

BASE

Biogeografia de ilhas

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, [The Theory of Island Biogeography](#). Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções.

O roteiro a seguir vai ajudá-lo(a) a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria, assim:

1. A seção “*Relação espécies-área*” mostra a relação empírica entre riqueza de espécies e áreas de ilhas ou manchas de hábitat. Uma das motivações da Teoria de Biogeografia de Ilhas foi explicar esta relação como o resultado do balanço entre entrada de novas espécies por colonização e a perda por extinções em uma ilha.
2. A seção “*Um modelo colonização-extinção*” simula um sistema simples em que a chegada e perda de espécies se equilibram.
3. Finalmente, a seção *O equilíbrio de MacArthur & Wilson* mostra como o modelo básico da Teoria de Biogeografia de Ilhas é construído a partir da ideia geral de um equilíbrio entre taxas de entrada e de saídas. Mostramos, também como este modelo pode ser usado para avaliar os efeitos dos tamanho das ilhas e de sua distância ao continente.

Relação espécies-área



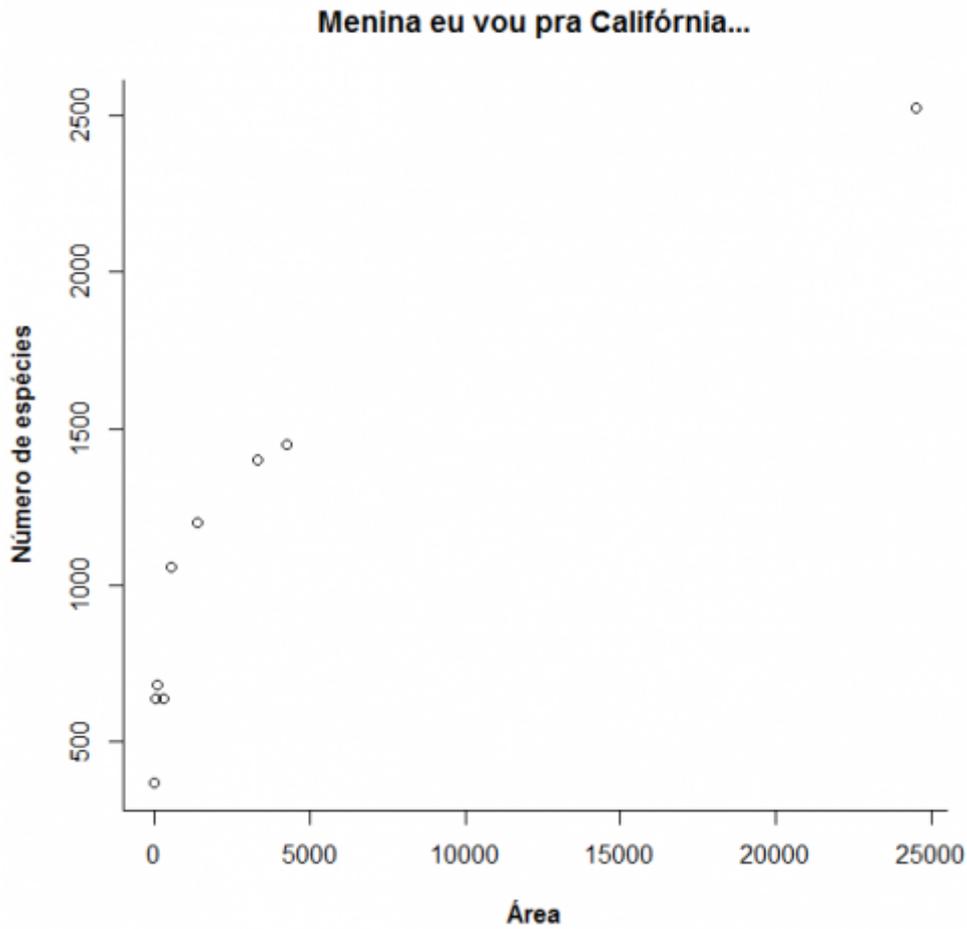
“A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia” (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento do número de espécies com o aumento da área de habitat em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é um dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia que foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados

em um trabalho em 1968 e estão disponíveis neste [site](#).

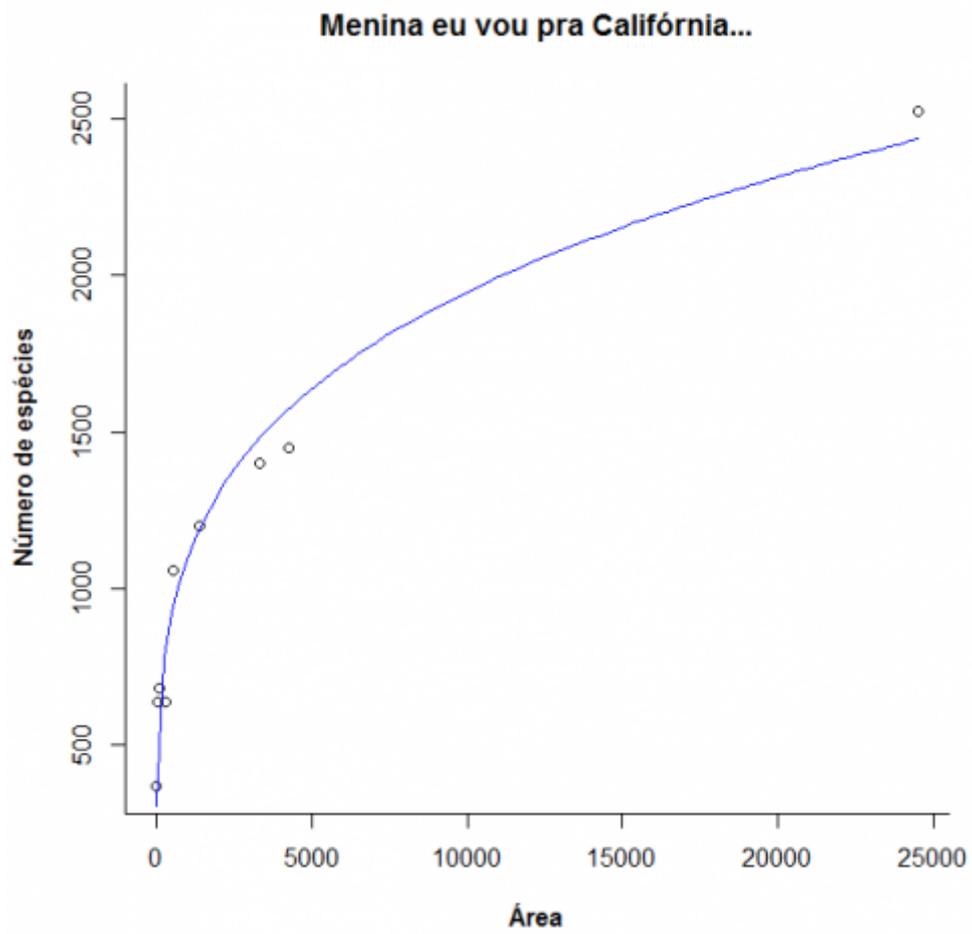


A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

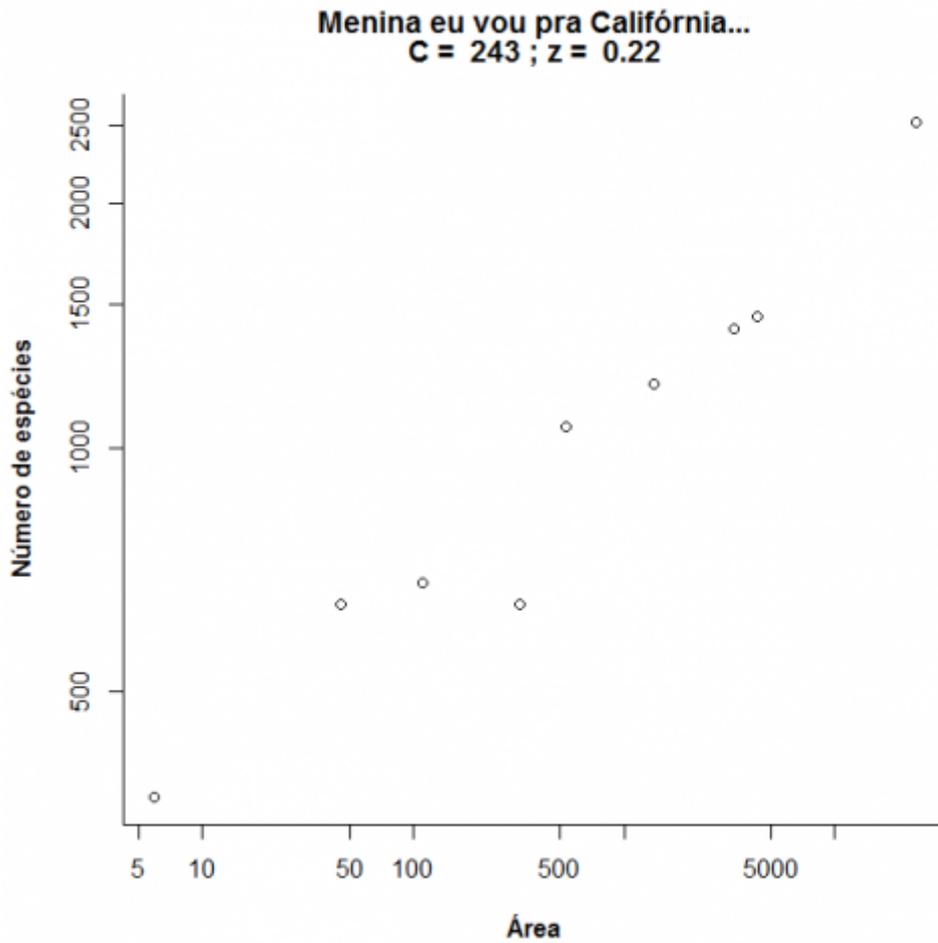
$$S = c A^z$$

onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajustando este modelo com uma regressão não linear gaussiana adicionamos a curva do modelo ao gráfico:



Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

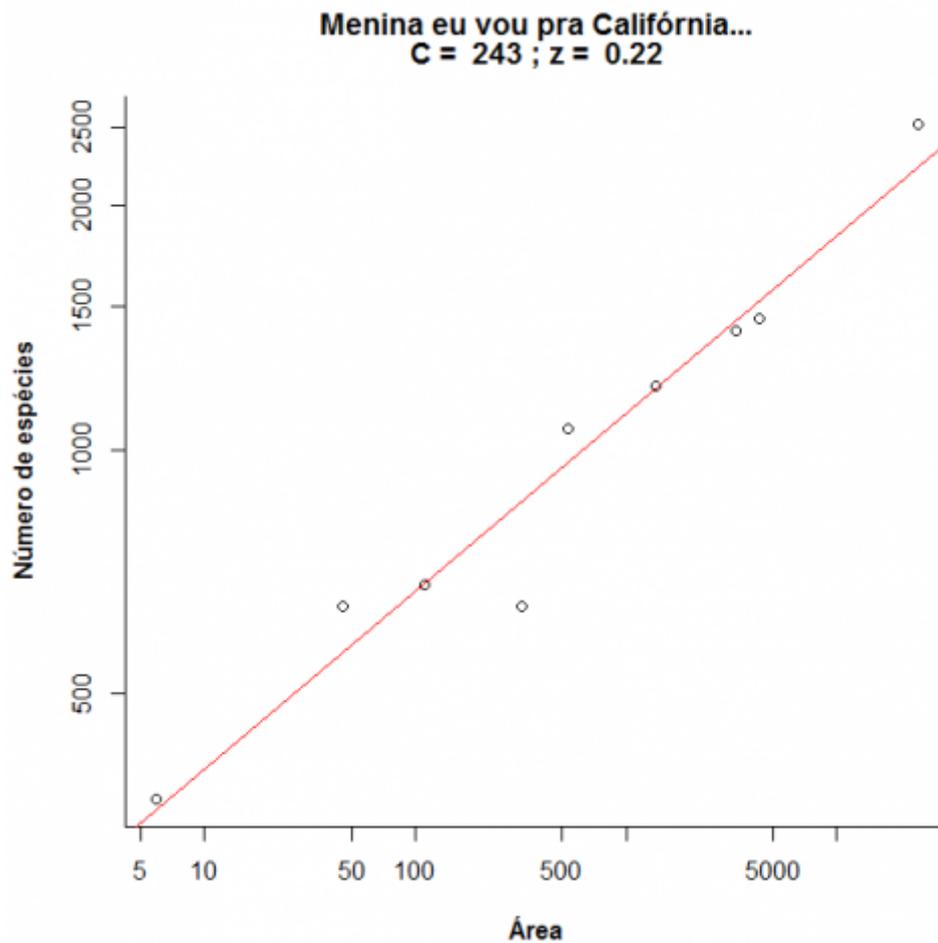


Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **c**¹⁾. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

Modelo	Intercepto	Inclinação
Linear	242.9958	0.2197585
Não-linear	195.767284	0.249416



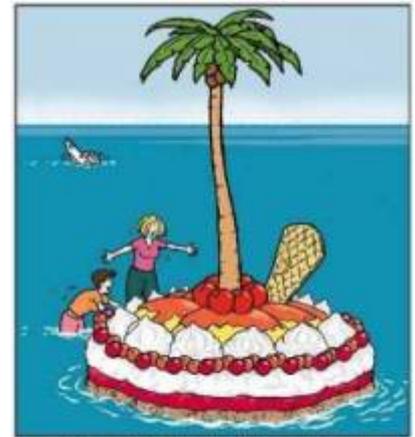
Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Clique no botão **Evaluate** abaixo e use o menu para avaliar o efeito dos parâmetros. Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica em base 10.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Karen and Linda couldn't believe their luck - washed up on a dessert island!

Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de [metapopulações com chuva de propágulos](#). Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de n espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas ²⁾, pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que o dono da empresa de figurinhas é honesto e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo

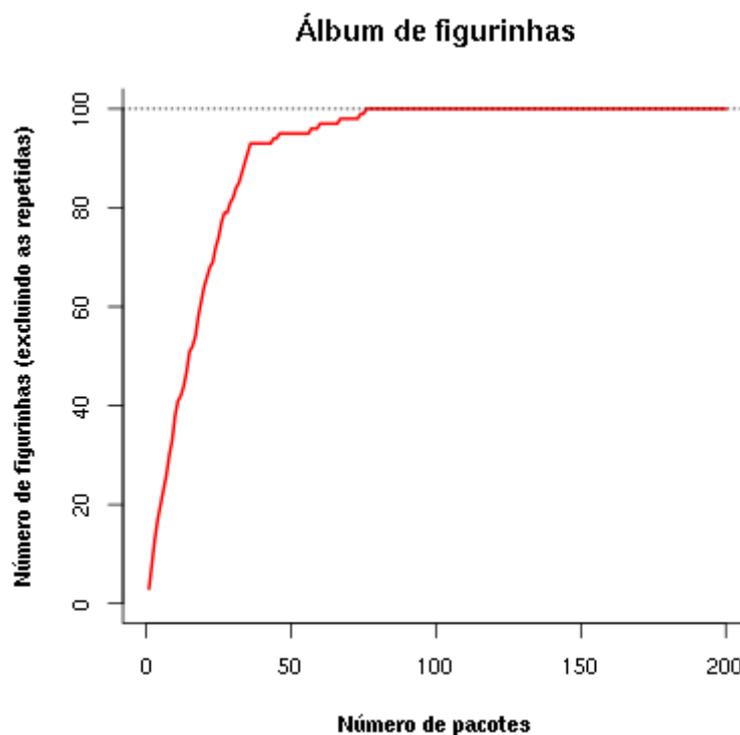
um pacote por vez. 😊

Abaixo o código em R para simular esta situação. Para ver o resultado clique nos botões **Evaluate** nesta página ou copie o código e cole-o na janela *RScript* do Rcmdr e clique no botão **Submit**.

Primeiro criamos uma lista de 100 figurinhas:

e agora sorteamos um pacote com cinco figurinhas ³⁾:

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 300 idas à banca:



Uma simulação como essa dá uma idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! E se fôsem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos uma função em R que vai gerar um gráfico interativo nessa página:

Clique no botão **Evaluate** para carregar a função. Se tudo correu bem, você verá a mensagem **Função carregada!** Se acontecer algum problema, recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador) e tente outra vez.

Agora podemos criar o gráfico da função. Primeiro, no quadro abaixo, **escolha a opção Sage na**

caixa Language, no canto superior direito da janela de códigos. Em seguida clique no botão Evaluate e você terá um menu com as opções:

- Número de espécies colonizadoras
- Número de propágulos por evento de colonização
- Número de eventos de colonização
- Proporção de espécies que são abundantes
- Abundância relativa das espécies abundantes, em relação às demais

O gráfico inicial simula que no continente há 100 espécies que podem colonizar a ilha (ou figurinhas para preencher o álbum), chegam 5 propágulos por evento de colonização, e que vão ocorrer 100 eventos de colonização. Experimente outras combinações de valores e faça a interpretação biológica.

Experimente também criar figurinhas mais fáceis de sair. Mudando a opção Prop spp abundantes para 0,1 e a opção Abund relativa spp abundantes para 100 haverá 10% de espécies com abundâncias 100 vezes maiores do que as demais, no continente. Qual a consequência?

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha tende sempre a ter o mesmo número de espécies do continente, dado tempo suficiente. Mas nossa função em R tem um argumento para exterminar algumas espécies ao acaso. O argumento é Taxa de extinção, que é a probabilidade de cada espécie que está na ilha se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

Para criar um gráfico interativo com essa opção **primeiro escolha a opção Sage na caixa Language**, no canto superior direito da janela de códigos abaixo. Em seguida, clique no botão Evaluate. Se tiver algum problema recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador), carregue a função em R (duas janelas de código acima) e então tente outra vez chamar o gráfico.

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente!

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

O equilíbrio de MacArthur & Wilson



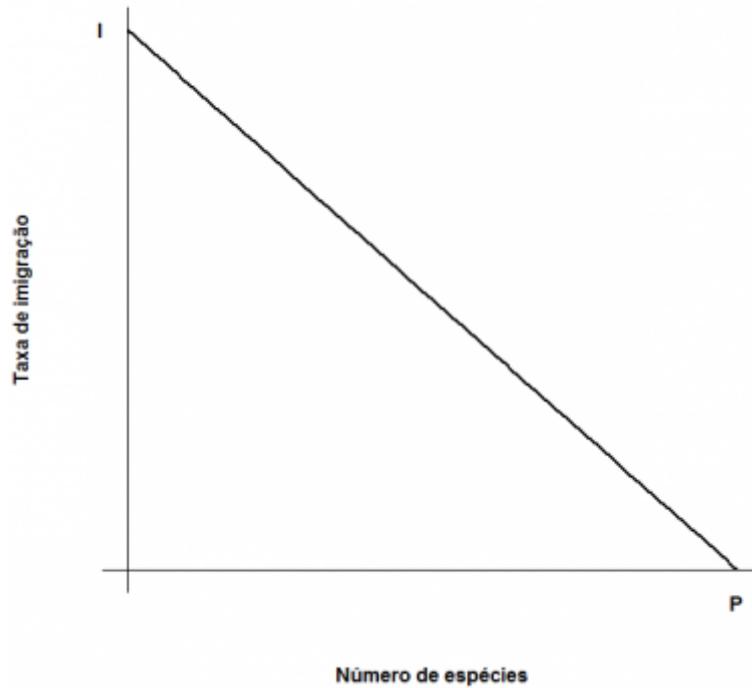
A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

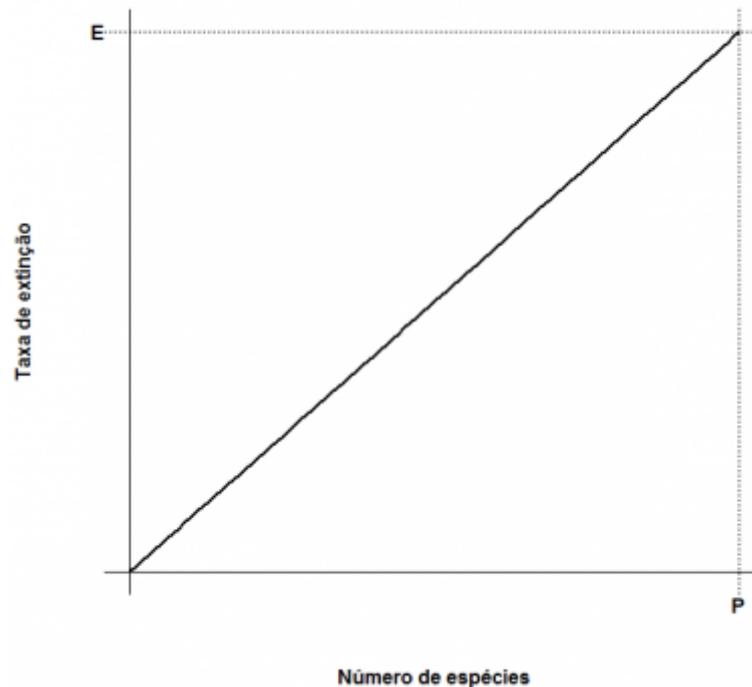
onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.



O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:



Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - (I/P)S - (E/P)S$$

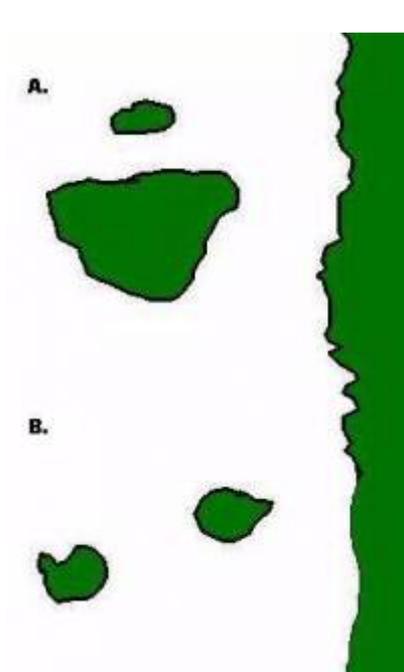
E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\widehat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

$$\widehat{T} = \frac{IE}{I+E}$$

que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\widehat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\widehat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente, menor a taxa de imigração.

Parâmetros

Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

Opção	Parâmetro	Significado
Mainland Number of Species	P	número de espécies colonizadoras do continente
Extinction/Area coefficient	b.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção E_{max} e área da ilha.
Extinction/Distance coefficient	h.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção E_{max} e distância da ilha ao continente.
Colonization/Area coefficient	f.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização I_{max} e a área da ilha.

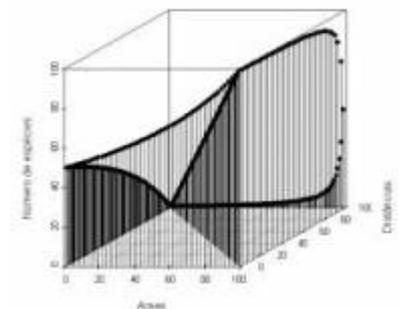
Opção	Parâmetro	Significado
Colonization/Distance coefficient	d.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização S_1 e a distância da ilha ao continente.
Ratio Area/Distance effect	weight.A	peso relativo do efeito da área e da distância sobre as taxas máximas S_1 e S_2 . Deve ser um valor entre zero e um. Se o peso é 0.5, o efeito da área e da distância sobre as taxas têm o mesmo peso.
Number of Island		número de ilhas ⁴⁾
Distance	dist	distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade ⁵⁾
Size	area	área de cada ilha, em qualquer unidade ⁶⁾

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo valores diferentes para estes argumentos. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área. Explique a diferença entre os gráficos em termos biológicos. Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.

Esta simulação permite incluir efeito da área da ilha sobre a taxa máxima de colonização. Chamamos isso de **efeito alvo**.

Também permite incluir efeito da distância da ilha ao continente sobre a taxa de extinção. Chamamos isso de **efeito resgate**.

Caso você não queira incluir estes efeitos, basta indicar valor zero para os parâmetros Colonization/Area coefficient e Extinction/Distance coefficient.



Neste modelo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia.** Londrina, Ed. Planta. Capítulo 7.
- **Johnson, M. P. et al. 1968.** Ecological parameters and plant species diversity. The American Naturalist 102(926).
- **Stevens, M. H. 2009. A primer of ecology with R.** New York. Springer. Capítulo 10.
- **MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press.
- [História da ideia e seu primeiro teste.](#)

1)

se o logarítmo usado é na base dez

2)

tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80

3)

a cada vez que você clica em Evaluate um novo sorteio é feito

4)

apenas para roteiro do RCMDR

5)

na função do R é preciso especificar as distâncias.Ex: `dist=c(10,20)`

6)

na função do R é preciso especificar os tamanhos.Ex: `dist=c(20,10)`

From:

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

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeo_base



Last update: **2023/12/05 13:29**



Biogeografia de ilhas - Roteiro R EcoVirtual sem interface Rcmdr

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, [The Theory of Island Biogeography](#). Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções.

O roteiro a seguir vai ajudá-lo(a) a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria, assim:

1. A seção “*Relação espécies-área*” mostra a relação empírica entre riqueza de espécies e áreas de ilhas ou manchas de hábitat. Uma das motivações da Teoria de Biogeografia de Ilhas foi explicar esta relação como o resultado do balanço entre entrada de novas espécies por colonização e a perda por extinções em uma ilha.
2. A seção “*Um modelo colonização-extinção*” simula um sistema simples em que a chegada e perda de espécies se equilibram.
3. Finalmente, a seção *O equilíbrio de MacArthur & Wilson* mostra como o modelo básico da Teoria de Biogeografia de Ilhas é construído a partir da ideia geral de um equilíbrio entre taxas de entrada e de saídas. Mostramos, também como este modelo pode ser usado para avaliar os efeitos dos tamanho das ilhas e de sua distância ao continente.

