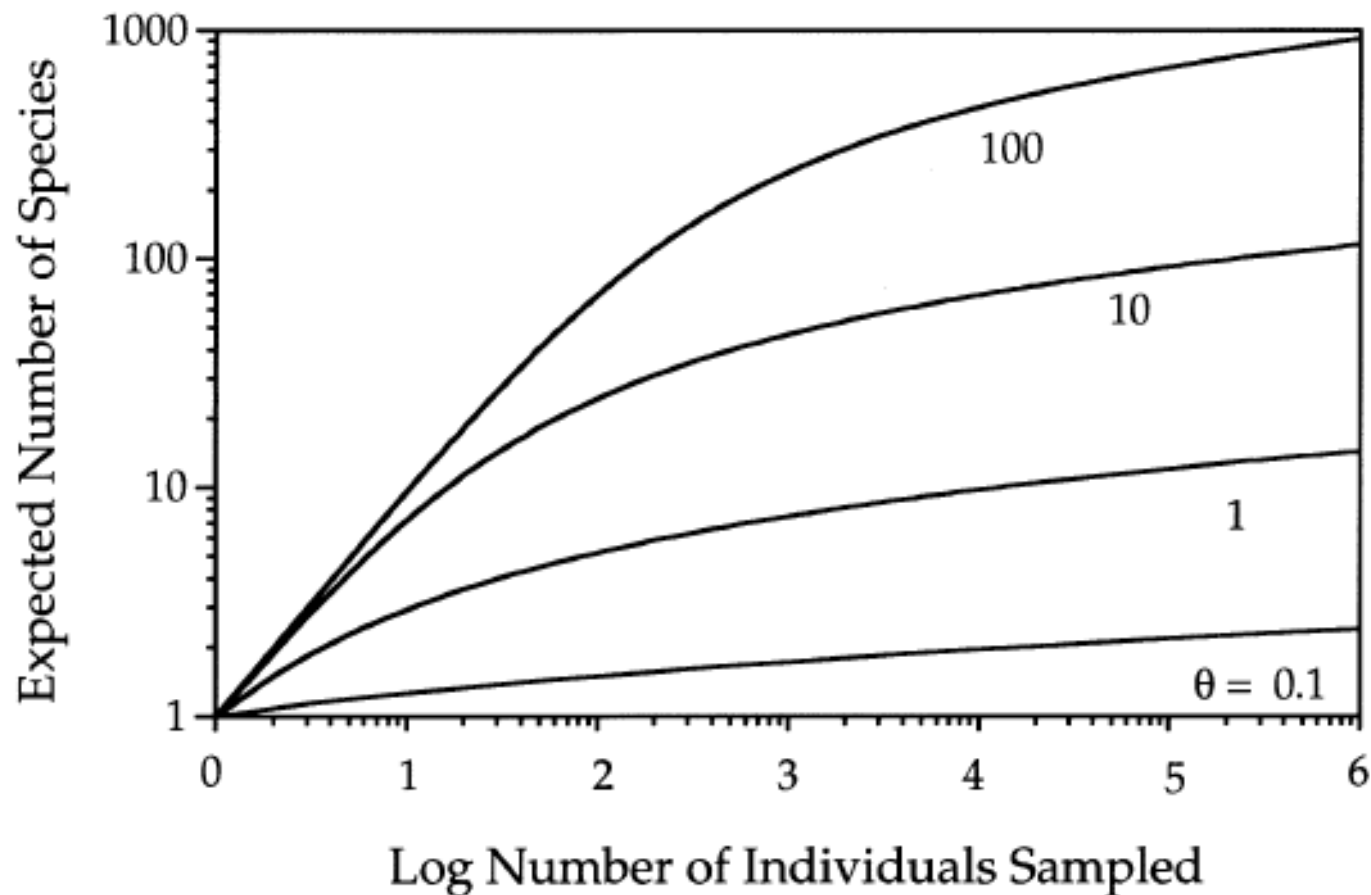
A distribuição multinomial de somatório zero se ajusta melhor a padrões de abundância do que lognormal em algumas comunidades



Prediz mais espécies raras do que outros modelos

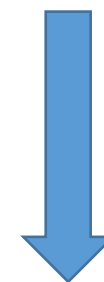
FIG. 5.7. Preston-type plot of relative species abundance for tree species >10 cm dbh in the 50 ha BCI plot, compared with expectations from the lognormal, and from the zero-sum multinomial of the unified neutral theory, for $\theta = 50$ and $m = 0.10$. The error bars are ± 1 standard deviation.

Relação espécie-área



Sampling formula

$$E\{S|\theta, J\} = \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta+1} + \frac{\theta}{\theta+2} + \cdots + \frac{\theta}{\theta+J-1}$$



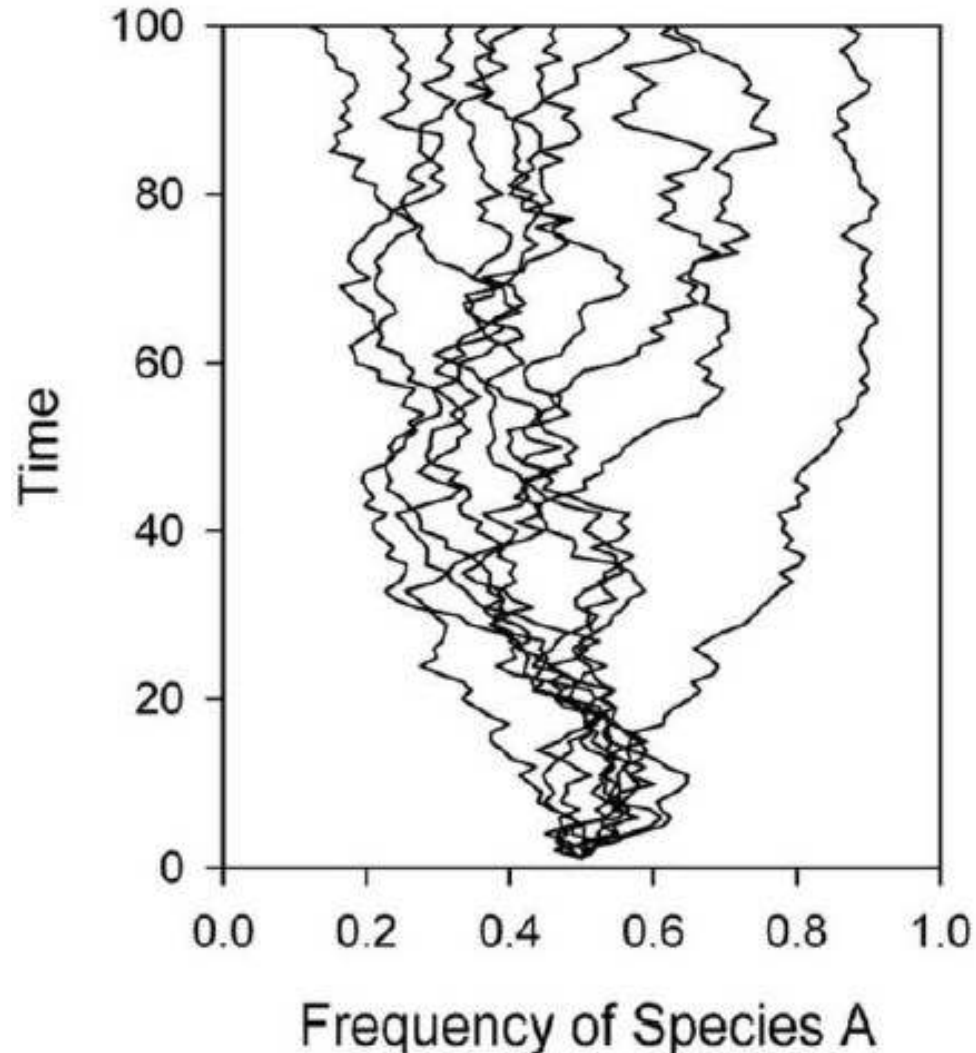
Species-area

$$E\{S|\theta, \rho, A\} = \sum \theta / (\theta + \rho A - 1)$$

FIG. 6.5. Expected species-individual curves for values of the funda-

O tamanho da comunidade determina a importância da deriva...

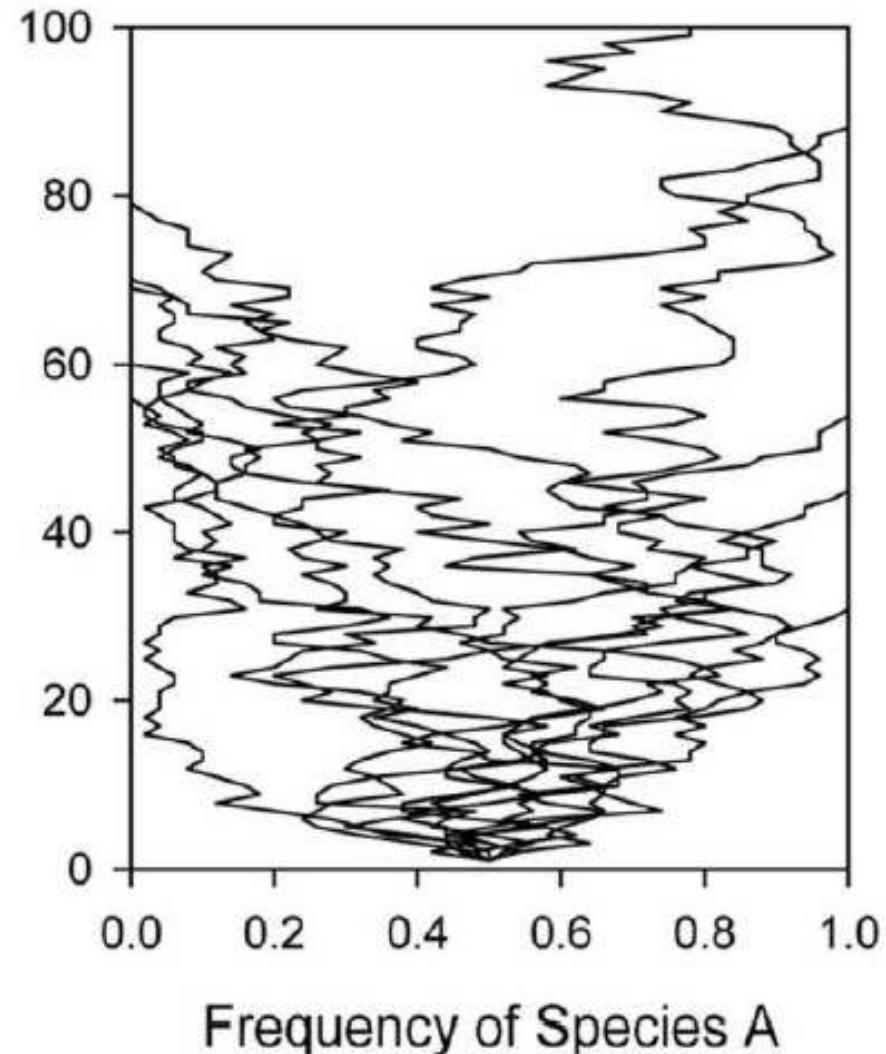
A. Pure drift, $J = 500$



Comunidades maiores < efeito de deriva

O tamanho da comunidade determina a importância da deriva...

