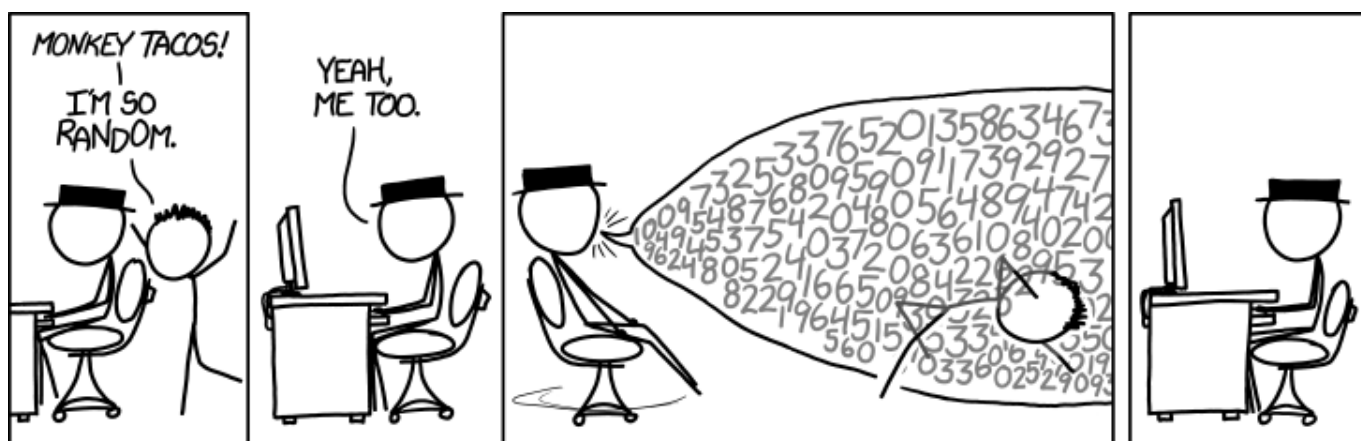




# Teoria neutra da biodiversidade - Roteiro no R

A Teoria Neutra é um modelo de processos estocásticos de nascimentos, mortes, especiações e migrações. As probabilidades de cada um destes eventos ocorrerem definem uma dinâmica surpreendente. A melhor maneira de entender isto é simular este processo, como faremos nos exercícios a seguir.

## Preparação: entendendo caminhadas aleatórias



A Teoria Neutra usa uma classe de modelos de dinâmica estocástica, chamada **caminhada aleatória de soma zero**. Por isso precisamos entender algumas propriedades importantes dessa dinâmica.

Faça os tutoriais de caminhadas aleatórias, indicados nos links abaixo. Os conceitos apresentados nesses dois roteiros são centrais para o entendimento da Teoria Neutra. Apenas siga com este roteiro quando estiver certo(a) de que compreendeu os roteiros a seguir:

## A Teoria passo a passo

Para prosseguir você deve ter o ambiente **R** com o pacote **EcoVirtual** instalado e carregado. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).



Depois de instalar o pacote, execute o R e carregue o pacote copiando o comando abaixo para a linha de comando do R:

```
library(EcoVirtual)
```



Agora que entendemos algumas propriedades básicas de cadeias Markovianas simples vamos construir o modelo estocástico da Teoria Neutra, passo a passo, usando funções do **EcoVirtual**.

## Dinâmica Local sem Migração

Vamos começar com um modelo para a comunidade em um dado local, usando um jogo de soma zero, similar ao jogo de apostas do roteiro [de introdução a processos estocásticos](#) que acabou de fazer<sup>1)</sup>. As regras são:

1. A comunidade tem um total fixo de indivíduos  $J$  que não se altera;
2. Estes indivíduos pertencem a populações de um certo número  $S$  de espécies;
3. No início todas as populações têm o mesmo número de indivíduos  $j$ . Portanto, no início  $J = j \times S$ <sup>2)</sup>
4. Um dos indivíduos é sorteado para morrer
5. Em seguida, os indivíduos remanescentes são sorteados, para definir quem produzirá o filhote que ocupará o lugar do indivíduo morto.