Relação espécies-área

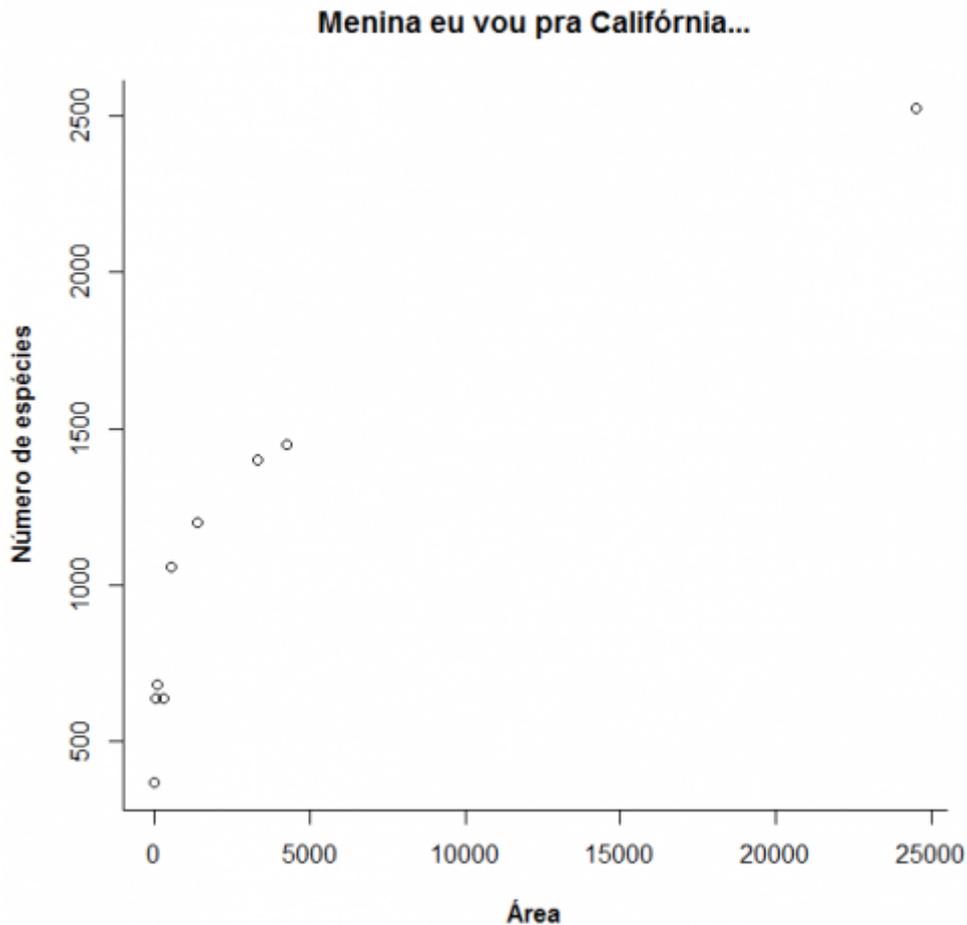


“A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia” (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento do número de espécies com o aumento da área de habitat em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é um dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia que foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados em um trabalho em 1968 e estão disponíveis neste [site](#).

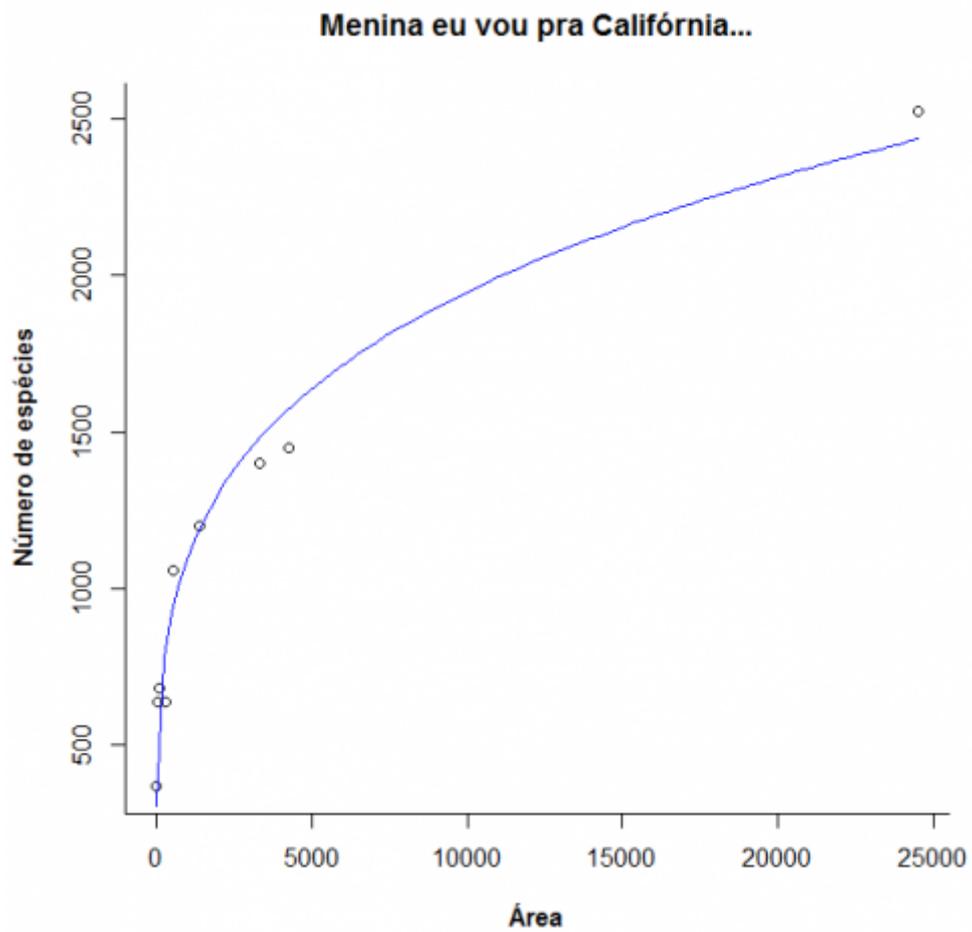


A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

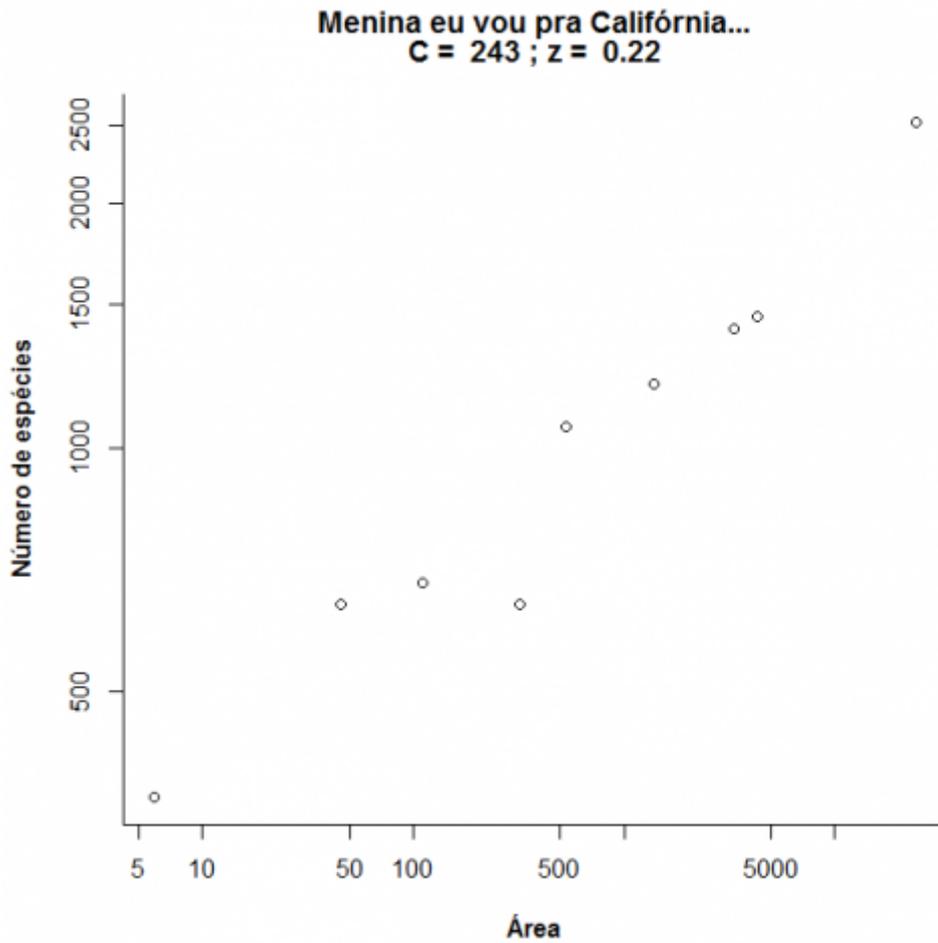
$$S = c A^z$$

onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajustando este modelo com uma regressão não linear gaussiana adicionamos a curva do modelo ao gráfico:



Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

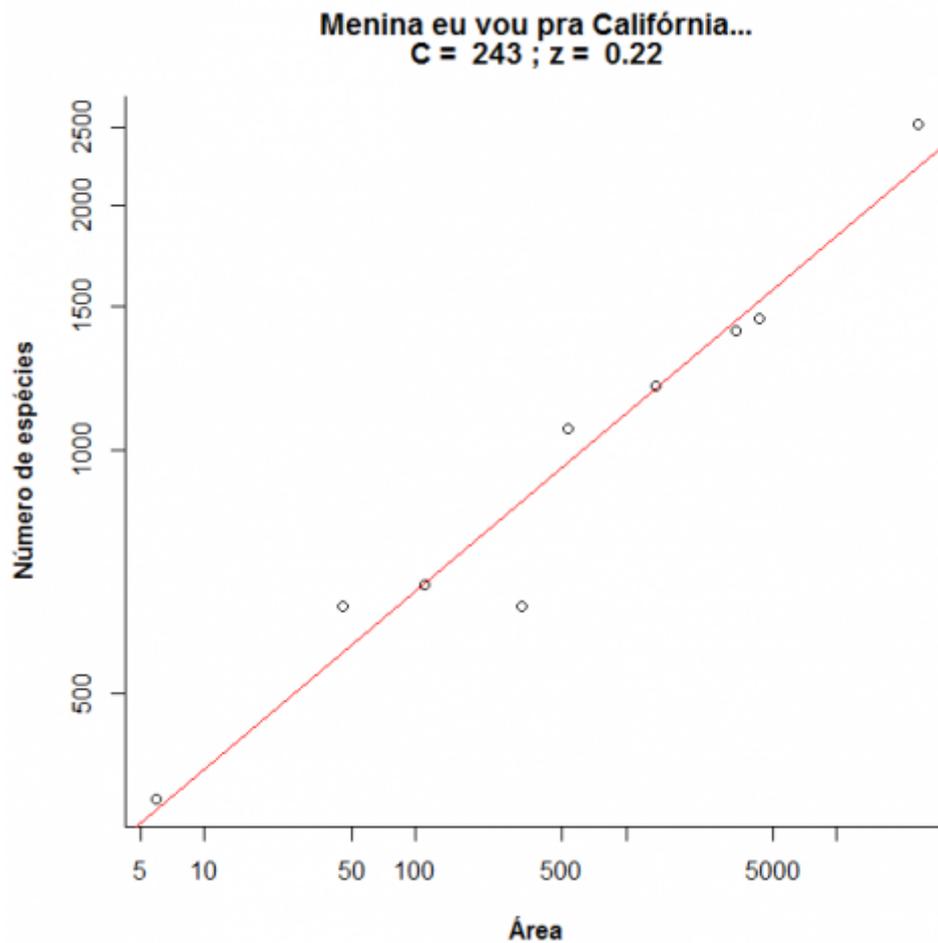


Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **c**⁷⁾. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

Modelo	Intercepto	Inclinação
Linear	242.9958	0.2197585
Não-linear	195.767284	0.249416



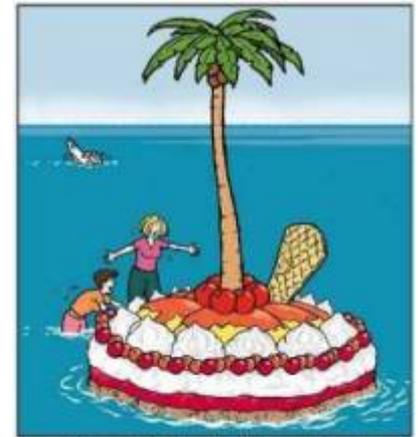
Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Clique no botão **Evalúate** abaixo e use o menu para avaliar o efeito dos parâmetros. Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica em base 10.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Karen and Linda couldn't believe their luck - washed up on a dessert island!

Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de [metapopulações com chuva de propágulos](#). Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de n espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas ⁸⁾, pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que o dono da empresa de figurinhas é honesto e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo

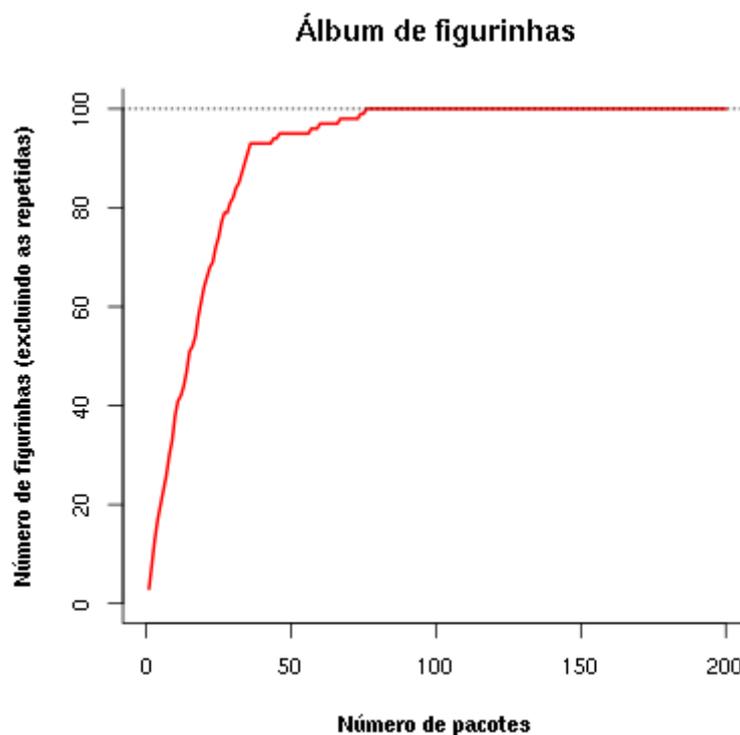
um pacote por vez. 😊

Abaixo o código em R para simular esta situação. Para ver o resultado clique nos botões **Evaluate** nesta página ou copie o código e cole-o na janela *RScript* do Rcmdr e clique no botão **Submit**.

Primeiro criamos uma lista de 100 figurinhas:

e agora sorteamos um pacote com cinco figurinhas ⁹⁾:

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 300 idas à banca:



Uma simulação como essa dá uma idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! E se fossem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos uma função em R que vai gerar um gráfico interativo nessa página:

Clique no botão **Evaluate** para carregar a função. Se tudo correu bem, você verá a mensagem **Função carregada!**. Se acontecer algum problema, recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador) e tente outra vez.

Agora podemos criar o gráfico da função. Primeiro, no quadro abaixo, **escolha a opção Sage na**

caixa Language, no canto superior direito da janela de códigos. Em seguida clique no botão Evaluate e você terá um menu com as opções:

- Número de espécies colonizadoras
- Número de propágulos por evento de colonização
- Número de eventos de colonização
- Proporção de espécies que são abundantes
- Abundância relativa das espécies abundantes, em relação às demais

O gráfico inicial simula que no continente há 100 espécies que podem colonizar a ilha (ou figurinhas para preencher o álbum), chegam 5 propágulos por evento de colonização, e que vão ocorrer 100 eventos de colonização. Experimente outras combinações de valores e faça a interpretação biológica.

Experimente também criar figurinhas mais fáceis de sair. Mudando a opção Prop spp abundantes para 0,1 e a opção Abund relativa spp abundantes para 100 haverá 10% de espécies com abundâncias 100 vezes maiores do que as demais, no continente. Qual a consequência?

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha tende sempre a ter o mesmo número de espécies do continente, dado tempo suficiente. Mas nossa função em R tem um argumento para exterminar algumas espécies ao acaso. O argumento é Taxa de extinção, que é a probabilidade de cada espécie que está na ilha se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

Para criar um gráfico interativo com essa opção **primeiro escolha a opção Sage na caixa Language**, no canto superior direito da janela de códigos abaixo. Em seguida, clique no botão Evaluate. Se tiver algum problema recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador), carregue a função em R (duas janelas de código acima) e então tente outra vez chamar o gráfico.

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente!

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

O equilíbrio de MacArthur & Wilson

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)
```



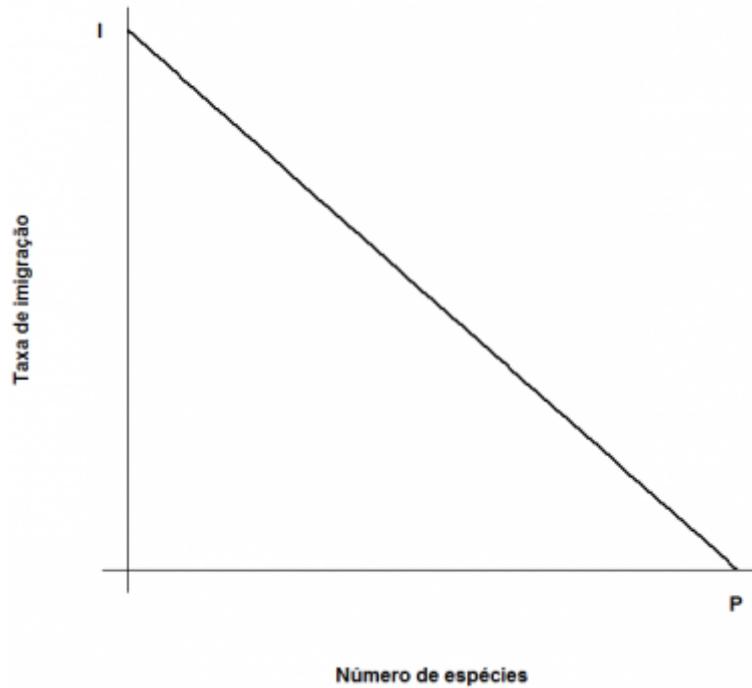
A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

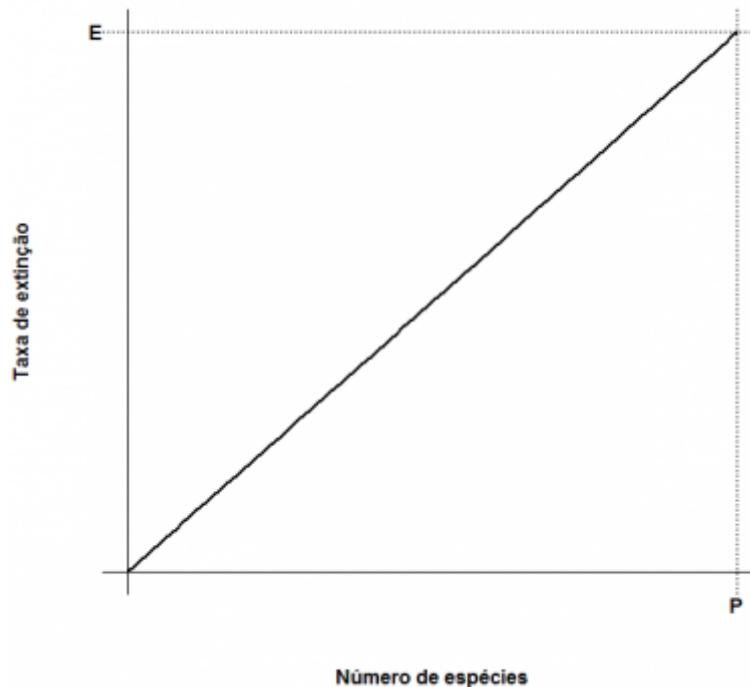
onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.



O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:



Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - \left(\frac{I}{P}\right)S - \left(\frac{E}{P}\right)S$$

E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\widehat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

$$\widehat{T} = \frac{IE}{I+E}$$

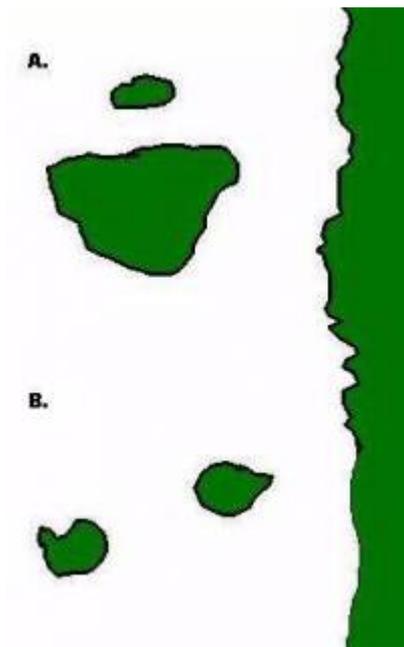
que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\widehat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\widehat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

No  carregue o pacote EcoVirtual. Vamos utilizar a função **animaColExt** que faz a animação dos processos de colonização e extinção. Esta função possui dois argumentos (parâmetros):

Parâmetro	definição	Opções
Ext	taxa de extinção	'fix' - taxa estável (fixa); 'crs' - taxa crescente; 'dcr' - taxa decrescente
Col	taxa de colonização	'fix' - taxa estável (fixa); 'crs' - taxa crescente; 'dcr' - taxa decrescente

Selecione as opções **Ext='fix'** e **Col=fix** e veja o que acontece! Agora experimente mudar os estados de **Ext** e **Col**. O que acontece com o ponto de equilíbrio em cada combinação? Porque?

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente, menor a taxa de imigração.

Usaremos agora a função **bioGeolsI** para fazer a combinação de ilhas que quisermos e, no final, encontramos uma relação espécies área, nosso ponto de partida. Afinal, foi para explicar essa relação que esta teoria foi criada. 😊

Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

Opção	Parâmetro	Significado
Mainland Number of Species	P	número de espécies colonizadoras do continente
Extinction/Area coefficient	b.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção E_{max} e área da ilha.
Extinction/Distance coefficient	h.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção E_{max} e distância da ilha ao continente.

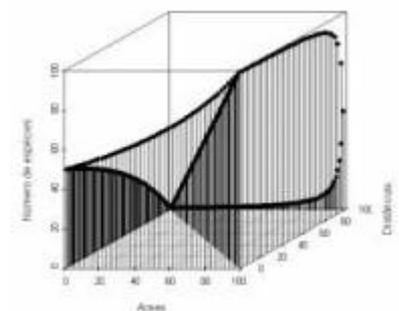
Opção	Parâmetro	Significado
Colonization/Area coefficient	f.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização S_I e a área da ilha.
Colonization/Distance coefficient	d.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização S_I e a distância da ilha ao continente.
Ratio Area/Distance effect	weight.A	peso relativo do efeito da área e da distância sobre as taxas máximas S_S e S_I . Deve ser um valor entre zero e um. Se o peso é 0.5, o efeito da área e da distância sobre as taxas têm o mesmo peso.
Number of Island		número de ilhas ¹⁰⁾
Distance	dist	distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade ¹¹⁾
Size	area	área de cada ilha, em qualquer unidade ¹²⁾

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo valores diferentes para estes argumentos. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área. Explique a diferença entre os gráficos em termos biológicos. Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.

Esta simulação permite incluir efeito da área da ilha sobre a taxa máxima de colonização. Chamamos isso de **efeito alvo**.

Também permite incluir efeito da distância da ilha ao continente sobre a taxa de extinção. Chamamos isso de **efeito resgate**.

Caso você não queira incluir estes efeitos, basta indicar valor zero para os parâmetros Colonization/Area coefficient e Extinction/Distance coefficient.



Neste modelo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia.** Londrina, Ed. Planta. Capítulo 7.
- **Johnson, M. P. et al. 1968.** Ecological parameters and plant species diversity. The American Naturalist 102(926).
- **Stevens, M. H. 2009. A primer of ecology with R.** New York. Springer. Capítulo 10.
- **MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press.
- [História da ideia e seu primeiro teste.](#)

7)

se o logarítmo usado é na base dez

8)

tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80

9)

a cada vez que você clica em Evaluate um novo sorteio é feito

10)

apenas para roteiro do RCMDR

11)

na função do R é preciso especificar as distâncias.Ex: `dist=c(10,20)`

12)

na função do R é preciso especificar os tamanhos.Ex: `dist=c(20,10)`

From:

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

Permanent link:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeor>



Last update: **2017/11/14 12:07**



ATENÇÃO: ESTA PÁGINA É UMA VERSÃO ANTIGA DO ROTEIRO E ESTÁ DESATIVADA, PARA ACESSAR O ROTEIRO ATUAL [ACESSE ESTE LINK](#)

Biogeografia de ilhas - Roteiro em R

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, "Teoria da biogeografia de ilhas". Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções. O roteiro abaixo vai ajudá-lo a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria.

Preparando o R

Este exercício é feito em [R](#), mas você não precisa conhecer a linguagem R, porque damos os comandos já prontos para executar. Eles estão reproduzidos nesta página, e também em um arquivo, abaixo. A única coisa que você precisa saber é como enviar os comandos escritos neste arquivo para o R. Para isso você pode copiar os comandos desta página e colar na linha de comando do R. Mas é bem mais prático usar o arquivo de comandos, ou *script*. Para isso, siga os seguintes passos:

Executando o script

1. Crie um diretório em seu computador para este exercício
2. Baixe neste diretório os arquivos:
 1. *script*: [script_biogeo.r](#)
 2. funções: [biogeog_func.r](#)
3. Abra o arquivo de comandos em um editor de códigos.
4. Carregue as funções deste exercício com o comando
5. Execute os comandos enviando-os para o R, começando por carregar as funções do arquivo `biogeog_func.r`:

```
source("biogeog_func.r")
```

Relação espécies-área



"A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia" (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento de espécies com a área em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados em um trabalho em 1968 (ver referências no fim da página). Estão disponíveis neste [site](#) .