B. Pure drift, $J = 50$



Comunidades menores > efeito de deriva

Mesma expectativa de genes em populações
sob deriva genética

Mas será verdade? Um pouco de simulação

<http://evolutiongenetics.georgetown.edu/simulations/driftselection/>

... E também o tempo para que uma espécie domine a comunidade (desconsiderando imigração)

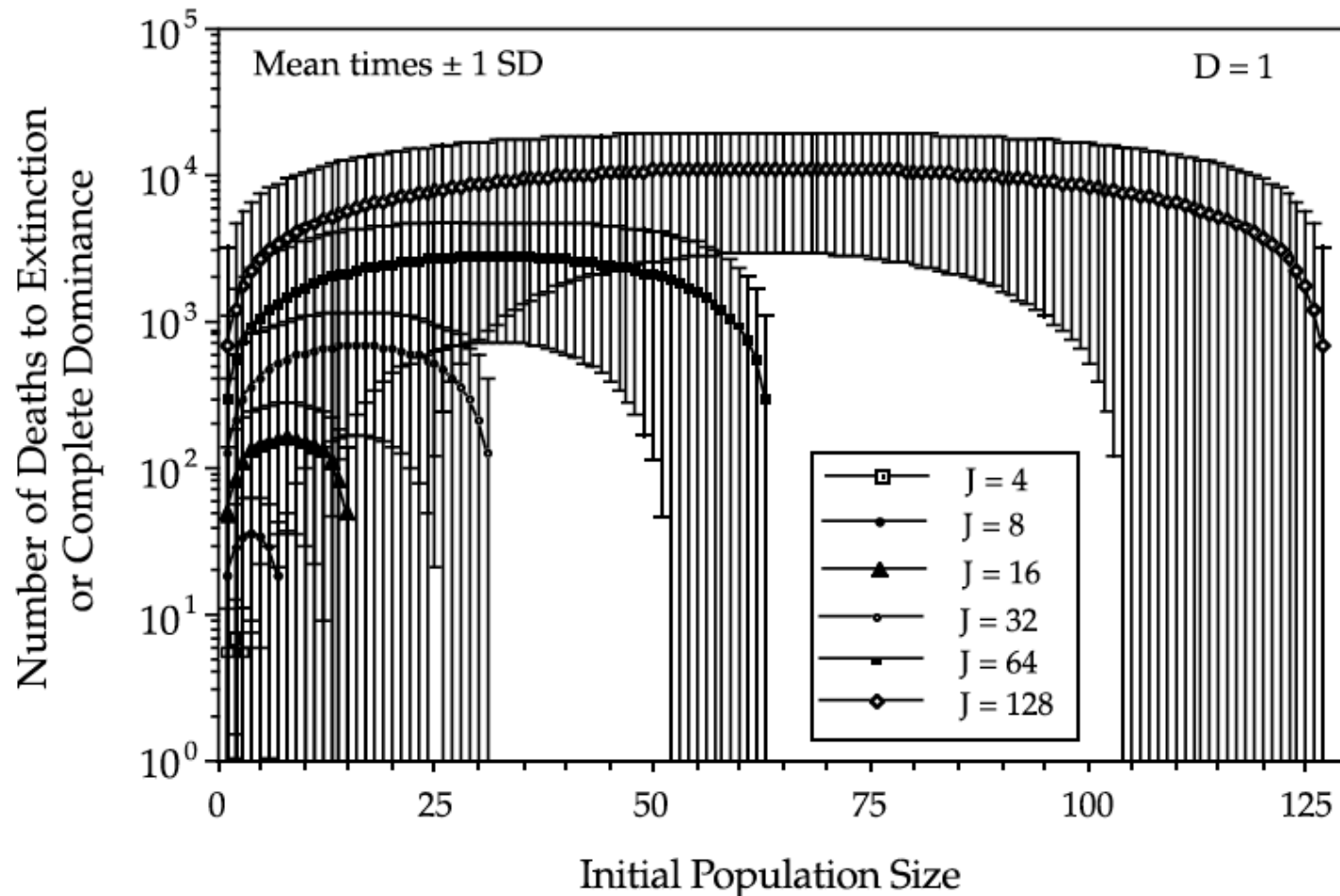


FIG. 4.2. Number of all deaths until fixation (extinction or monodominance) of arbitrary species i as a function of community size J . Note that the figure is a semilogarithmic plot. The longest times to fixation are from an initial species abundance of $J/2$.

Parece familiar?

O mesmo acontece com alelos sob processo de deriva genética evoluindo numa população, em que eventualmente somente um alelo é fixado

Mas como medir o tamanho da metacomunidade na prática?

Ecological Informatics 13 (2013) 114–122



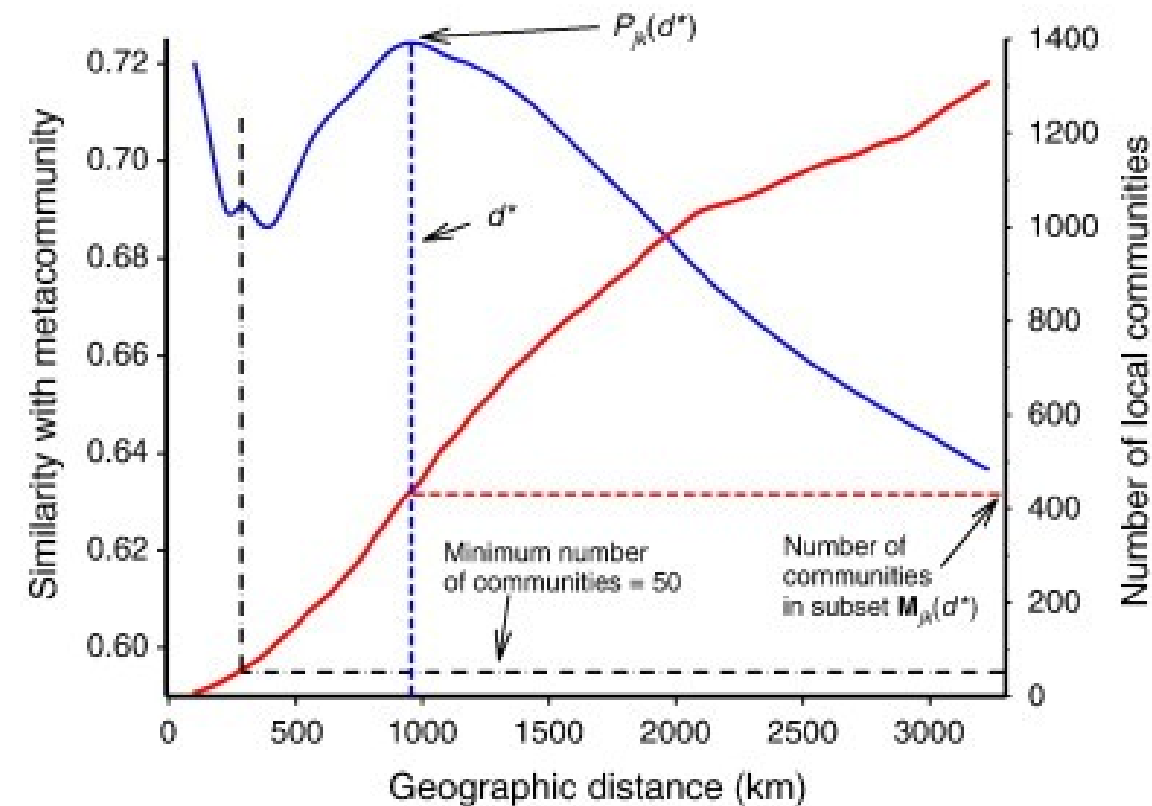
Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](#)

Ecological Informatics

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolinf



- Metacommunity distance function, $P_{jk}(d)$
- Number of communities



Estimating metacommunity extent using data on species abundances, environmental variation, and phylogenetic relationships across geographic space

Brian A. Maurer ^{a,*}, Steven W. Kembel ^b, Andrew J. Rominger ^c, Brian J. McGill ^d

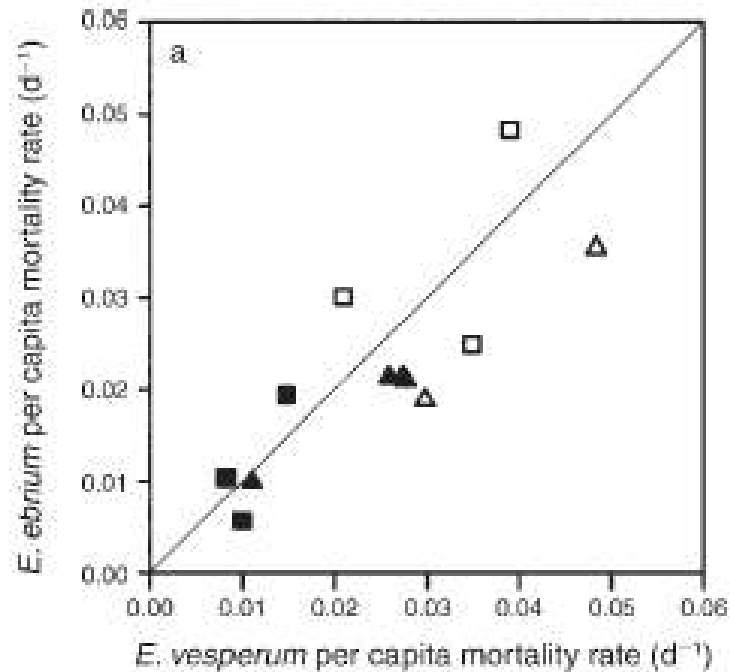
Exemplo empírico

Ecology, 91(3), 2010, pp. 847–857
© 2010 by the Ecological Society of America

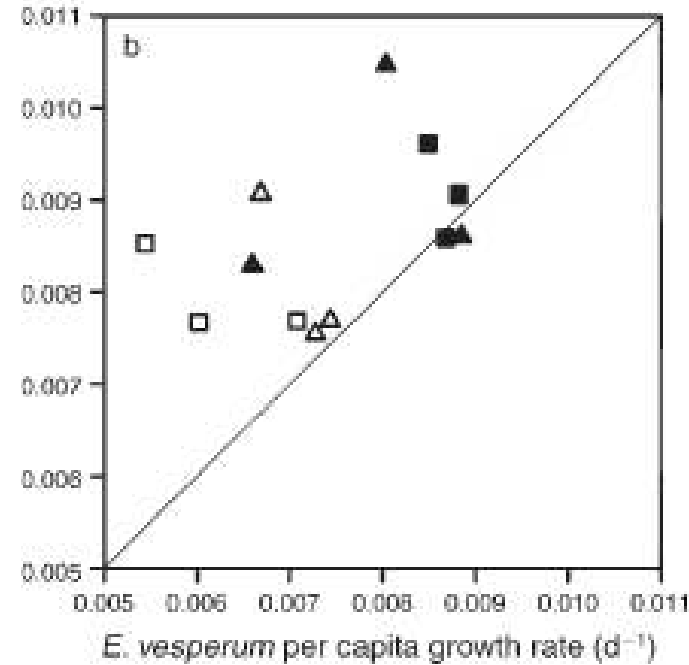
Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage

ADAM M. SIEPIELSKI, KENG-LOU HUNG, EBEN E. B. BEIN, AND MARK A. McPECK¹

Mortalidade

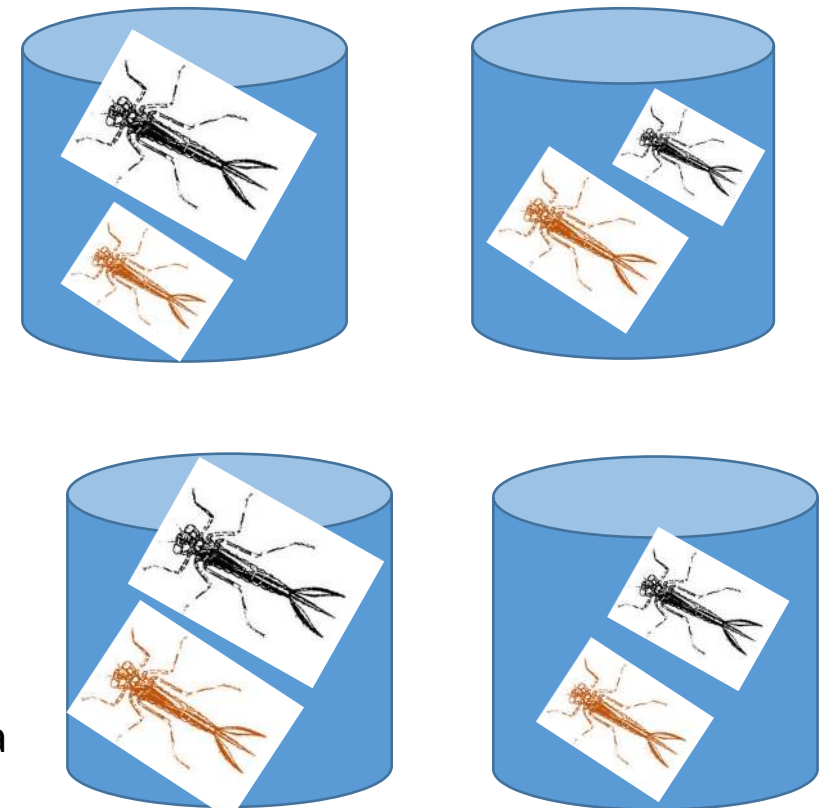


Crescimento



Efeito nas taxas per capita de crescimento e mortalidade (abundância total), mas não da manipulação da abundância relativa