Para simular este processo, temos mais uma super-função no EcoVirtual: **simHub1**<sup>3)</sup>.

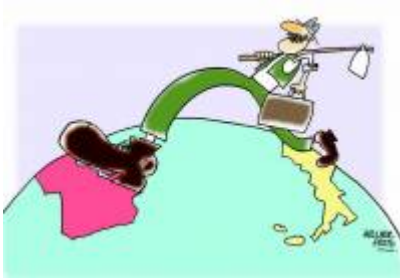
com as seguintes opções:

Opção	parâmetro	O que faz
Number of Species	$S$	número inicial de espécies
Individuals per Species	$j$	número inicial de indivíduos por espécies. Começamos com o mesmo número de indivíduos por espécie, portanto o tamanho da comunidade será $J = S \times j$
Number of dead per cycle	$D$	número de mortes por ciclo <sup>4)</sup>
Cycles per simulation	cycle	número de ciclos por simulação

Simule uma comunidades com 100 espécies e 2 indivíduos por espécie:

- $S = 100$
- $j = 2$

## Incluindo Migrações



Sabemos que as comunidades não são sistemas fechados. Então a chegada de migrantes pode compensar a perda de espécies que observamos na simulação anterior. Vamos supor, então, que há um reservatório externo de migrantes, que chamamos **metacomunidade**. Uma maneira bem simples de se fazer isto é supor uma **metacomunidade infinita**, com todas as espécies do início da simulação, nas proporções iniciais. Precisamos definir também a taxa de migração: ela será a probabilidade de um indivíduo morto na comunidade ser substituído por um propágulo vindo de fora, da metacomunidade.

Utilize agora a função **simHub2**, que além dos parâmetros da função anterior tem também o parâmetro  $m$  para imigração.

Compare a dinâmica de número de espécies ao longo do tempo em comunidades sem migração, e com valores crescentes de taxa de migração. Para isso experimente valores de migração ( $m$ ) de zero a 0,5. Em todos comece com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies, e mantenha constante o número de ciclos em todas as simulações:

- $S = 100$
- $j = 2$
- $\text{cycles} = 10.000$
- $m = 0$  a  $0,5$ , a passos de  $0,1$

## Uma Metacomunidade mais Realista



Um reservatório infinito de espécies não parece ser uma premissa muito realista. Que tal substituí-lo por um conjunto de populações com a mesma dinâmica que usamos para a comunidade? Teríamos, então, dois sistemas acoplados, cada um com sua dinâmica estocástica de nascimentos e mortes.

Mas se a metacomunidade também segue a dinâmica estocástica de soma zero, também perderá espécies com o tempo. Como resolver? Começamos por admitir que a metacomunidade é muito maior que a comunidade, pois representa o *pool* regional de colonizadores. Ou seja, é um sistema bem maior, pois tem mais espécies e indivíduos. Vamos supor, muito modestamente, que nela há o dobro de espécies da comunidade, cada uma com dez vezes mais indivíduos.

Apenas para lembrar o efeito do tamanho da comunidade sobre a erosão de espécies, use novamente a função de simulação sem migração para comparar sistemas que diferem nesta ordem de grandeza:

- $S = 100$
- cycles = 20.000
- $j = 2$  e 20

Já é possível perceber que para tamanhos razoáveis (ou mesmo pequenos) de metacomunidades a erosão de espécies é bem lenta. Portanto, uma entrada de espécies a uma taxa também muito lenta já seria suficiente para compensar as extinções. Se for tão lenta quanto o tempo necessário para a evolução de uma nova espécie no sistema já temos a solução: na metacomunidade, as espécies perdidas são repostas por novas que surgem, no tempo evolutivo!

Assim, definimos uma taxa de especiação,  $\nu$ , que expressa a probabilidade de um indivíduo morto na metacomunidade ser repostado por um indivíduo de uma nova espécie. Esta taxa é extremamente baixa, mas pode ser suficiente para manter, ou mesmo elevar, o número de espécies na metacomunidade.