```
# Número de espécies endêmicas de plantas vasculares em nove localidades da
Califórnia.

# Dados
(calif=data.frame(
  local=c("Tiburon", "SanFran", "StaBarbara", "StaMonica", "Marin",
    "StaCruz", "Monterey", "SanDiego", "California"),
  area=c(5.9, 45, 110, 320, 529, 1386, 3324, 4260, 24520),
  riqueza=c(370, 640, 680, 640, 1060, 1200, 1400, 1450, 2525)
))

# Gráfico
plot(riqueza~area, data=calif, xlab="Área", ylab="Número de
espécies", main="Menina eu vou pra Califórnia...",
  bty="l", font.lab=2)
```

A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

$$S = c A^z$$

onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajuste este modelo com uma regressão não linear gaussiana (função `nls` do R):

```
## Ajuste da funcao de potencia
mod1 = nls(riqueza~C*area^z, data=calif, start=c(C=245, z=0.22))
## Coeficientes estimados
(cf1 = coef(mod1))
```

E adicione a curva do modelo ao gráfico:

```
## Curva do modelo
curve(cf1[1]*x^cf1[2], add=T, col="blue", lwd=1.5)
```

Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

```
# Ajuste da regressao linear em escala log
mod2=lm(log10(riqueza)~log10(area), data=calif)
```

```
#Resumo da regressão
summary(mod2)
```

Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e corresponde a dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **A**. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

```
## coeficientes
cf2=coef(mod2)
## z
(m2.z=cf2[2])
# C
(m2.C=10^(cf2[1]))
```

Faça o gráfico em escala log e adicione a linha da regressão:

```
# Gráfico
plot(riqueza~area,data=calif,log="xy",xlab="Área",ylab="Número de
espécies",main=c("Menina eu vou pra Califórnia..."),
paste("C = ",round(m2.C,2),"; z = ",round(m2.z,2))),bty="l",font.lab=2)
abline(mod2,col=2)
par(mfrow=c(1,1))
```

Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Rode os comandos abaixo:

```
par(mfrow=c(2,2))
## variando z
spp.area(c = 1.5 , z = .15, ylim=c(1,40))
spp.area(c = 1.5 , z = .28, ylim=c(1,40))
## variando c
spp.area(c = 1.5 , z = .25, ylim=c(1,40))
spp.area(c = 2.1 , z = .25, ylim=c(1,40))
```

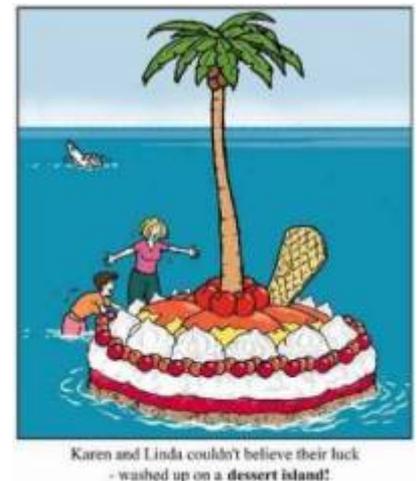
Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica. Note também que a função `lme` permite variar os dois parâmetros da equação: **c** e **z**. Altere os valores desses parâmetros e interprete o significado biológico.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de metapopulações com chuva de propágulos. Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de n espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas (tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80), pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que que o dono da empresa de figurinhas não é sacana e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo um pacote por vez. 😞

```
# Primeiro criamos todas as figurinhas possíveis
(figu=paste("fig.",1:100,sep=""))
# Agora simulamos uma ida à banca
# Um pacote
sample(figu,5,replace=T)
# Outro pacote
sample(figu,5,replace=T)
# E mais outro
sample(figu,5,replace=T)
```

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 1000 idas à banca.

```
album=numeric()
cpl=numeric()
for(i in 1:1000){
  album=union(album,sample(figu,5,replace=T))
  cpl[i]=length(unique(album))
}
par(mfrow=c(1,1))
plot(1:1000,cpl,xlim=c(0,500),ylim=c(0,100),type="l",bty="l",
     xlab="Número de pacotes",ylab="Número de figurinhas (excluindo as
     repetidas)",
     main="Álbum de figurinhas",lwd=2,col=2,font.lab=2)
abline(h=100,lty=3)
```

Através de uma simulação como essa podemos ter idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o

álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! Isso nunca ocorre na vida real! Mas e se fôssem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos a função `chove.chuva`. Seus argumentos são:

- `Nspp`: número de espécies colonizadoras
- `chuva`: número de propágulos por evento de colonização
- `abund`: abundância de cada propágulo no continente
- `tempo`: quantos eventos de colonização

Com ela podemos, por exemplo, simular que há 100 espécies, chegam 5 propágulos por ano na ilha, que no continente há 100 propágulos para cada espécie e irão se passar 100 anos.

```
chove.chuva( Nspp = 100 , chuva = 5 , abund = rep(100,100) , tempo = 100)
```

Podemos avaliar o efeito da premissa de igual probabilidade de colonização. Veja o que acontece se no continente houver 100 indivíduos de uma única espécie e 99 espécies com apenas um indivíduo:

```
chove.chuva( Nspp = 100 , chuva = 5 , abund = c(100,rep(1,99)) , tempo = 100)
```

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha ficava sempre com o mesmo número de espécies do continente. Então adaptamos a função preexistente `chove.chuva` para que ela passe a exterminar algumas espécies ao acaso. A nova função chama-se `dancando.na.chuva`, e tem um novo argumento, `tx.ext`, que é a probabilidade de cada espécie se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

```
dancando.na.chuva(Nspp=100, chuva=5, abund=rep(100,100), tempo=100,
```

```
tx.ext=0.1)
```

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente:

```
dancando.na.chuva(Nspp=100, chuva=5, abund=rep(100,100), tempo=1000,
tx.ext=.1)
```

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

O equilíbrio de MacArthur & Wilson



A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.

Faça o gráfico:

```
par(mfrow=c(1,1))
I = 0.5 ; P = 100
curve(I - I*x/P, 0, P, bty="n", xaxt="n", yaxt="n", xlab="Número de espécies",
ylab="Taxa de imigração", font.lab=2, lwd=2)
abline(v=0)
abline(h=0)
mtext("P", side=1, at=P, font=2)
mtext("I", side=2, at=I, font=2, las=1)
```

O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com

uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:

```
E = 0.8
curve((E/P)*x, 0, P, bty="n", xaxt="n", yaxt="n", xlab="Número de espécies",
      ylab="Taxa de extinção", font.lab=2, lwd=2)
abline(v=0)
abline(v=P, lty=3)
abline(h=0)
abline(h=E, lty=3)
mtext("P", side=1, at=P, font=2)
mtext("E", side=2, at=E, font=2, las=1)
```

Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - (I/P)S - (E/P)S$$

E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\hat{S} = \frac{I \cdot P}{I + E}$$

$$\hat{T} = \frac{I \cdot E}{I + E}$$

que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\hat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\hat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

Utilize a função `grafeq` para criar um gráfico do modelo:

```
# testando...
grafeq(E = .5 , I = .5 , P = 100)
```

Agora experimente mudar os valores de **E**, **I** e **P**. O que acontece com o ponto de equilíbrio? Para dar uma mãozinha, desenvolvemos estas (des)animações:

Aumentando apenas E

```
a=seq(from=.01, to=1, by=.01)
for(i in 1:100){
  grafeq(E=a[i], I=.5, P=100)
  Sys.sleep(.04)
```

```
}
```

Aumentando apenas I

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=.5,I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

Aumentando I e E

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=a[i],I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

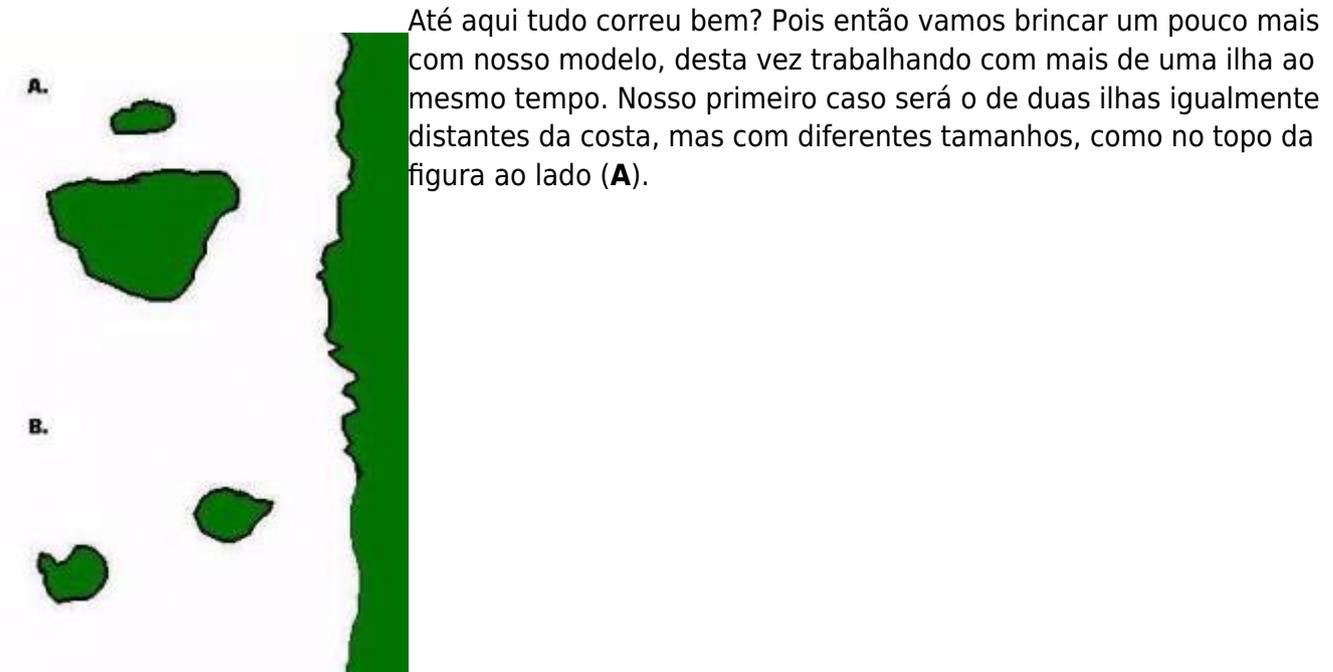
Aumentando I e diminuindo E

```
b=seq(from=1,to=.01,by=-.01)  
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=b[i],I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

umentando E e diminuindo I

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=a[i],I=b[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente, menor a taxa de imigração.

Com a função MW você poderá fazer a combinação de ilhas que você quiser e ver se no final consegue encontrar uma relação espécies-área, nosso ponto de partida. Afinal, foi para explicar essa relação que esta teoria foi criada. 😊

Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

- *areas* : área de cada ilha, em qualquer unidade
- *dist*: distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade
- *P*: total de espécies colonizadoras (*Pool* de espécies)
- *a, b* : intercepto e inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção e área.
- *c, d* : intercepto e inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização e área.

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo vetores com valores diferentes para os dois primeiros argumentos, veja os exemplos a seguir. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área.

Ilhas com diferentes áreas, mas com as mesmas distâncias

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=rep(50,5) , P=100)
```

Ilhas com as mesmas áreas, mas com diferentes distâncias

```
MW(areas=rep(50,5) , dist=c(1,15,30,60,90) , P=100)
```

Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.

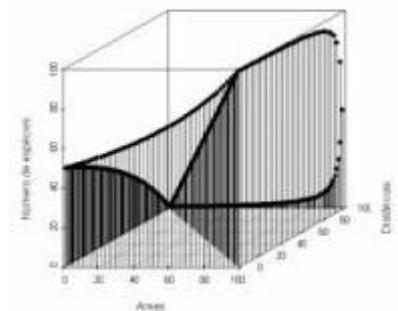
Agora vamos variar área e distância ao mesmo tempo:

Ilhas com diferentes áreas e distâncias

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=c(90,60,30,15,1) , P=100)
```

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=c(1,15,30,60,90) , P=100)
```

```
MW(areas=c(1,10,15,30,45) , dist=c(2,20,30,60,90) , P=100)
```



Neste segundo exemplo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia.** Londrina, Ed. Planta. Capítulo 7.
- **Stevens, M. H. 2009. A primer of ecology with R.** New York. Springer. Capítulo 10.
- **MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press.

From:

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

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeor_old



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



Biogeografia de ilhas - Roteiro em R com código base

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, "Teoria da biogeografia de ilhas". Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções. O roteiro abaixo vai ajudá-lo a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria.

Preparando o R

Este exercício é feito em R, mas você não precisa conhecer a linguagem R, porque damos os comandos já prontos para executar. Eles estão reproduzidos nesta página, e também em um arquivo, abaixo. A única coisa que você precisa saber é como enviar os comandos escritos neste arquivo para o R. Para isso você pode copiar os comandos desta página e colar na linha de comando do R. Mas é bem mais prático usar o arquivo de comandos, ou *script*. Para isso, siga os seguintes passos:

Executando o script

1. Crie um diretório em seu computador para este exercício
2. Baixe neste diretório os arquivos:
 1. *script*: [script_biogeo.r](#)
 2. funções: [biogeog_func.r](#)
3. Abra o arquivo de comandos em um editor de códigos.
4. Carregue as funções deste exercício com o comando
5. Execute os comandos enviando-os para o R, começando por carregar as funções do arquivo `biogeog_func.r`:

```
source("biogeog_func.r")
```

Relação espécies-área



"A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia" (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento de espécies com a área em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados em um trabalho em 1968 (ver referências no fim da página). Estão disponíveis neste [site](#) .