Símbolos abertos = abund total alta
Símbolos fechados = abund total baixa
Quadrados = alta abund *E. vesperum*
Triângulos = alta abund *E. ebrium*



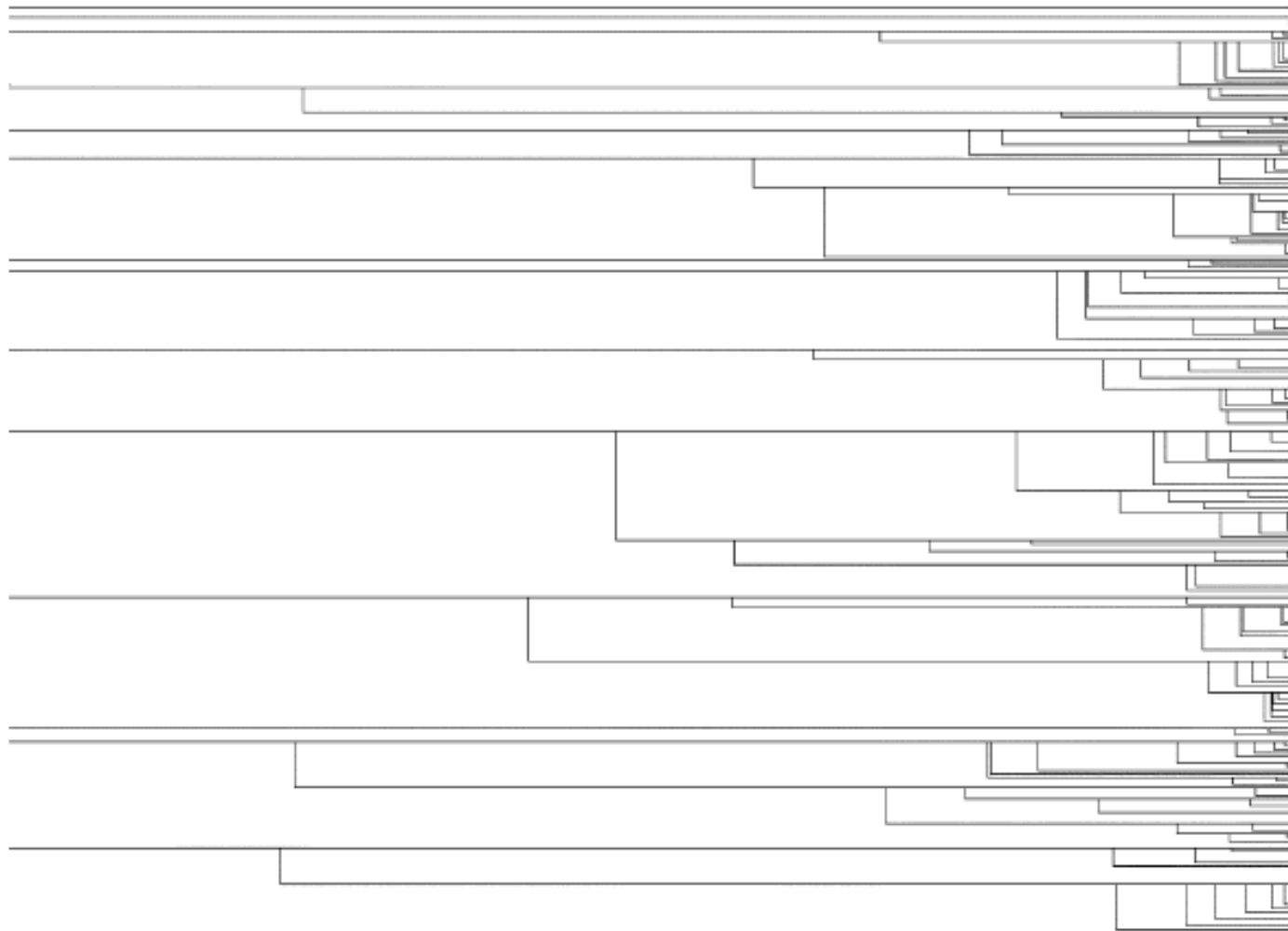


FIG. 8.9. A typical case 2 cladogram produced by the unified theory

Simulação de uma filogenia por coalescência sob *point mutation* da UNTB com theta = 100

Padrão: especiação mais próxima do presente

Tempo estimado para extinção de uma espécie numa metacomunidade:

$$\Omega(N_i) = \sum_{k=1}^{N_i-1} k \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + N_i \left[\sum_{k=N_i}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + \frac{1}{\nu} \right]$$

Período médio de duração de uma espécie

$$\Omega(1) \cong \sum_{k=1}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}}.$$

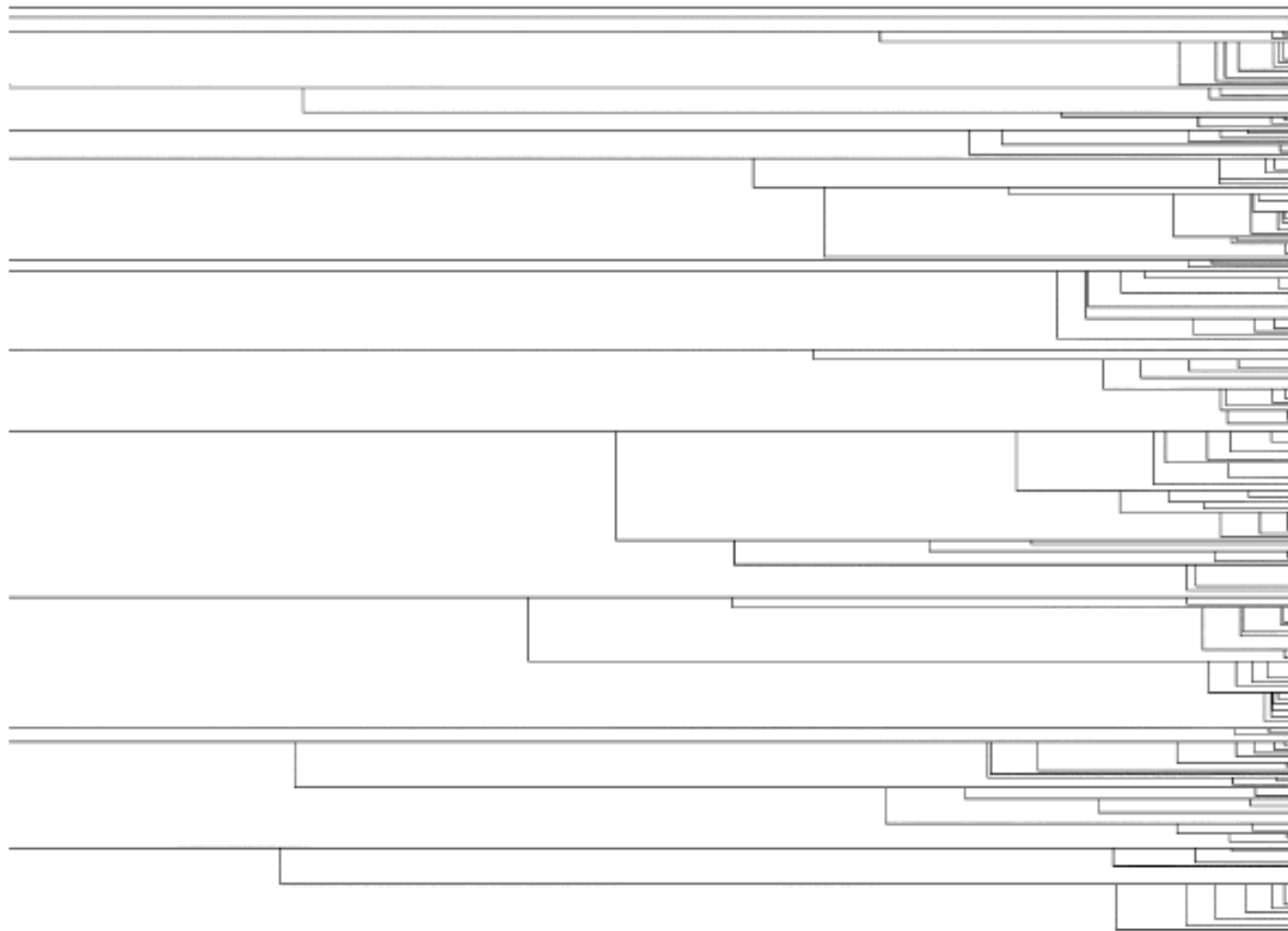


FIG. 8.9. A typical case 2 cladogram produced by the unified theory

Simulação de uma filogenia por coalescência sob *point mutation* da UNTB com $\theta = 100$

Padrão: especiação mais próxima do presente

Tempo estimado para extinção de uma espécie numa metacomunidade:

$$\Omega(N_i) = \sum_{k=1}^{N_i-1} k \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + N_i \left[\sum_{k=N_i}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}} + \frac{1}{\nu} \right]$$

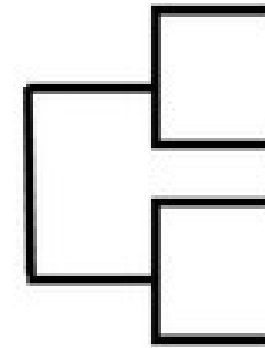
Período médio de duração de uma espécie

$$\Omega(1) \cong \sum_{k=1}^{J_M-1} \frac{\binom{J_M}{k}}{\binom{J_M-2}{k-1}}.$$

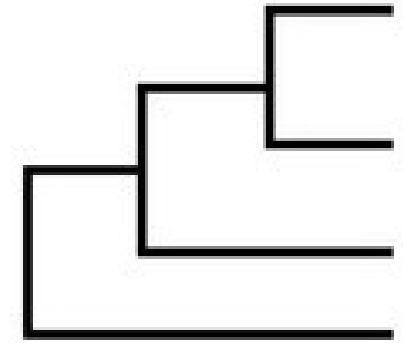
NEUTRAL BIODIVERSITY THEORY CAN EXPLAIN THE IMBALANCE OF PHYLOGENETIC TREES BUT NOT THE TEMPO OF THEIR DIVERSIFICATION

T. Jonathan Davies,^{1,2,3} Andrew P. Allen,⁴ Luís Borda-de-Água,^{5,6} Jim Regetz,¹ and Carlos J. Melián^{1,7}

Colless' tree balance - I_c



Smaller values
More balanced



Larger values
More unbalanced

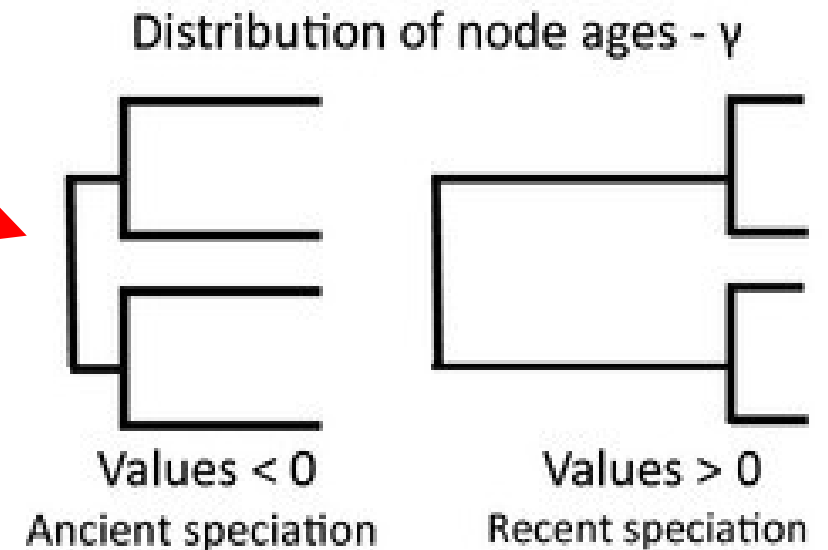
UNBT consegue capturar a simetria de filogenias reais,
mas não o padrão de diversificação (*tempo*).