Vamos ver como isso é feito no EcoVirtual. Utilize agora a função **simHub3**.

Agora temos argumentos também para os parâmetros da metacomunidade:

Opção	parametro	O que faz
<b>Number of Species (Metacommunity)</b>	Sm	número de espécies da metacomunidade
<b>Individuals per Species (Metacommunity)</b>	jm	número de indivíduos por espécie na metacomunidade
<b>Speciation rate</b>	nu	taxa de especiação na metacomunidade
<b>Migration rate</b>	m	taxa de migração na metacomunidade

Usando os tamanhos de comunidades e metacomunidades que já definimos, avalie o efeito de aumentar a taxa de migração, mantendo os outros parâmetros constantes:

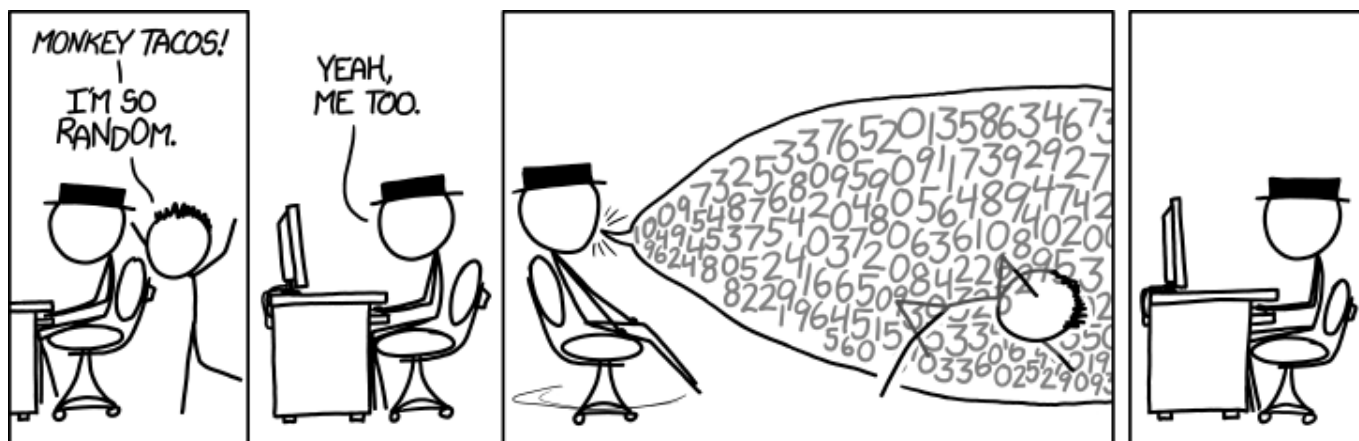
- $S = 100$
- $j = 2$
- $S_m = 200$
- $j_m = 20$
- $\nu = 1 \times 10^{-9}$
- $m = 0$  a 0,4 a intervalos de 0,1

## Perguntas

### BASE

A Teoria Neutra é um modelo de processos estocásticos de nascimentos, mortes, especiações e migrações. As probabilidades de cada um destes eventos ocorrerem definem uma dinâmica surpreendente. A melhor maneira de entender isto é simular este processo, como faremos nos exercícios a seguir.

## Preparação: entendendo caminhadas aleatórias



A Teoria Neutra usa uma classe de modelos de dinâmica estocástica, chamada **caminhada aleatória de soma zero**. Por isso precisamos entender algumas propriedades importantes dessa dinâmica.

Faça os tutoriais de caminhadas aleatórias, indicados nos links abaixo. Os conceitos apresentados nesses dois roteiros são centrais para o entendimento da Teoria Neutra. Apenas siga com este roteiro quando estiver certo(a) de que compreendeu os roteiros a seguir:

## A Teoria passo a passo



Agora que entendemos algumas propriedades básicas de cadeias Markovianas simples vamos construir o modelo estocástico da Teoria Neutra, passo a passo, usando funções do **EcoVirtual**.