```
# Número de espécies endêmicas de plantas vasculares em nove localidades da
Califórnia.

# Dados
(calif=data.frame(
  local=c("Tiburon", "SanFran", "StaBarbara", "StaMonica", "Marin",
    "StaCruz", "Monterey", "SanDiego", "California"),
  area=c(5.9, 45, 110, 320, 529, 1386, 3324, 4260, 24520),
  riqueza=c(370, 640, 680, 640, 1060, 1200, 1400, 1450, 2525)
))

# Gráfico
plot(riqueza~area, data=calif, xlab="Área", ylab="Número de
espécies", main="Menina eu vou pra Califórnia...",
  bty="l", font.lab=2)
```

A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

$$S = c A^z$$

onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajuste este modelo com uma regressão não linear gaussiana (função `nls` do R):

```
## Ajuste da funcao de potencia
mod1 = nls(riqueza~C*area^z, data=calif, start=c(C=245, z=0.22))
## Coeficientes estimados
(cf1 = coef(mod1))
```

E adicione a curva do modelo ao gráfico:

```
## Curva do modelo
curve(cf1[1]*x^cf1[2], add=T, col="blue", lwd=1.5)
```

Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

```
# Ajuste da regressao linear em escala log
mod2=lm(log10(riqueza)~log10(area), data=calif)
```

```
#Resumo da regressão
summary(mod2)
```

Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e corresponde a dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **c**. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

```
## coeficientes
cf2=coef(mod2)
## z
(m2.z=cf2[2])
# C
(m2.C=10^(cf2[1]))
```

Faça o gráfico em escala log e adicione a linha da regressão:

```
# Gráfico
plot(riqueza~area,data=calif,log="xy",xlab="Área",ylab="Número de
espécies",main=c("Menina eu vou pra Califórnia..."),
  paste("C = ",round(m2.C,2),"; z = ",round(m2.z,2))),bty="l",font.lab=2)
abline(mod2,col=2)
par(mfrow=c(1,1))
```

Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Rode os comandos abaixo:

```
par(mfrow=c(2,2))
## variando z
spp.area(c = 1.5 , z = .15, ylim=c(1,40))
spp.area(c = 1.5 , z = .28, ylim=c(1,40))
## variando c
spp.area(c = 1.5 , z = .25, ylim=c(1,40))
spp.area(c = 2.1 , z = .25, ylim=c(1,40))
```

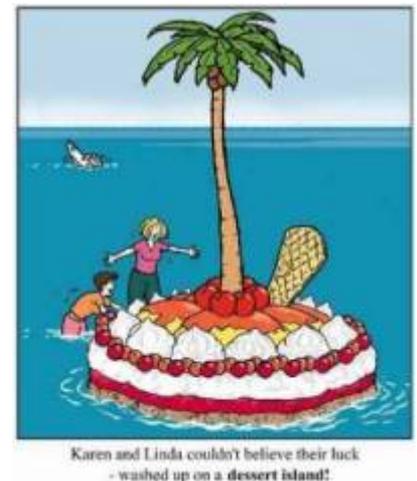
Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica. Note também que a função `lme` permite variar os dois parâmetros da equação: **c** e **z**. Altere os valores desses parâmetros e interprete o significado biológico.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de metapopulações com chuva de propágulos. Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de n espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas (tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80), pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que que o dono da empresa de figurinhas não é sacana e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo um pacote por vez. 😞

```
# Primeiro criamos todas as figurinhas possíveis
(figu=paste("fig.",1:100,sep=""))
# Agora simulamos uma ida à banca
# Um pacote
sample(figu,5,replace=T)
# Outro pacote
sample(figu,5,replace=T)
# E mais outro
sample(figu,5,replace=T)
```

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 1000 idas à banca.

```
album=numeric()
cpl=numeric()
for(i in 1:1000){
  album=union(album,sample(figu,5,replace=T))
  cpl[i]=length(unique(album))
}
par(mfrow=c(1,1))
plot(1:1000,cpl,xlim=c(0,500),ylim=c(0,100),type="l",bty="l",
     xlab="Número de pacotes",ylab="Número de figurinhas (excluindo as
     repetidas)",
     main="Álbum de figurinhas",lwd=2,col=2,font.lab=2)
abline(h=100,lty=3)
```

Através de uma simulação como essa podemos ter idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o

álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! Isso nunca ocorre na vida real! Mas e se fôssem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos a função `chove.chuva`. Seus argumentos são:

- `Nspp`: número de espécies colonizadoras
- `chuva`: número de propágulos por evento de colonização
- `abund`: abundância de cada propágulo no continente
- `tempo`: quantos eventos de colonização

Com ela podemos, por exemplo, simular que há 100 espécies, chegam 5 propágulos por ano na ilha, que no continente há 100 propágulos para cada espécie e irão se passar 100 anos.

```
chove.chuva( Nspp = 100 , chuva = 5 , abund = rep(100,100) , tempo = 100)
```

Podemos avaliar o efeito da premissa de igual probabilidade de colonização. Veja o que acontece se no continente houver 100 indivíduos de uma única espécie e 99 espécies com apenas um indivíduo:

```
chove.chuva( Nspp = 100 , chuva = 5 , abund = c(100,rep(1,99)) , tempo = 100)
```

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha ficava sempre com o mesmo número de espécies do continente. Então adaptamos a função preexistente `chove.chuva` para que ela passe a exterminar algumas espécies ao acaso. A nova função chama-se `dancando.na.chuva`, e tem um novo argumento, `tx.ext`, que é a probabilidade de cada espécie se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

```
dancando.na.chuva(Nspp=100, chuva=5, abund=rep(100,100), tempo=100,
```

```
tx.ext=0.1)
```

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente:

```
dancando.na.chuva(Nspp=100, chuva=5, abund=rep(100,100), tempo=1000,
tx.ext=.1)
```

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

O equilíbrio de MacArthur & Wilson



A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.

Faça o gráfico:

```
par(mfrow=c(1,1))
I = 0.5 ; P = 100
curve(I - I*x/P, 0, P, bty="n", xaxt="n", yaxt="n", xlab="Número de espécies",
ylab="Taxa de imigração", font.lab=2, lwd=2)
abline(v=0)
abline(h=0)
mtext("P", side=1, at=P, font=2)
mtext("I", side=2, at=I, font=2, las=1)
```

O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com

uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:

```
E = 0.8
curve((E/P)*x, 0, P, bty="n", xaxt="n", yaxt="n", xlab="Número de espécies",
      ylab="Taxa de extinção", font.lab=2, lwd=2)
abline(v=0)
abline(v=P, lty=3)
abline(h=0)
abline(h=E, lty=3)
mtext("P", side=1, at=P, font=2)
mtext("E", side=2, at=E, font=2, las=1)
```

Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - (I/P)S - (E/P)S$$

E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\hat{S} = \frac{I \cdot P}{I + E}$$

$$\hat{T} = \frac{I \cdot E}{I + E}$$

que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\hat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\hat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

Utilize a função `grafeq` para criar um gráfico do modelo:

```
# testando...
grafeq(E = .5 , I = .5 , P = 100)
```

Agora experimente mudar os valores de **E**, **I** e **P**. O que acontece com o ponto de equilíbrio? Para dar uma mãozinha, desenvolvemos estas (des)animações:

Aumentando apenas E

```
a=seq(from=.01, to=1, by=.01)
for(i in 1:100){
  grafeq(E=a[i], I=.5, P=100)
  Sys.sleep(.04)
```

```
}
```

Aumentando apenas I

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=.5,I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

Aumentando I e E

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=a[i],I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

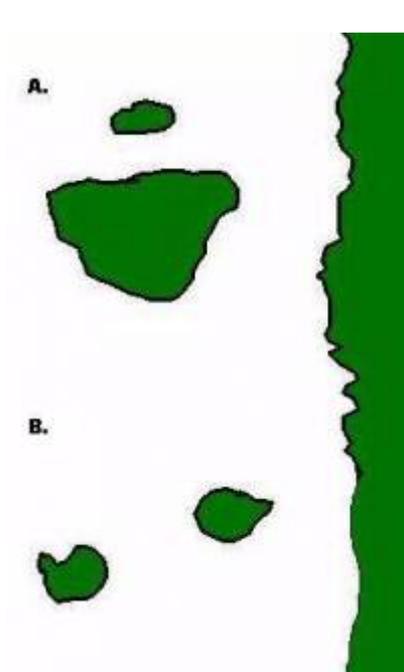
Aumentando I e diminuindo E

```
b=seq(from=1,to=.01,by=-.01)  
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=b[i],I=a[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

umentando E e diminuindo I

```
for(i in 1:100){  
  grafeq(E=a[i],I=b[i],P=100)  
  Sys.sleep(.04)  
}
```

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente, menor a taxa de imigração.

Com a função MW você poderá fazer a combinação de ilhas que você quiser e ver se no final consegue encontrar uma relação espécies-área, nosso ponto de partida. Afinal, foi para explicar essa relação que esta teoria foi criada. 😊

Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

- *areas* : área de cada ilha, em qualquer unidade
- *dist*: distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade
- *P*: total de espécies colonizadoras (*Pool* de espécies)
- *a, b* : intercepto e inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção e área.
- *c, d* : intercepto e inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização e área.

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo vetores com valores diferentes para os dois primeiros argumentos, veja os exemplos a seguir. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área.

Ilhas com diferentes áreas, mas com as mesmas distâncias

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=rep(50,5) , P=100)
```

Ilhas com as mesmas áreas, mas com diferentes distâncias

```
MW(areas=rep(50,5) , dist=c(1,15,30,60,90) , P=100)
```

Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.

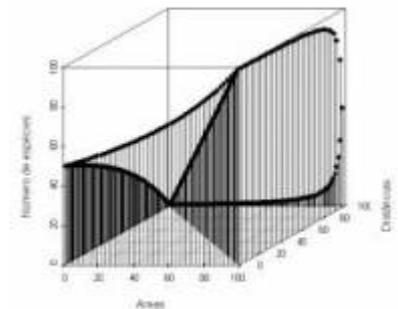
Agora vamos variar área e distância ao mesmo tempo:

Ilhas com diferentes áreas e distâncias

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=c(90,60,30,15,1) , P=100)
```

```
MW(areas=c(1,15,30,60,90) , dist=c(1,15,30,60,90) , P=100)
```

```
MW(areas=c(1,10,15,30,45) , dist=c(2,20,30,60,90) , P=100)
```



Neste segundo exemplo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia.** Londrina, Ed. Planta. Capítulo 7.
- **Stevens, M. H. 2009. A primer of ecology with R.** New York. Springer. Capítulo 10.
- **MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press.
- [História da ideia e seu primeiro teste](#), do [blog de Edward Wilson](#), um dos seus autores.

From:

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

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeor_passo



Last update: **2017/11/14 14:40**



Biogeografia de ilhas - Roteiro no EcoVirtual com Rcmdr

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, [The Theory of Island Biogeography](#). Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções.

O roteiro a seguir vai ajudá-lo(a) a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria, assim:

1. A seção “*Relação espécies-área*” mostra a relação empírica entre riqueza de espécies e áreas de ilhas ou manchas de hábitat. Uma das motivações da Teoria de Biogeografia de Ilhas foi explicar esta relação como o resultado do balanço entre entrada de novas espécies por colonização e a perda por extinções em uma ilha.
2. A seção “*Um modelo colonização-extinção*” simula um sistema simples em que a chegada e perda de espécies se equilibram.
3. Finalmente, a seção *O equilíbrio de MacArthur & Wilson* mostra como o modelo básico da Teoria de Biogeografia de Ilhas é construído a partir da ideia geral de um equilíbrio entre taxas de entrada e de saídas. Mostramos, também como este modelo pode ser usado para avaliar os efeitos dos tamanho das ilhas e de sua distância ao continente.