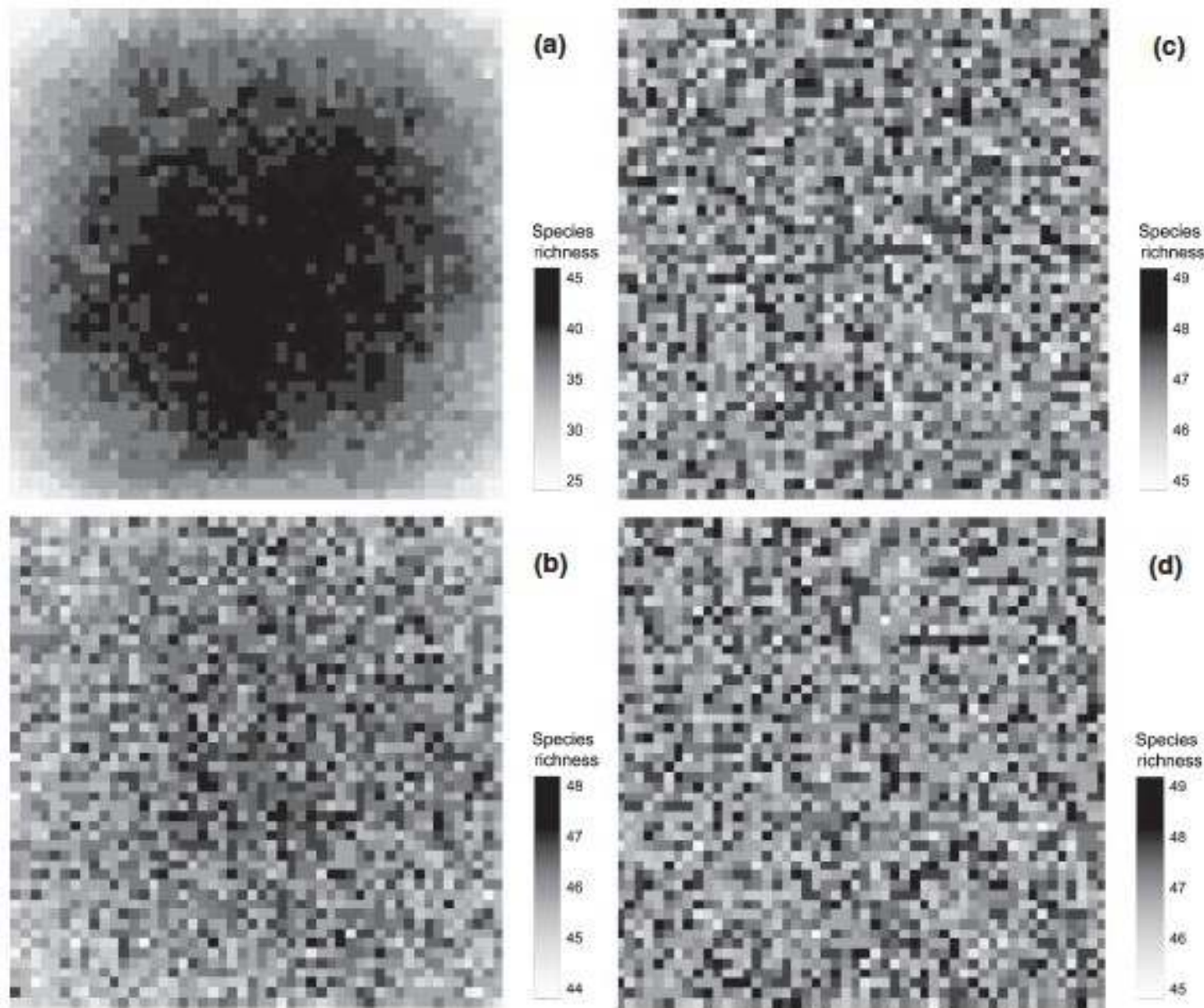
NEUTRAL BIODIVERSITY THEORY CAN EXPLAIN THE IMBALANCE OF PHYLOGENETIC TREES BUT NOT THE TEMPO OF THEIR DIVERSIFICATION

T. Jonathan Davies,^{1,2,3} Andrew P. Allen,⁴ Luís Borda-de-Água,^{5,6} Jim Regetz,¹ and Carlos J. Melián^{1,7}

UNBT consegue capturar a simetria de filogenias reais,
mas não o padrão de diversificação (*tempo*).

Geralmente, metacomunidades com baixa equitabilidade
produzem filogenias mais assimétricas





Teoria neutra prediz um padrão espacial para riqueza de espécies que se assemelha ao Efeito do domínio médio (MDE)

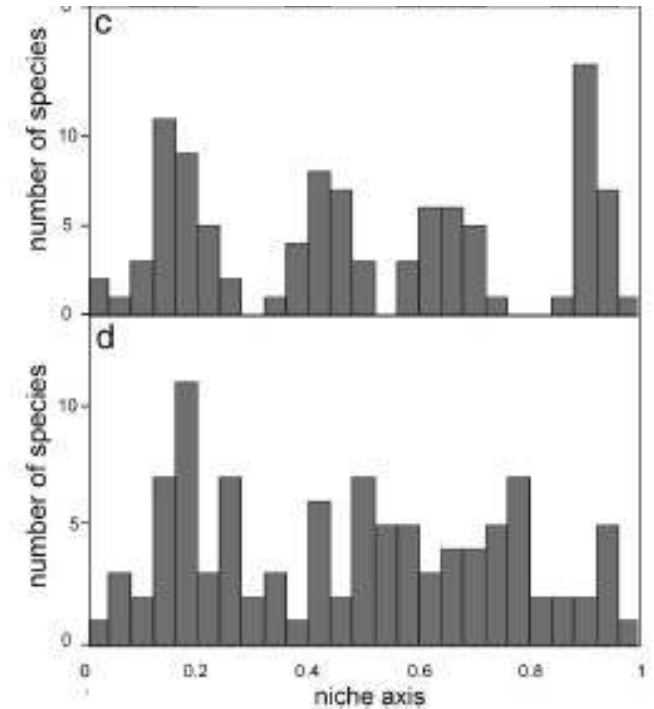
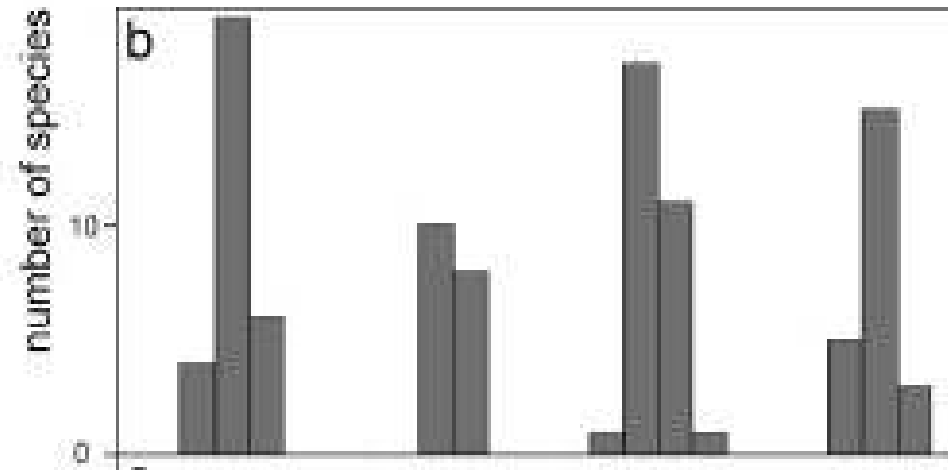
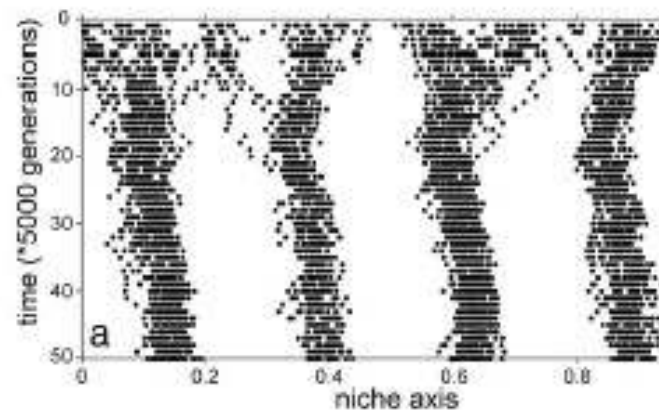
Figure 2 Spatial patterns of species richness predicted by the neutral model at the last time step, averaged among 10 replicates, when species

Principais Deficiências (Clark 2012 TREE)

- Foco em processos equalizadores, que no longo prazo não são capazes de estabilizar uma comunidade, já que se a abundâncias das espécies seguem um *random walk*, no longo prazo comunidades seriam dominadas por somente uma espécie.
- Espécies raras se extinguem no longo prazo => possível problema conservação
 - Mas essa probabilidade decresce com o tamanho da metacomunidade.
- Inconsistências na idade das espécies numa comunidade sob deriva
 - Espécies mais comuns de árvores tropicais seriam mais velhas do que angiospermas (Nee 2005)
 - A extinção de espécies abundantes (insetos e árvores tropicais) levaria mais tempo do que a idade da Terra (Lande et al. 2003)
 - Incorporar outros modos de especiação resolveria (Rosindell et al. 2010; 2011)
- Pressuposto de equivalência funcional (Purves 2010, Chase 2005, Ricklefs 2006)

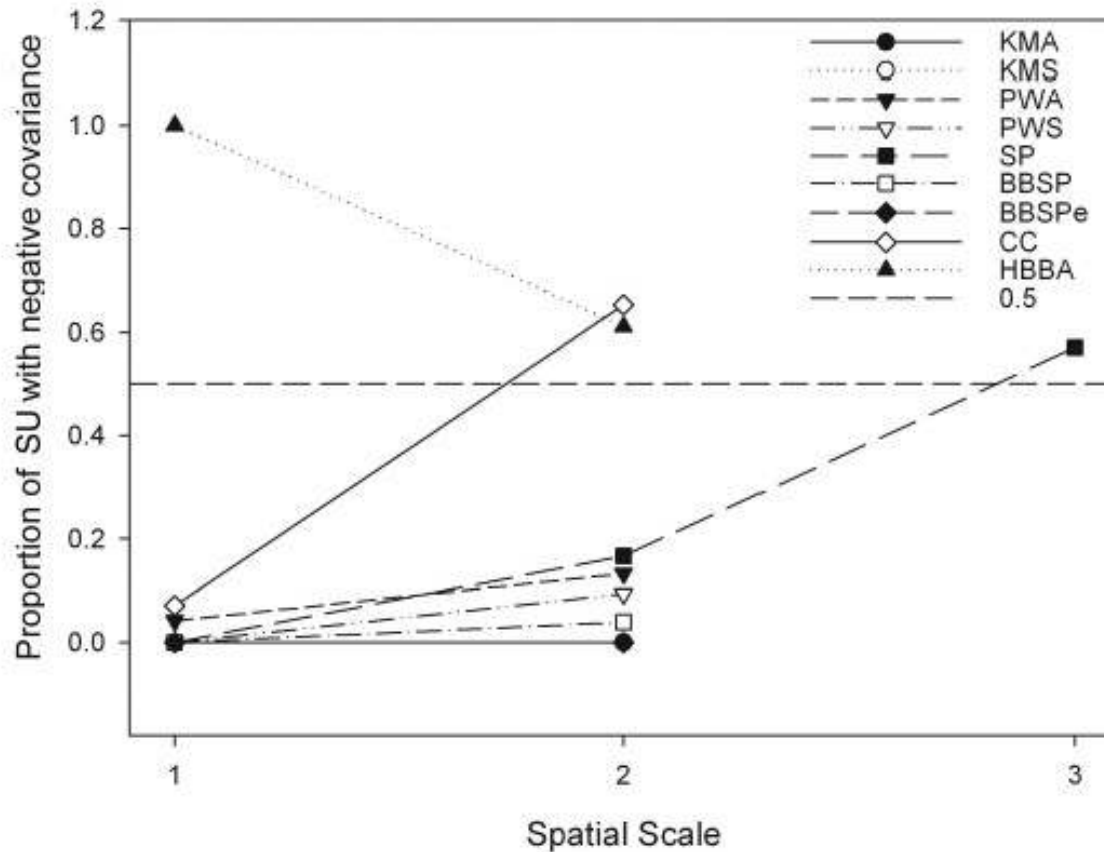
Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species

Marten Scheffer* and Egbert H. van Nes



Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities

J. E. Houlahan^{a,b}, D. J. Currie^c, K. Cottenie^d, G. S. Cumming^e, S. K. M. Ernest^f, C. S. Findlay^c, S. D. Fuhlendorf^g, U. Gaedke^h, P. Legendreⁱ, J. J. Magnuson^j, B. H. McArdle^k, E. H. Muldavin^l, D. Noble^m, R. Russellⁿ, R. D. Stevens^o, T. J. Willis^p, I. P. Woiwod^q, and S. M. Wondzell^r



Fim de jogo pra o
Zero-Sum game?