## Dinâmica Local sem Migração

Vamos começar com um modelo para a comunidade em um dado local, usando um jogo de soma zero, similar ao jogo de apostas do roteiro [de introdução a processos estocásticos](#) que acabou de fazer<sup>5)</sup>. As regras são:

1. A comunidade tem um total fixo de indivíduos  $J$  que não se altera;
2. Estes indivíduos pertencem a populações de um certo número  $S$  de espécies;
3. No início todas as populações têm o mesmo número de indivíduos  $j$ . Portanto, no início  $J = j \times S$ <sup>6)</sup>
4. Um dos indivíduos é sorteado para morrer
5. Em seguida, os indivíduos remanescentes são sorteados, para definir quem produzirá o filhote

que ocupará o lugar do indivíduo morto.

## Parametros

com as seguintes opções:

Opção	parâmetro	O que faz
Number of Species	S	número inicial de espécies
Individuals per Species	j	número inicial de indivíduos por espécie. Começamos com o mesmo número de indivíduos por espécie, portanto o tamanho da comunidade será $Sj$
Number of dead per cycle	D	número de mortes por ciclo <sup>7)</sup>
Cycles per simulation	cycle	número de ciclos por simulação

Simule uma comunidades com 100 espécies e 2 indivíduos por espécie:

- $S = 100$
- $j = 2$

## sm simule

Repita algumas vezes. O que acontece com o número de espécies com o passar do tempo? Verifique se isto muda aumentando o tamanho da comunidade, que é o produto  $Sj$ . Portanto basta manter o mesmo número de espécies e aumentar o número de indivíduos por espécie:

- $S = 100$
- cycles = 10.000
- $j = 2$  a 12, a intervalos de 2

## sm perguntas

1. Para qual número de espécies tende uma comunidade fechada sob dinâmica neutra?
2. Qual o efeito do tamanho da comunidade sobre a taxa de perda de espécies?

## Incluindo Migrações



Sabemos que as comunidades não são sistemas fechados. Então a chegada de migrantes pode compensar a perda de espécies que observamos na simulação anterior. Vamos supor, então, que há um reservatório externo de migrantes, que chamamos **metacomunidade**. Uma maneira bem simples de se fazer isto é supor uma **metacomunidade infinita**, com todas as espécies do início da simulação, nas proporções iniciais. Precisamos definir também a taxa de migração: ela será a probabilidade de um indivíduo morto na

comunidade ser substituído por um propágulo vindo de fora, da metacomunidade.

## incluindo migrações cont

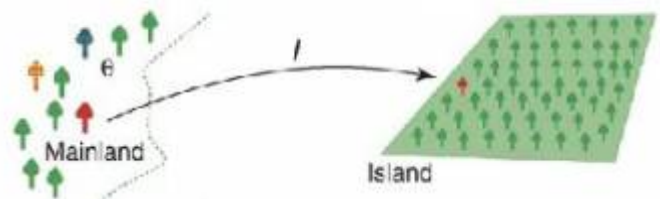
Compare a dinâmica de número de espécies ao longo do tempo em comunidades sem migração, e com valores crescentes de taxa de migração. Para isso experimente valores de migração (Immigration ( $m$ )) de zero a 0,5. Em todos comece com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies, e mantenha constante o número de ciclos em todas as simulações:

- $S = 100$
- $j = 2$
- cycles = 10.000
- $m = 0$  a 0,5, a passos de 0,1

## incluindo migrações questões

1. Para qual número de espécies uma comunidade com dinâmica neutra e imigrações tende, dado tempo suficiente?
2. Qual o efeito de aumento da imigração sobre o estado final da comunidade?
3. O que acontece se aumentamos o tamanho da comunidade? Dica: experimente simular com uma mesma taxa de migração e vários tamanhos de comunidade, começando com 10 indivíduos por espécie.

## Uma Metacomunidade mais Realista



Um reservatório infinito de espécies não parece ser uma premissa muito realista. Que tal substituí-lo por um conjunto de populações com a mesma dinâmica que usamos para a comunidade? Teríamos, então, dois sistemas acoplados, cada um com sua dinâmica estocástica de nascimentos e mortes.

Mas se a metacomunidade também segue a dinâmica estocástica de soma zero, também perderá espécies com o tempo. Como resolver? Começamos por admitir que a metacomunidade é muito maior que a comunidade, pois representa o *pool* regional de colonizadores. Ou seja, é um sistema bem maior, pois tem mais espécies e indivíduos. Vamos supor, muito modestamente, que nela há o dobro de espécies da comunidade, cada uma com dez vezes mais indivíduos.

Apenas para lembrar o efeito do tamanho da comunidade sobre a erosão de espécies, use novamente a função de simulação sem migração para comparar sistemas que diferem nesta ordem de grandeza:

- $S = 100$
- cycles = 20.000

- $j = 2$  e  $20$

Já é possível perceber que para tamanhos razoáveis (ou mesmo pequenos) de metacomunidades a erosão de espécies é bem lenta. Portanto, uma entrada de espécies a uma taxa também muito lenta já seria suficiente para compensar as extinções. Se for tão lenta quanto o tempo necessário para a evolução de uma nova espécie no sistema já temos a solução: na metacomunidade, as espécies perdidas são repostas por novas que surgem, no tempo evolutivo!

Assim, definimos uma taxa de especiação,  $\nu$ , que expressa a probabilidade de um indivíduo morto na metacomunidade ser repostado por um indivíduo de uma nova espécie. Esta taxa é extremamente baixa, mas pode ser suficiente para manter, ou mesmo elevar, o número de espécies na metacomunidade.

## parametros simhub3

Agora temos argumentos também para os parâmetros da metacomunidade:

Opção	parametro	O que faz
Number of Species (Metacommunity)	$S_m$	número de espécies da metacomunidade
Individuals per Species (Metacommunity)	$j_m$	número de indivíduos por espécie na metacomunidade
Speciation rate	$\nu$	taxa de especiação na metacomunidade
Migration rate	$m$	taxa de migração na metacomunidade

Usando os tamanhos de comunidades e metacomunidades que já definimos, avalie o efeito de aumentar a taxa de migração, mantendo os outros parâmetros constantes:

- $S = 100$
- $j = 2$
- $S_m = 200$
- $j_m = 20$
- $\nu = 1 \times 10^{-9}$
- $m = 0$  a  $0,4$  a intervalos de  $0,1$

## exploracoes simhub3

Experimente também variar os tamanhos da comunidade e da metacomunidade, e a taxa de especiação.

Outra boa idéia é aumentar o tempo das simulações, para avaliar a dinâmica a longo prazo. Para isto, aumente o valor do argumento `cycle`, mas lembre-se que com valores muito altos a simulação podem demorar. Tenha paciência <sup>8)</sup>!!



O modelo de Hubbell permite o cálculo do **Número fundamental da biodiversidade**, expresso por  $\theta$  (theta) nos gráficos. Essa é uma medida



da diversidade da metacomunidade (alfa de Fisher regional<sup>9)</sup>) e está relacionada à taxa de especiação e ao tamanho da metacomunidade.

## questoes simhub3

1. Em escala de tempo ecológico a metacomunidade desta simulação tem efeito muito diferente da metacomunidade fixa e infinita da simulação anterior?
2. Qual o efeito de uma maior taxa de especiação na metacomunidade sobre a dinâmica da metacomunidade?
3. O que acontece se a metacomunidade é muito pequena?