IDEA

Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity

Abstract

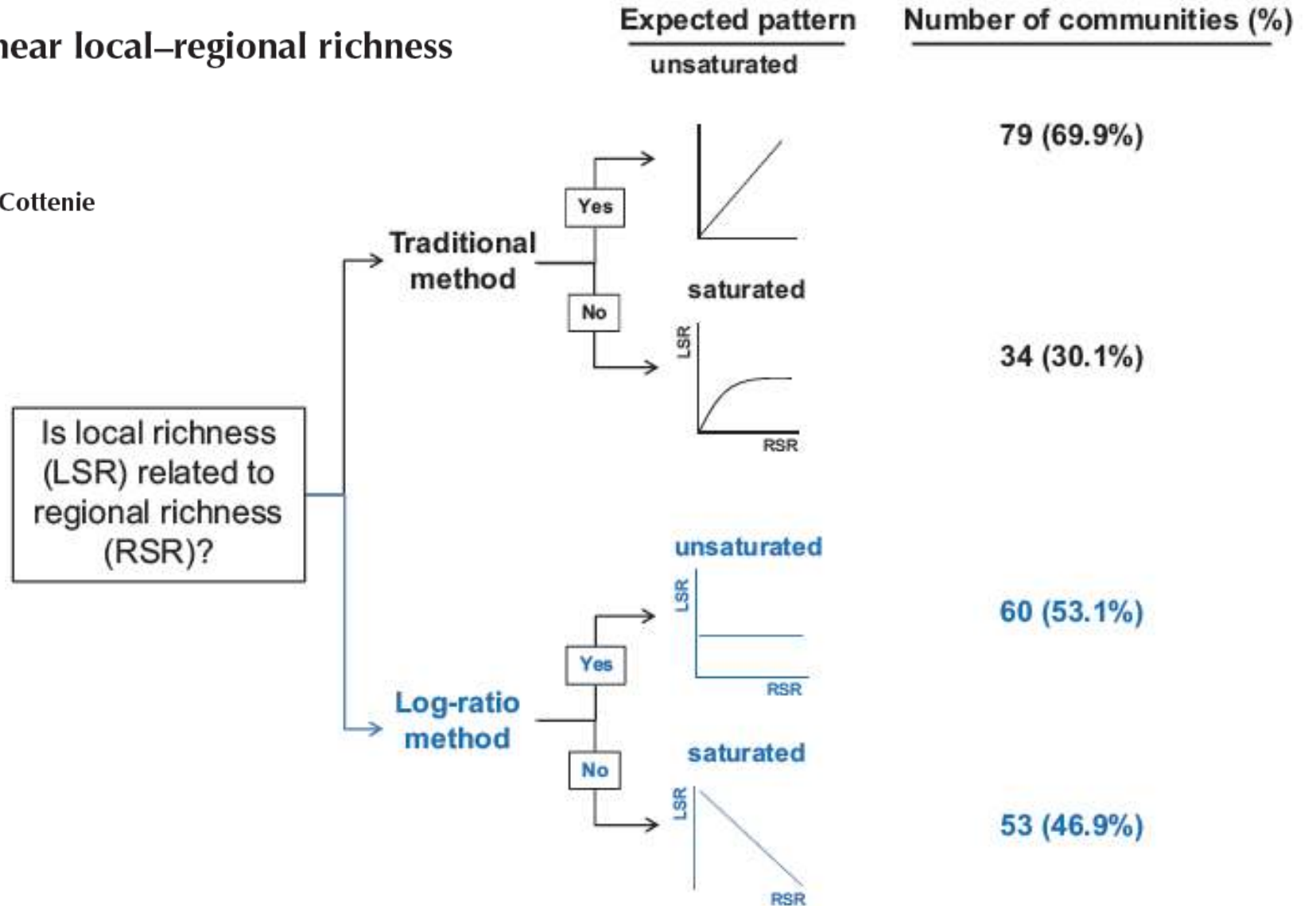
Michel Loreau

A popular way to suggest a regional influence on local species diversity has been to

Changing the scale of the local community amounts to changing the scale at which the heterogeneity of the interactions between organisms and their environment manifests itself, and hence the balance between α and β diversity. Community saturation may occur because of physical limitations, but there are no theoretical grounds for the belief that species interactions set an absolute upper limit to diversity at any scale. A distinction between different meanings of the concept of “saturation”

A critical analysis of the ubiquity of linear local–regional richness relationships

Thiago Gonçalves-Souza, Gustavo Q. Romero and Karl Cottenie



Resumo da 2ª parte – Teoria Neutra

- Teoria unificada que tenta descrever vários padrões ecológicos com alguns poucos parâmetros
- Pressupõe equivalência funcional e saturação de comunidades
- Papel da escala em determinar importância da deriva
- O aspecto temporal da deriva não corresponde à padrões naturais, mesmo se modificando o tipo de especiação
- Só incorpora uma classe de processos (equalizadores), e portanto não é capaz de explicar sozinha a coexistência de espécies

Conteúdo da aula

- Conceitos de Nicho e Unidade, recursos e condições

Linking Classical and
Contemporary Approaches



Jonathan M. Chase and
Mathew A. Leibold

- Aspectos da Teoria moderna de Coexistência

- Teoria do Nicho Ecológico: Conceitos e principais críticas

- Estrutura das Teorias Neutras: principais limitações e avanços

- Breve resumo de Iniciativas para integrar teoria do Nicho e Neutra

The Unified Neutral Theory of
BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY

STEPHEN P. HUBBELL



MONOGRAPHS IN POPULATION BIOLOGY • 32

Um fim para o debate?

Reconciliando teoria do nicho e neutralidade em ecologia

- Diferentes abordagens integradoras
 - Novos arcabouços sintéticos para Ecologia de Comunidades
 - Modelos matemáticos com parâmetros (*tunning*) que quando alterados geram comunidades baseadas no nicho ou neutras
 - Exploração de padrões sob nova perspectiva

Arcabouço sintético



CONCEPTUAL SYNTHESIS IN COMMUNITY ECOLOGY

MARK VELLEND

Processes

Selection
(e.g., competition,
predation)

Drift
(effect of chance events
on species abundance)

Dispersal
(movement of individuals)

Speciation
(evolutionary processes
driving biodiversity)

**THE
BLACK BOX
OF
COMMUNITY
ECOLOGY**

Patterns

**Species–area
relationships**

**Relative abundance
distributions**

**Composition–environment
relationships**

**Latitudinal diversity
gradient**

**Decay of similarity
with increasing distance**

**Diversity–productivity
relationships**

**Diversity–disturbance
relationships**

Nicho e neutro são extremos de um gradiente de processos de coexistência

Ecology Letters, (2006) 9: 399–409

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x

LETTER

Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis

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

Abstract

In this study, we ask if instead of being fundamentally opposed, niche and neutral theories could simply be located at the extremes of a continuum. First, we present a model of recruitment probabilities that combines both niche and neutral processes.

Ecology Letters, (2007) 10: 95–104

doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x

IDEA AND PERSPECTIVE

A niche for neutrality

Abstract

Ecologists now recognize that controversy over the relative importance of niches and neutrality cannot be resolved by analyzing species abundance patterns. Here, we use classical coexistence theory to reframe the debate in terms of stabilizing mechanisms (niches) and fitness equivalence (neutrality). The neutral model is a special case where

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

¹Department of Wildland

Ecology, 87(6), 2006, pp. 1399–1410
© 2006 by the Ecological Society of America

COEXISTENCE OF THE NICHE AND NEUTRAL PERSPECTIVES IN COMMUNITY ECOLOGY

MATHEW A. LEIBOLD^{1,3} AND MARK A. McPECK²

Santo Graal da Ecologia: uma nova teoria sintética da biodiversidade

VOL. 184, NO. 4 THE AMERICAN NATURALIST OCTOBER 2014

Niche versus Neutrality: A Dynamical Analysis

Michael Kalyuzhny,^{1,*†} Efrat Seri,^{2,*} Rachel Chocron,¹ Curtis H. Flather,³ Ronen Kadmon,¹ and Nadav M. Shnerb²

É necessária uma nova teoria de dinâmica de comunidades
que integre estocasticidade ambiental e forças
estabilizadoras fracas

A niche remedy for the dynamical problems of neutral theory

Andrew E. Noble · William F. Fagan

We demonstrate how niche theory and Hubbell's original formulation of neutral theory can be integrated by modeling the combined effects of selection, drift, speciation, and dispersal on community dynamics. The impact of niche stabilizing and destabilizing forces on population extinction times and abundance distributions. Niche stabilizing forces can resolve predictions of species lifetimes that are too short and species ages that are too long.

A stochastic biodiversity model with overlapping niche structure

**Sharon Bewick • Ryan A. Chisholm • Erol Akçay •
William Godsoe**



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Theoretical Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/yjtbi

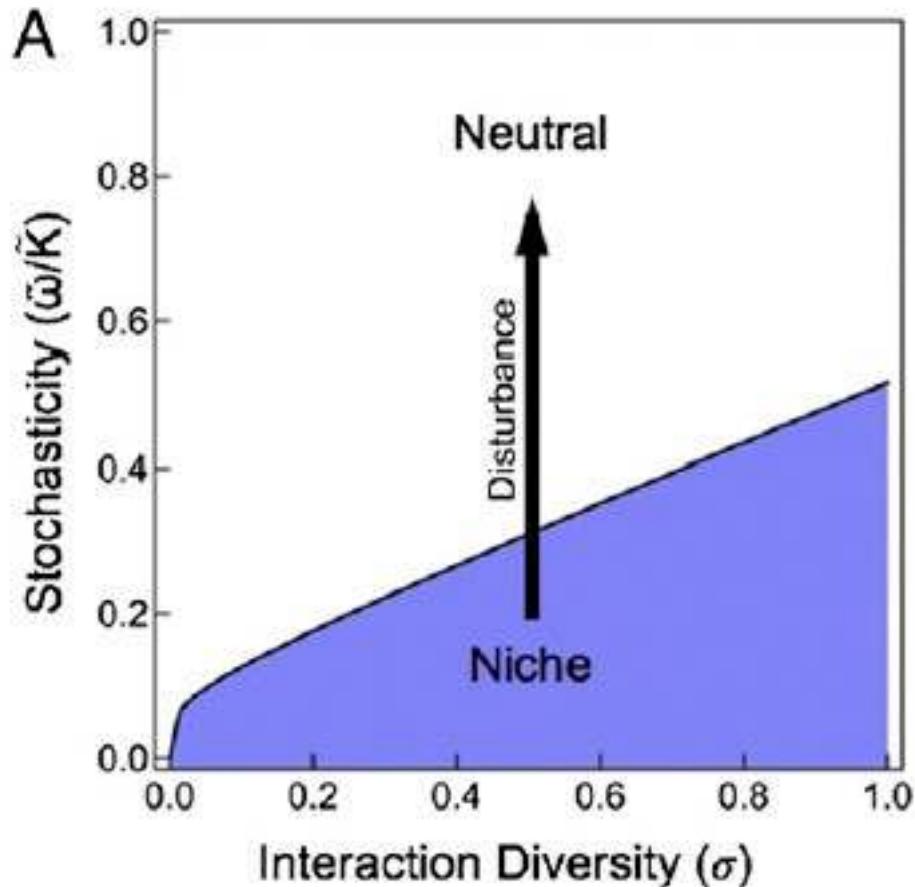


A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology

Bart Haegeman^{a,*}, Michel Loreau^b

The transition between the niche and neutral regimes in ecology

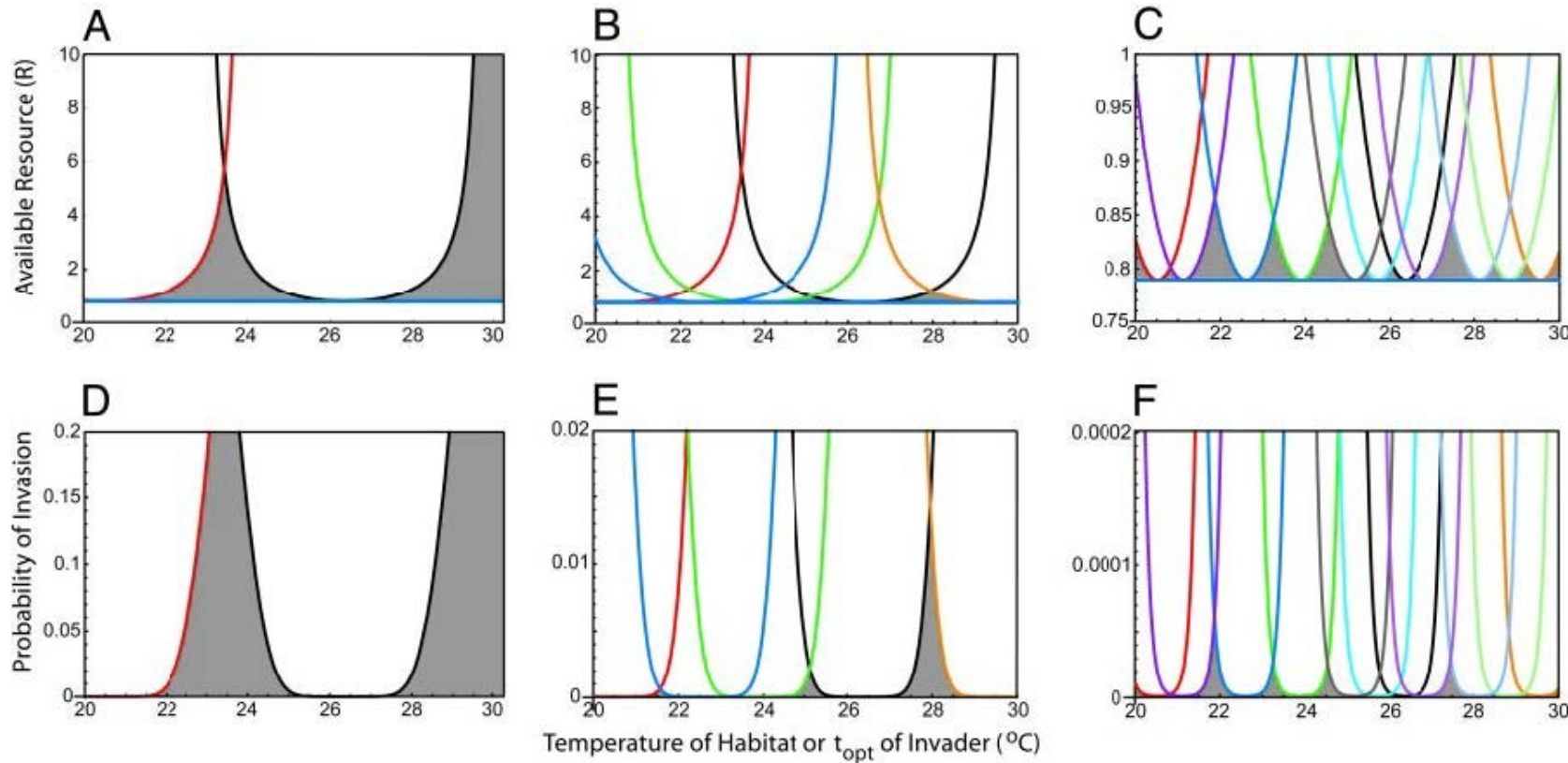
Charles K. Fisher and Pankaj Mehta¹



Modelos sintéticos

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

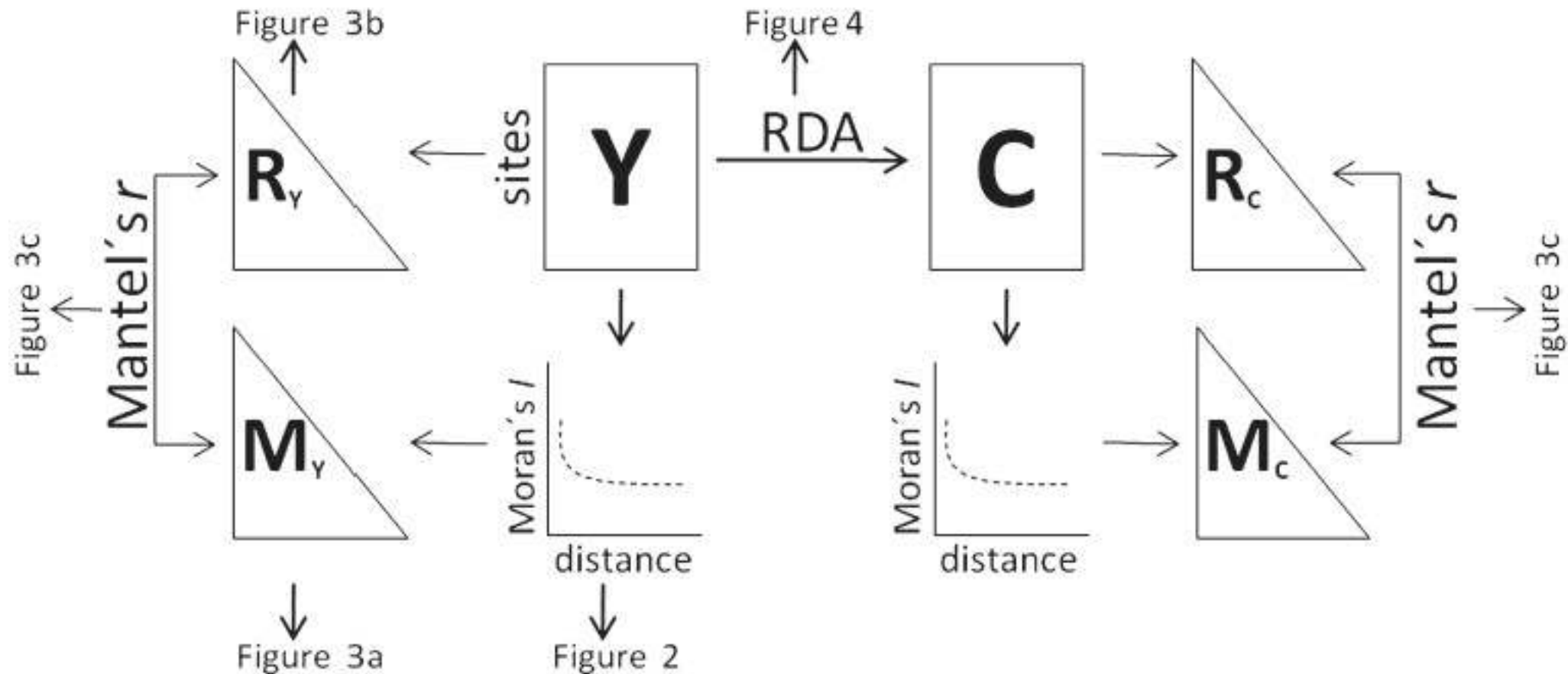
David Tilman†



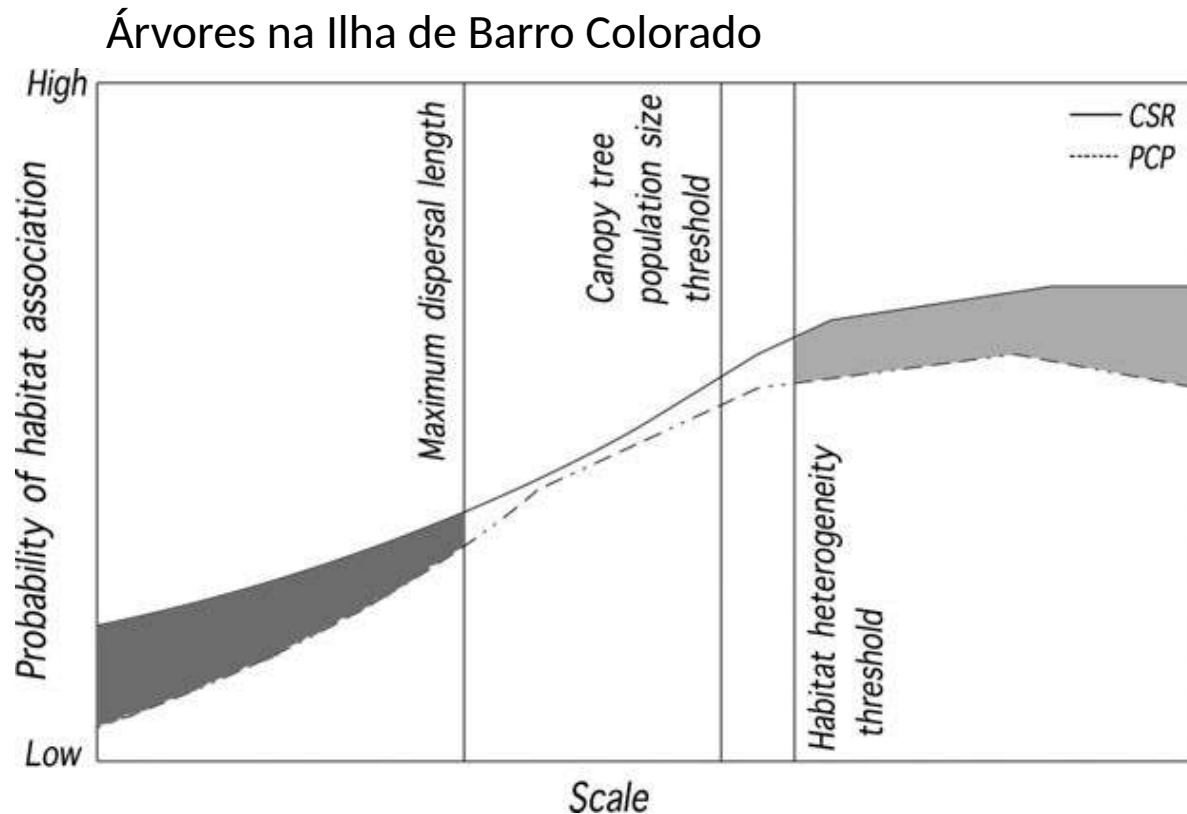
Teoria estocástica do nicho
combinando trade-offs de
competição (regra de R^*) e
estocasticidade demográfica
(e.g., mortalidade aleatória)

Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities

José Alexandre F. Diniz-Filho, Tadeu Siqueira, André Andrian Padial, Thiago Fernando Rangel, Victor Lemes Landeiro and Luis Mauricio Bini