## Para saber mais

### Introduções

- Harpole, W. (2010) Neutral Theory of Species Diversity. [Nature Education Knowledge 3\(10\):60](#). Ótima apresentação da teoria, do projeto [Scitable](#).
- Cassemiro, F.A.S. & Padial, A.A. 2008. Teoria Neutra da Biodiversidade: aspectos teóricos, impacto na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12 (4): 706-719 [disponível online aqui](#).
- Alonso, D., R. S. Etienne, and A. J. Mckane 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 451-457.
- Um pacote em R para simulação e ajuste dos modelos de distribuição de espécies previstos pela teoria. **A introdução é uma excelente explicação da teoria:**
  - Hankin, R. 2007. Introducing untb, an R Package For Simulating Ecological Drift Under the Unified Neutral Theory of Biodiversity. *Journal of Statistical Software* 22: 12 <http://www.jstatsoft.org/v22/i12/>.

### Mais avançadas

- O livro (referência básica, mas nem sempre didática quanto ao modelo):
  - Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Rosindell, J., Hubbell, S. P. & Etienne, R. S. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology & Evolution* 26:340-348. Ótima revisão sobre o tema e seu impacto.
- Renshaw, E. 1991. *Modelling biological populations in space and time* Cambridge University Press. Excelente apresentação de dinâmicas estocásticas.
- Uma boa revisão da evidência empírica até a época, com comparações com outros modelos neutros: Brian J. McGill, Brian A. Maurer, Michael D. Weiser (2006) EMPIRICAL EVALUATION OF NEUTRAL THEORY. *Ecology*: Vol. 87, No. 6, pp. 1411-1423.

## Para saber mais

### Introduções

- Harpole, W. (2010) Neutral Theory of Species Diversity. [Nature Education Knowledge 3\(10\):60](#). Ótima apresentação da teoria, do projeto [Scitable](#).
- Cassemiro, F.A.S. & Padiá, A.A. 2008. Teoria Neutra da Biodiversidade: aspectos teóricos, impacto na literatura e perspectivas. Oecologia Brasiliensis, 12 (4): 706-719 [disponível online aqui](#).
- Alonso, D., R. S. Etienne, and A. J. McKane 2006. The merits of neutral theory. Trends in Ecology & Evolution 21: 451-457.
- Um pacote em R para simulação e ajuste dos modelos de distribuição de espécies previstos pela teoria. **A introdução é uma excelente explicação da teoria:**
  - Hanks, R. 2007. Introducing untb, an R Package For Simulating Ecological Drift Under the Unified Neutral Theory of Biodiversity. Journal of Statistical Software 22: 12 <http://www.jstatsoft.org/v22/i12/>.

### Mais avançadas

- O livro (referência básica, mas nem sempre didática quanto ao modelo):
  - Hubbell, S.P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press.
- Rosindell, J., Hubbell, S. P. & Etienne, R. S. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. Trends in Ecology & Evolution 26:340-348. Ótima revisão sobre o tema e seu impacto.
- Renshaw, E. 1991. Modelling biological populations in space and time Cambridge University Press. Excelente apresentação de dinâmicas estocásticas.
- Uma boa revisão da evidência empírica até a época, com comparações com outros modelos neutros: Brian J. McGill, Brian A. Maurer, Michael D. Weiser (2006) EMPIRICAL EVALUATION OF NEUTRAL THEORY. Ecology: Vol. 87, No. 6, pp. 1411-1423.

### [R](#), comunidades, teoria neutra

<sup>1)</sup> <sup>5)</sup>

Deveria! Caso não tenha feito, retorne a ele

<sup>2)</sup> <sup>6)</sup>

esta é uma regra da simulação no EcoVirtual, mas não da teoria neutra em si. Os resultados não são afetados por diferenças nas abundâncias iniciais

<sup>3)</sup>

além desta, iremos também usar as funções simHub2 e simHub3

<sup>4)</sup> <sup>7)</sup>

que manteremos sempre em uma

<sup>8)</sup>

boa hora para você fazer uma pausa

<sup>9)</sup>

alfa de Fisher é um índice de diversidade clássico baseado na distribuição logserie de abundância das espécies na comunidade

From:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/> -

Permanent link:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:neutrar&rev=1462875558>



Last update: **2016/05/10 07:19**