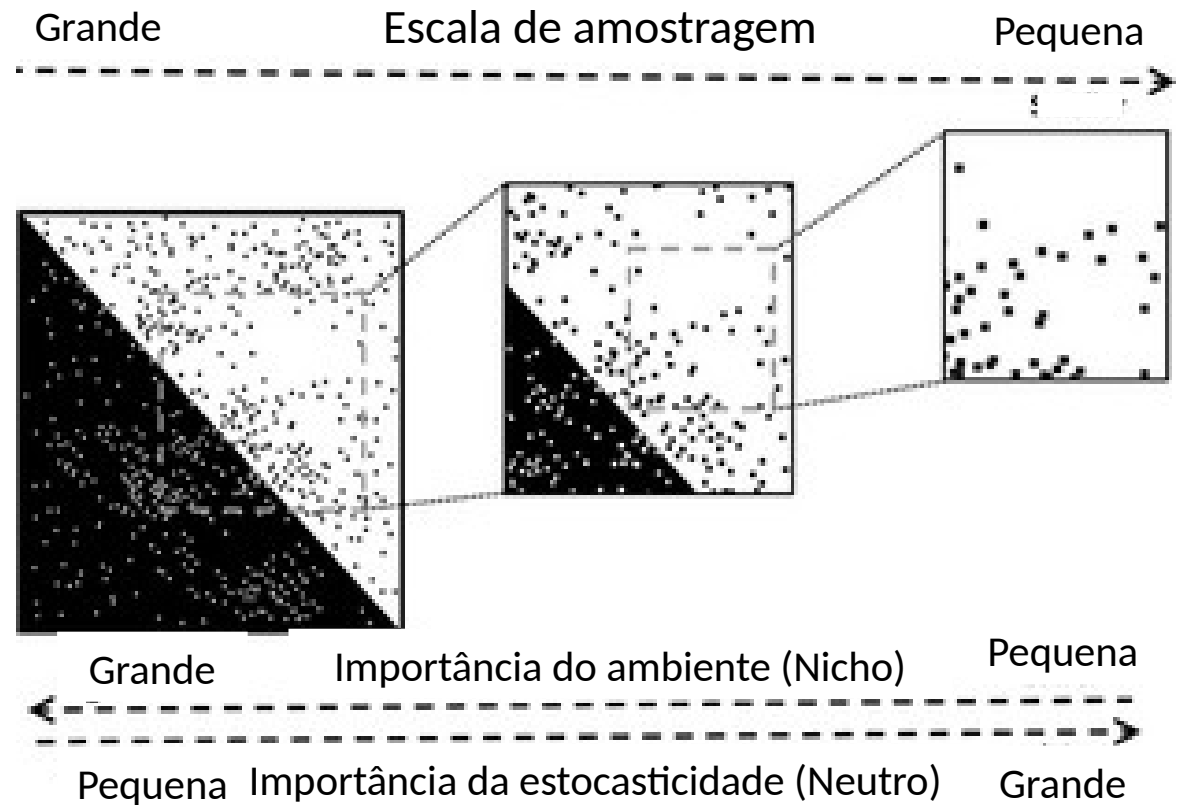


Escala espacial pode resolver o debate Nicho vs. Neutro



Garzon-Lopez et al. 2014 JVS

Papel da escala (mais local mais neutro, mais regional mais nicho – filtros ambientais e seleção de spp) – fazer correspondência com fragmentação e estocasticidade que pode causar extinção



Spatial scale resolves the niche versus neutral

Journal of Vegetation Science

Volume 25, Issue 2, pages 319-322, 24 FEB 2014 DOI: 10.1111/jvs.12159

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jvs.12159/full#jvs12159-fig-0001>

Estamos fazendo as perguntas erradas!!

- Qual é o melhor ajuste para os dados: teoria neutra ou nicho?

Estamos fazendo as perguntas erradas!!

- Qual é o melhor ajuste para os dados: teoria neutra ou nicho?
- Qual a importância relativa de processos neutros e baseados no nicho?

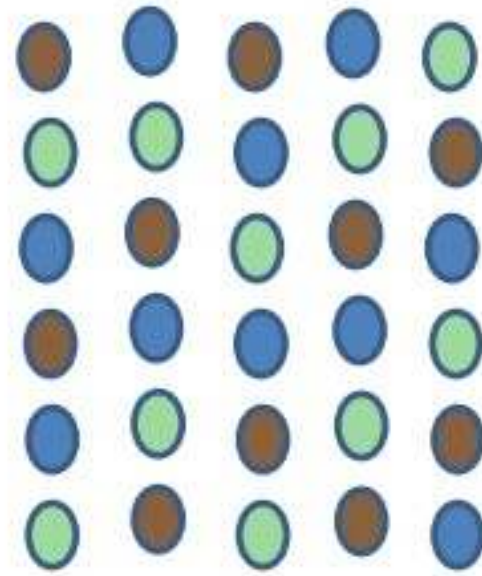
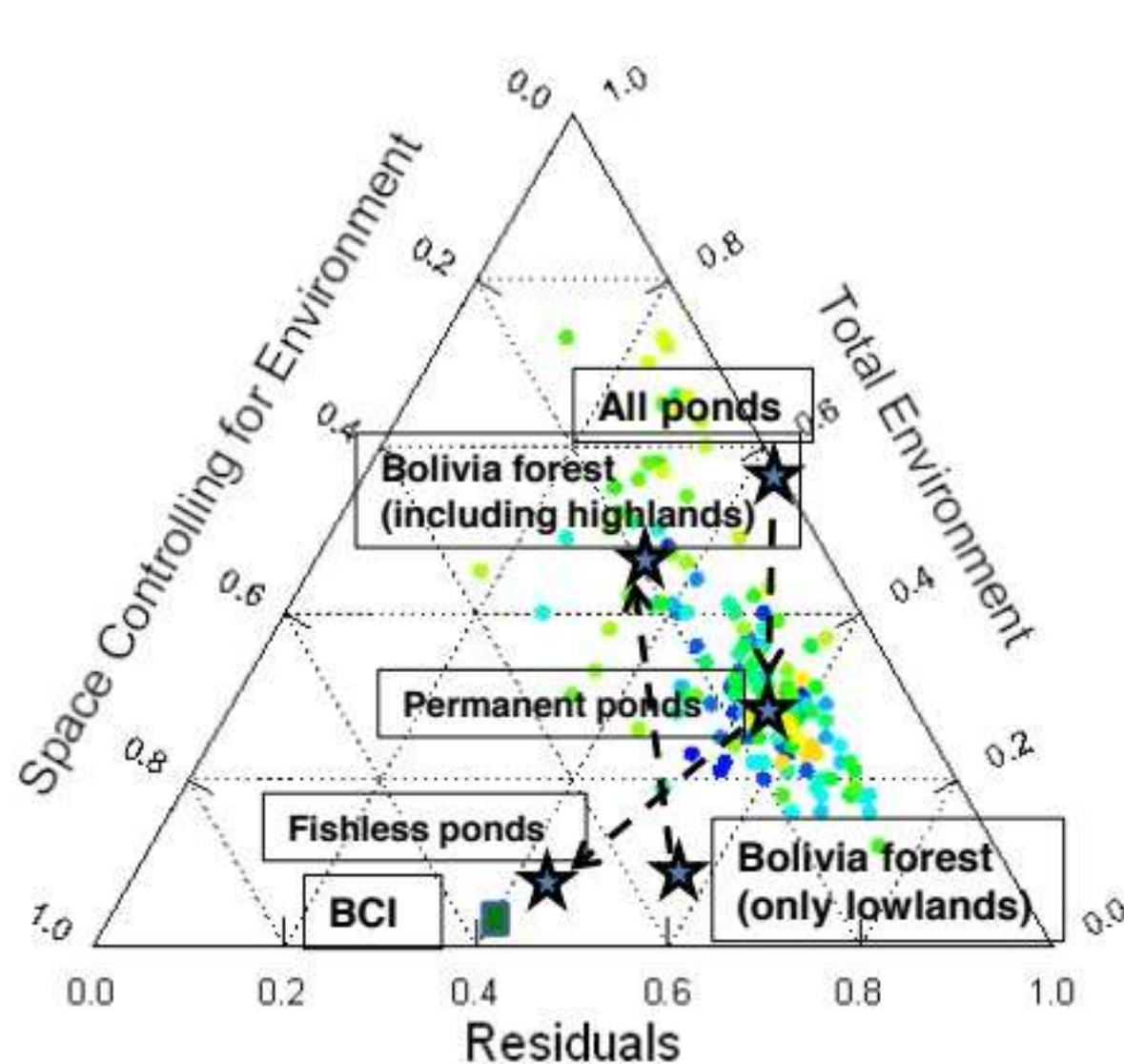
Estamos fazendo as perguntas erradas!!

- Qual é o melhor ajuste para os dados: teoria neutra ou nicho?
- Qual a importância relativa de processos neutros e baseados no nicho?

Estamos fazendo as perguntas erradas!!

- Qual é o melhor ajuste para os dados: teoria neutra ou nicho?
- Qual a importância relativa de processos neutros e baseados no nicho?
- **Como processos neutros e baseados no nicho interagem com a escala espacial?**

Sampling extent (degree of heterogeneity) drives patterns of infe



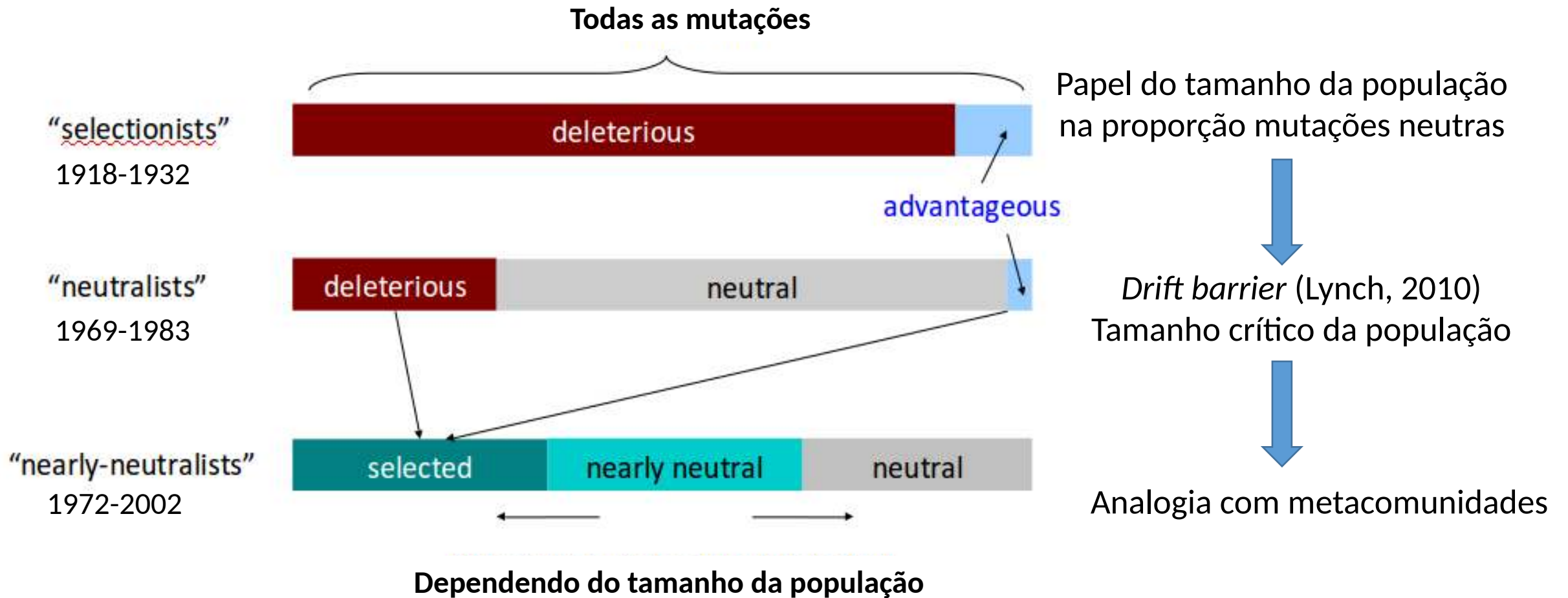
Futuro - Integração das abordagens

- O que temos a aprender com a história do pensamento evolutivo (Neutralistas vs. Seleccionistas) sobre a integração Nicho vs. Neutro

“...both the neutralist emphasis on neutral mutations and the selectionist emphasis on beneficial mutations capture equally important aspects of biological reality.”

O que a Ecologia pode aprender com a história do pensamento evolutivo?

Detabe Neutralistas vs. Seleccionistas dos anos 1970 e 1980



A NEARLY NEUTRAL MODEL OF BIODIVERSITY

SHU-RONG ZHOU^{1,2} AND DA-YONG ZHANG^{1,3}

Journal of
Plant Ecology

VOLUME 5, NUMBER 1,
PAGES 72–81

MARCH 2012

doi: 10.1093/jpe/rtr040

Coexistence of nearly neutral species

Fangliang He^{1,2,}, Da-Yong Zhang³ and Kui Lin³*

ECOLOGY LETTERS

Ecology Letters, (2015)

doi: 10.1111/ele.12430

LETTER

Unifying ecology and macroevolution with individual-based theory

Abstract

James Rosindell,^{1*} Luke J. Harmon,² and Rampal S. Etienne,³

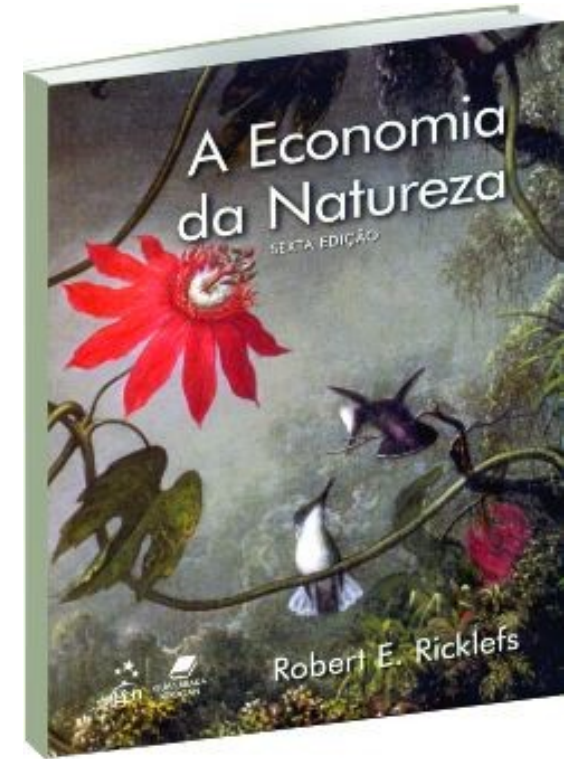
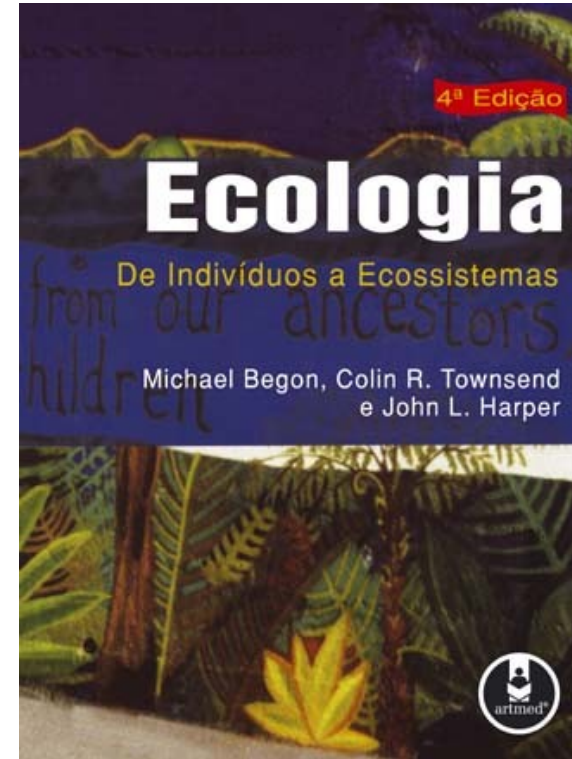
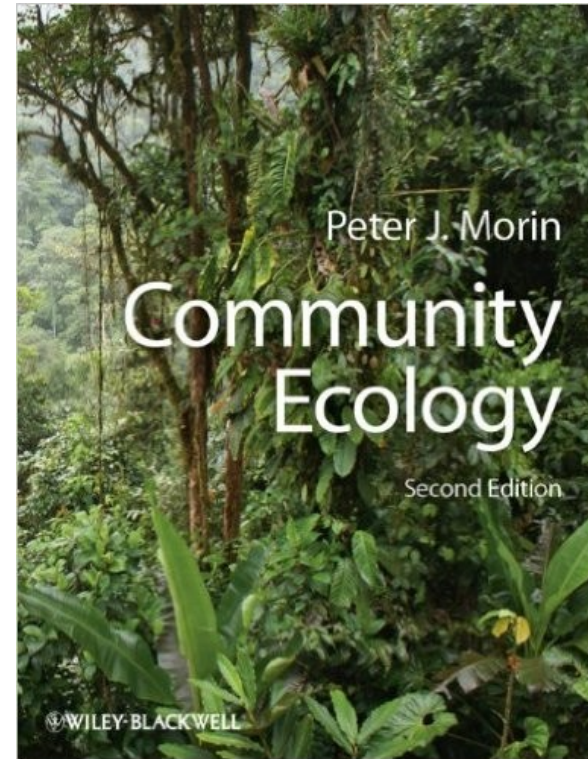
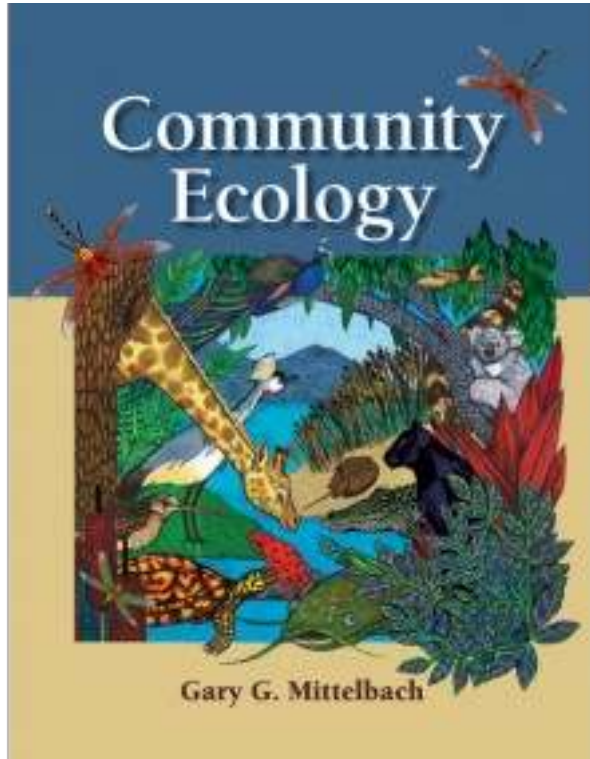
A contemporary goal in both ecology and evolutionary biology is to develop theory that transcends the boundary between the two disciplines, to understand phenomena that cannot be

Fim

- Pergunta 1: Qual o principal pressuposto da teoria neutra em relação à taxas demográficas?
- Pergunta 2: Quais as principais maneiras que o nicho pode ser medido?
- Pergunta 3: Como o tamanho da comunidade pode determinar a predominância da deriva ecológica? Explique o processo subjacente fazendo um paralelo com genética de populações?
- Pergunta 4: Proponha um experimento simples para testar a influência de processos baseados no nicho e neutros em uma comunidade.

Grupo de discussão na biblioteca

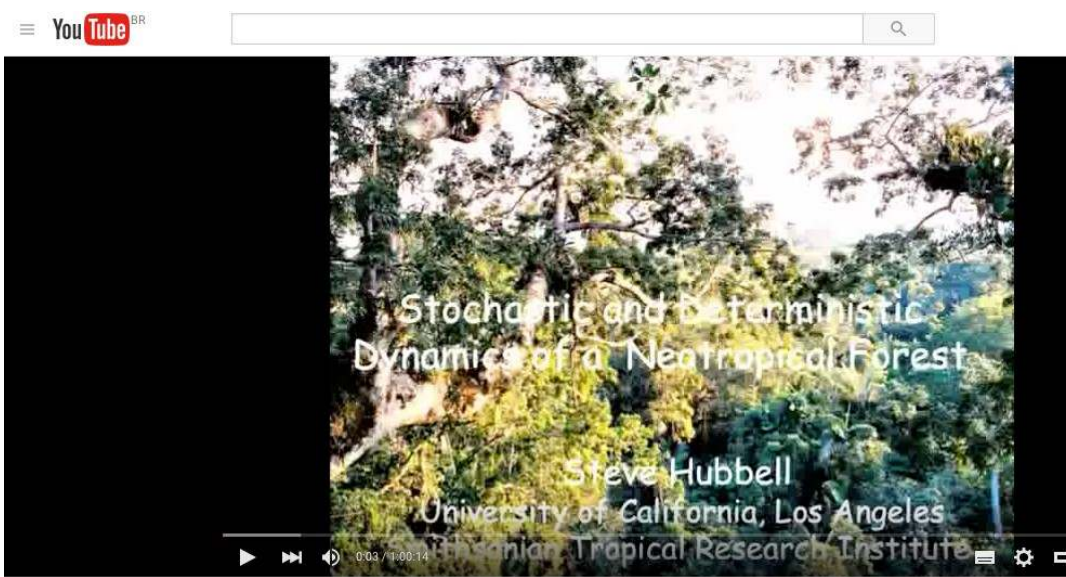
Literatura recomendada



BLOGS

<http://recologia.com.br/2014/07/teoria-neutra-na-evolucao-e-na-ecologia/>

<http://adagadeoccam.blogspot.com.br/2011/04/deriva-ecologica.html>



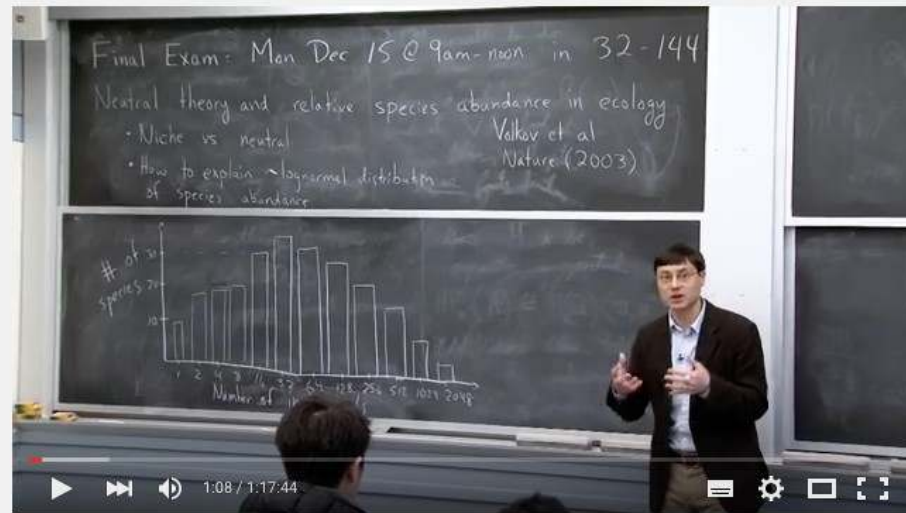
UM EEB Seminar: Stephen Hubbell, UCLA & STRI



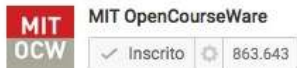
Próximo Reprodução Rosindell: A Nearly



Ecological Neutral Theory: is it Madness or Misunderstood? (James Rosindell October 2013)



The neutral theory of ecology



604 visualizações



Rosindell: A Nearly Neutral Theory of Ecology and Macroevolution



317 visualizações