Relação espécies-área

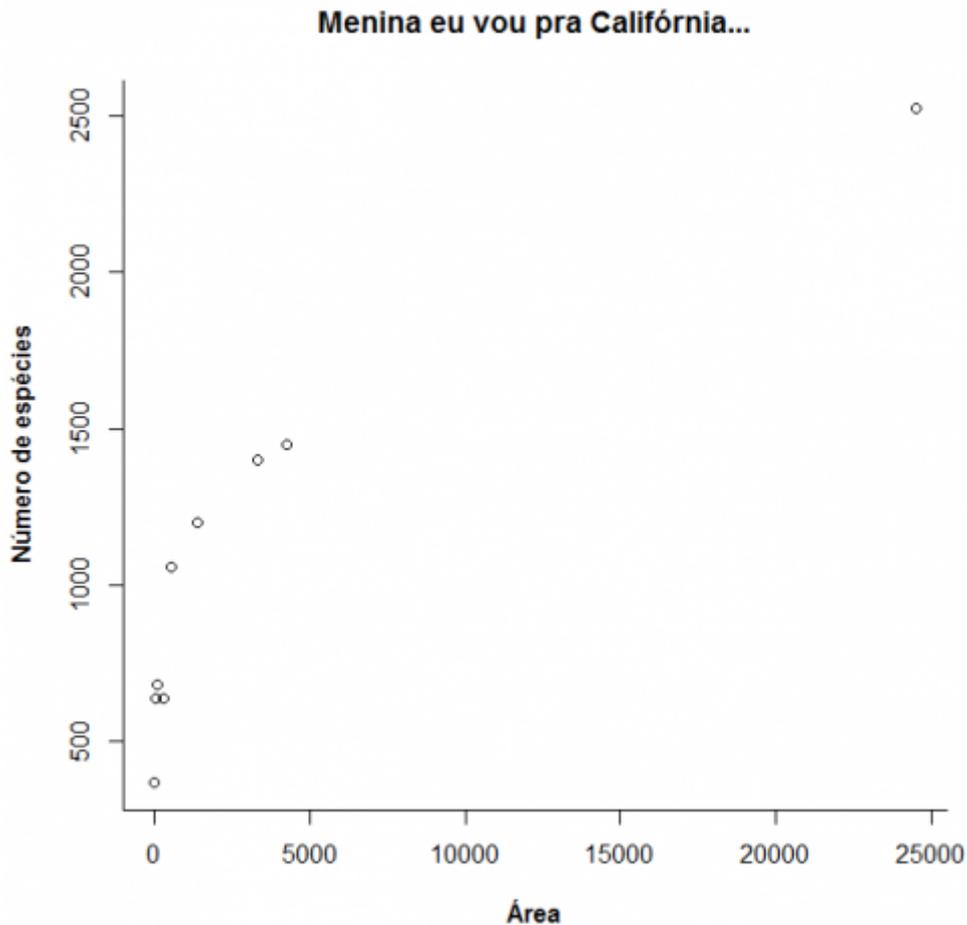


“A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia” (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento do número de espécies com o aumento da área de habitat em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é um dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia que foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados em um trabalho em 1968 e estão disponíveis neste [site](#).

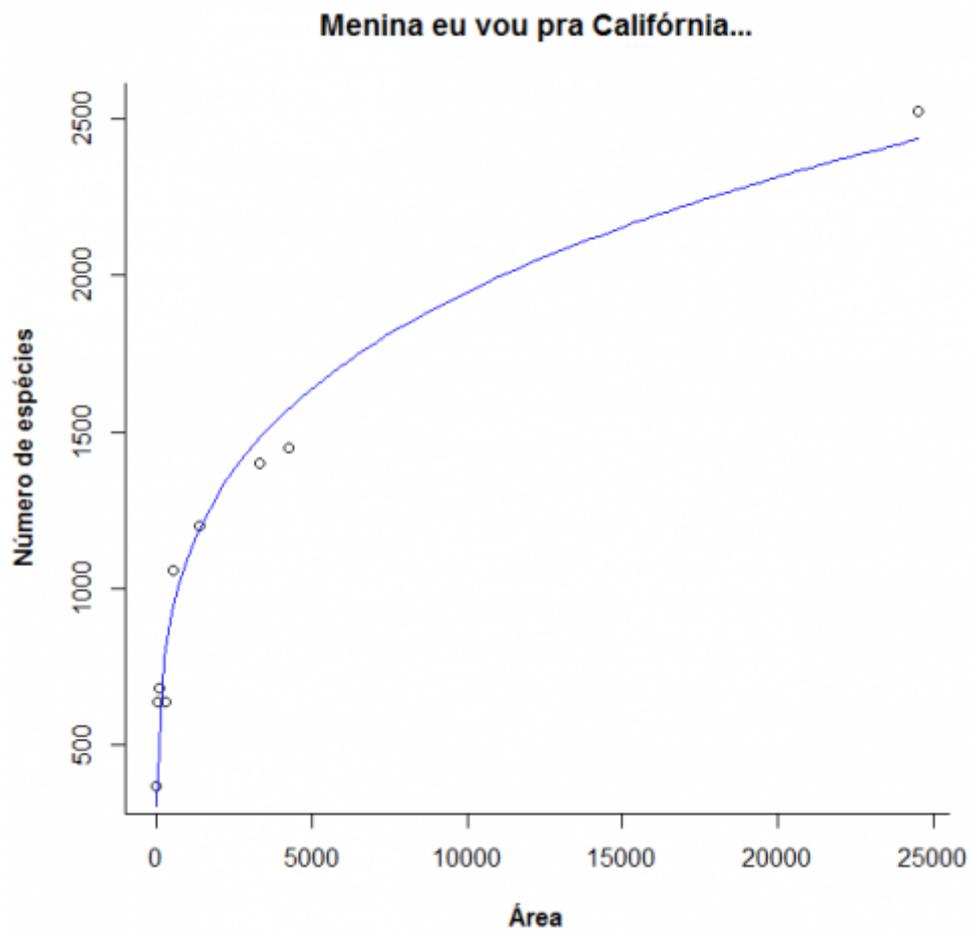


A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

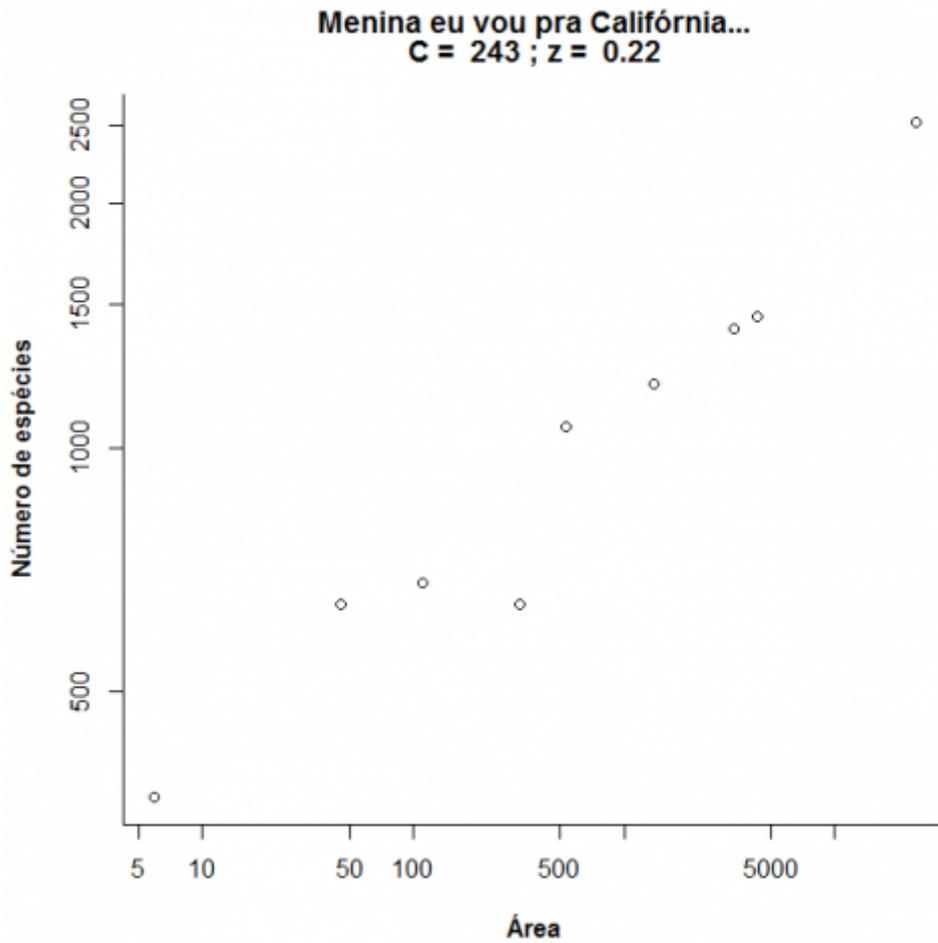
$$S = c A^z$$

onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajustando este modelo com uma regressão não linear gaussiana adicionamos a curva do modelo ao gráfico:



Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

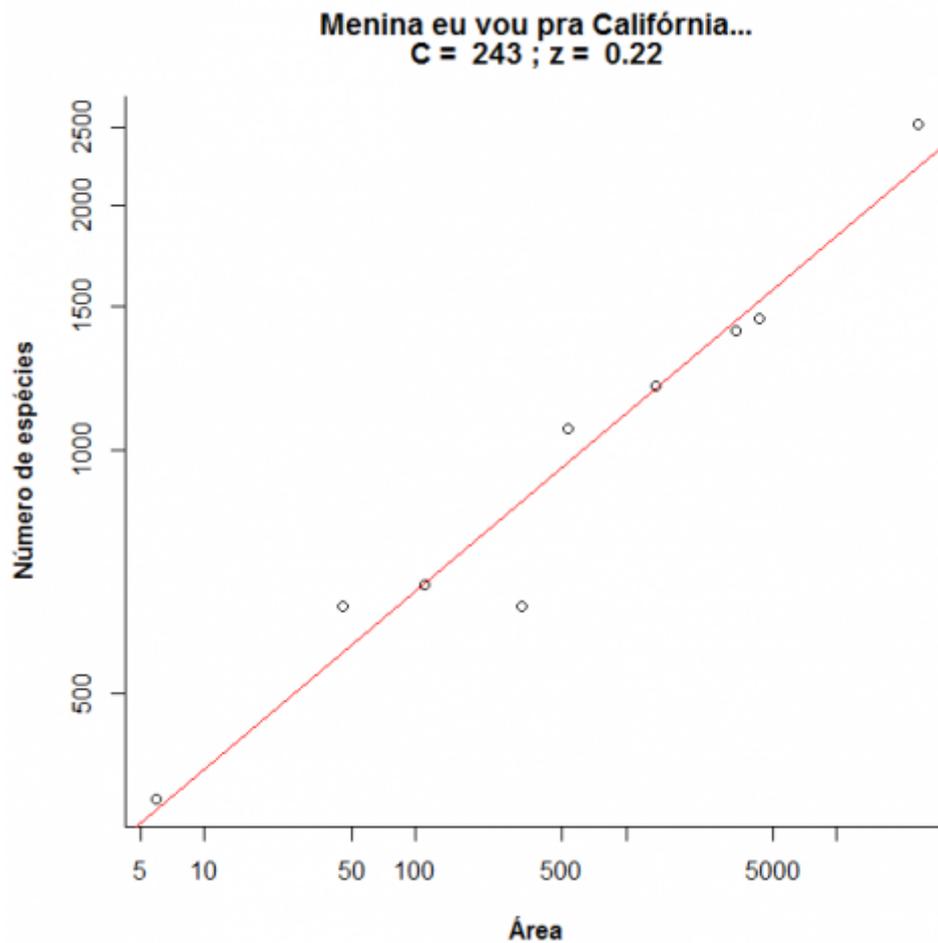


Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **c**¹³⁾. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

Modelo	Intercepto	Inclinação
Linear	242.9958	0.2197585
Não-linear	195.767284	0.249416



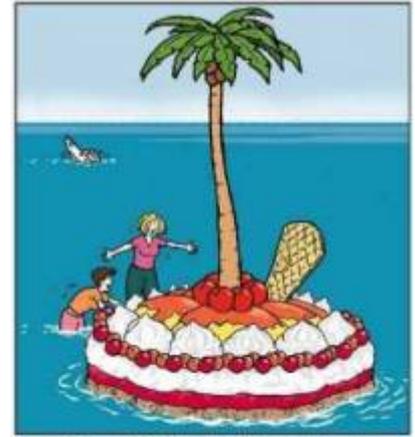
Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Clique no botão **Evalúate** abaixo e use o menu para avaliar o efeito dos parâmetros. Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica em base 10.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Karen and Linda couldn't believe their luck - washed up on a dessert island!

Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de **metapopulações com chuva de propágulos**. Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de **n** espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas ¹⁴⁾, pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que o dono da empresa de figurinhas é honesto e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo

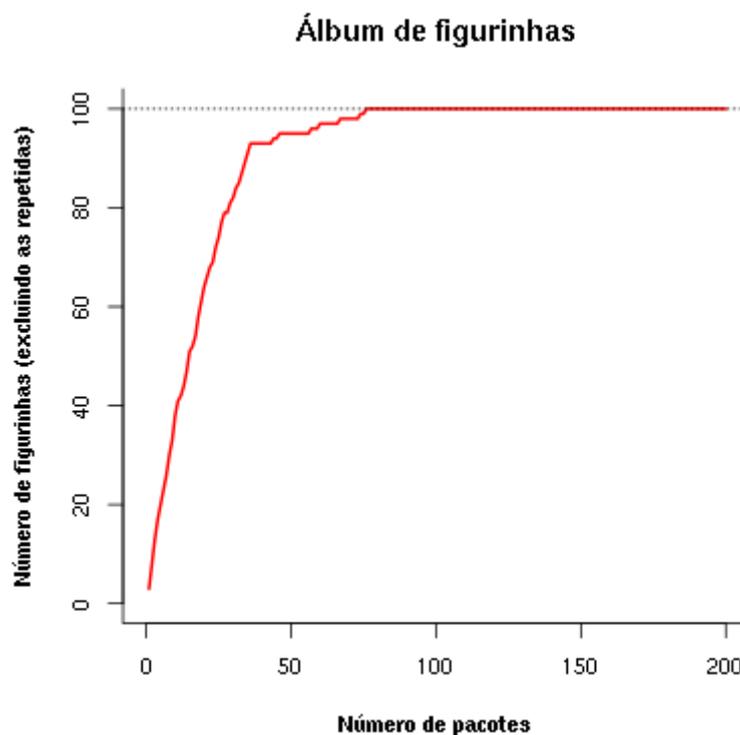
um pacote por vez. 😊

Abaixo o código em R para simular esta situação. Para ver o resultado clique nos botões **Evaluate** nesta página ou copie o código e cole-o na janela *RScript* do Rcmdr e clique no botão **Submit**.

Primeiro criamos uma lista de 100 figurinhas:

e agora sorteamos um pacote com cinco figurinhas ¹⁵⁾:

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 300 idas à banca:



Uma simulação como essa dá uma idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! E se fossem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos uma função em R que vai gerar um gráfico interativo nessa página:

Clique no botão **Evaluate** para carregar a função. Se tudo correu bem, você verá a mensagem **Função carregada!**. Se acontecer algum problema, recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador) e tente outra vez.

Agora podemos criar o gráfico da função. Primeiro, no quadro abaixo, **escolha a opção Sage na**

caixa Language, no canto superior direito da janela de códigos. Em seguida clique no botão Evaluate e você terá um menu com as opções:

- Número de espécies colonizadoras
- Número de propágulos por evento de colonização
- Número de eventos de colonização
- Proporção de espécies que são abundantes
- Abundância relativa das espécies abundantes, em relação às demais

O gráfico inicial simula que no continente há 100 espécies que podem colonizar a ilha (ou figurinhas para preencher o álbum), chegam 5 propágulos por evento de colonização, e que vão ocorrer 100 eventos de colonização. Experimente outras combinações de valores e faça a interpretação biológica.

Experimente também criar figurinhas mais fáceis de sair. Mudando a opção Prop spp abundantes para 0,1 e a opção Abund relativa spp abundantes para 100 haverá 10% de espécies com abundâncias 100 vezes maiores do que as demais, no continente. Qual a consequência?

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha tende sempre a ter o mesmo número de espécies do continente, dado tempo suficiente. Mas nossa função em R tem um argumento para exterminar algumas espécies ao acaso. O argumento é Taxa de extinção, que é a probabilidade de cada espécie que está na ilha se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

Para criar um gráfico interativo com essa opção **primeiro escolha a opção Sage na caixa Language**, no canto superior direito da janela de códigos abaixo. Em seguida, clique no botão Evaluate. Se tiver algum problema recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador), carregue a função em R (duas janelas de código acima) e então tente outra vez chamar o gráfico.

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente!

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

O equilíbrio de MacArthur & Wilson

Para prosseguir você deve ter o ambiente **R** com os pacotes **Rcmdr** e **Ecovirtual** instalados e carregados. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).



Caso já tenha o R e pacotes instalados

Carregue o pacote principal **RcmdrPlugin.EcoVirtual** pelo menu do R **Pacotes > Carregar Pacotes**, ou pela linha de comando com o código:

```
library("RcmdrPlugin.EcoVirtual")
```



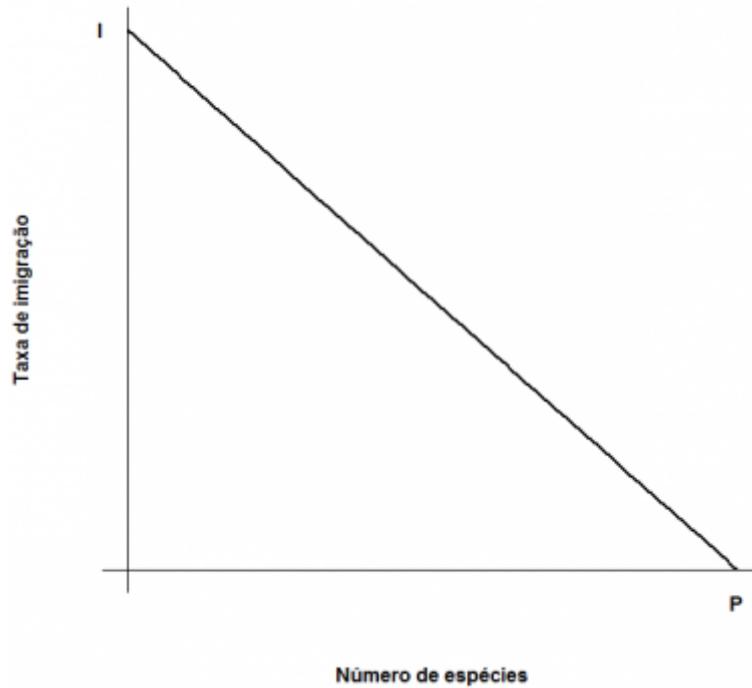
A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

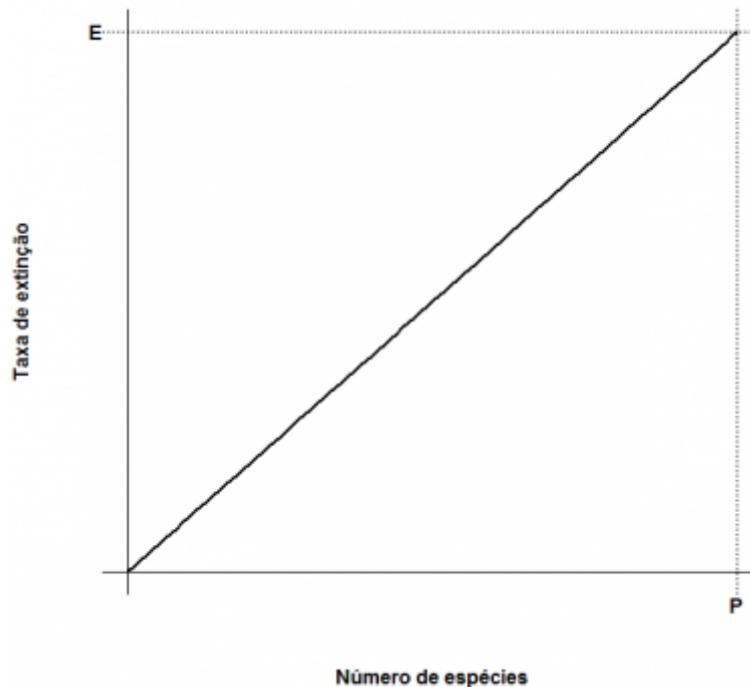
onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.



O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:



Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - (I/P)S - (E/P)S$$

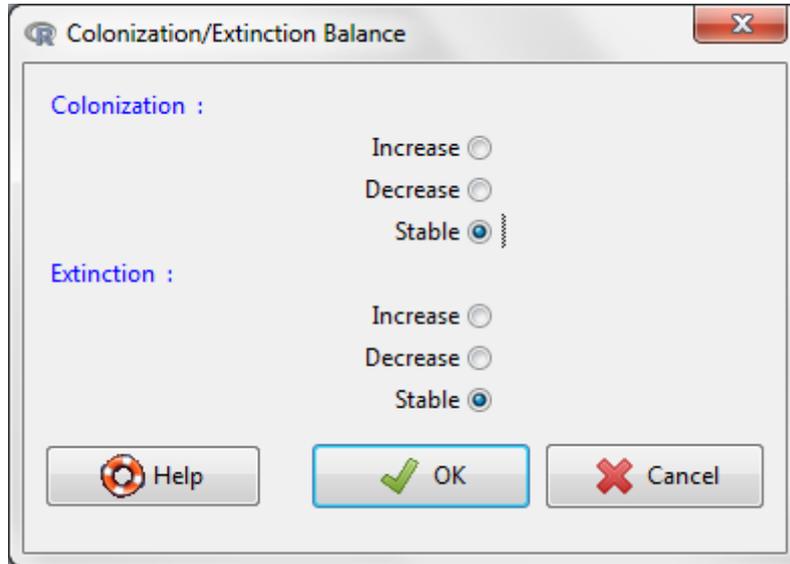
E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\widehat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

$$\widehat{T} = \frac{IE}{I+E}$$

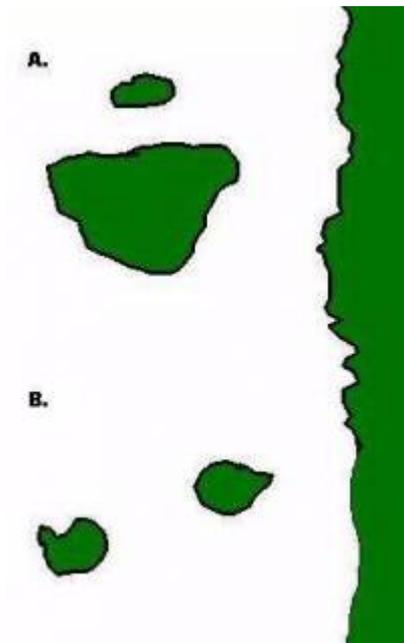
que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\widehat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\widehat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

No vá no menu *Ecovirtual* → *Biogeographical Models* → *Colonization x Extinction*



Selecione as opções *Colonization:Stable* e *Extinction:Increase*. Com isso você simulará uma situação de aumento da taxa máxima de extinção (E), mantida uma taxa máxima de imigração (I) constante. Analise as consequências para a riqueza de espécies e para o *turnover* de espécies na ilha. Experimente as diferentes combinações de aumento e declínio de I e E, e faça a mesma análise.

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente,

menor a taxa de imigração.

No [Rcmdr](#) vá no menu *Ecovirtual* → *Biogeographical Models* → *Island Biogeographical Models* onde você poderá fazer a combinação de ilhas que você quiser e ver se no final consegue encontrar uma relação espécies-área, nosso ponto de partida. Afinal, foi para explicar essa relação que esta teoria foi criada.



Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

Opção	Parâmetro	Significado
Mainland Number of Species	P	número de espécies colonizadoras do continente
Extinction/Area coefficient	b.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção $\$E\$$ e área da ilha.
Extinction/Distance coefficient	h.e	inclinação da relação linear entre taxa máxima de extinção $\$E\$$ e distância da ilha ao continente.
Colonization/Area coefficient	f.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização $\$I\$$ e a área da ilha.

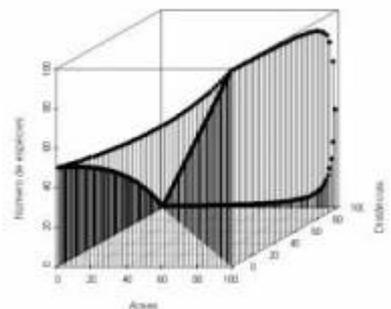
Opção	Parâmetro	Significado
Colonization/Distance coefficient	d.i	inclinação da relação linear entre taxa máxima de colonização \$I\$ e a distância da ilha ao continente.
Ratio Area/Distance effect	weight.A	peso relativo do efeito da área e da distância sobre as taxas máximas \$S\$ e \$I\$. Deve ser um valor entre zero e um. Se o peso é 0.5, o efeito da área e da distância sobre as taxas têm o mesmo peso.
Number of Island		número de ilhas ¹⁶⁾
Distance	dist	distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade ¹⁷⁾
Size	area	área de cada ilha, em qualquer unidade ¹⁸⁾

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo valores diferentes para estes argumentos. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área. Explique a diferença entre os gráficos em termos biológicos. Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.

Esta simulação permite incluir efeito da área da ilha sobre a taxa máxima de colonização. Chamamos isso de **efeito alvo**.

 Também permite incluir efeito da distância da ilha ao continente sobre a taxa de extinção. Chamamos isso de **efeito resgate**.

Caso você não queira incluir estes efeitos, basta indicar valor zero para os parâmetros Colonization/Area coefficient e Extinction/Distance coefficient.



Neste modelo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia.** Londrina, Ed. Planta. Capítulo 7.
- **Johnson, M. P. et al. 1968.** Ecological parameters and plant species diversity. The American Naturalist 102(926).
- **Stevens, M. H. 2009. A primer of ecology with R.** New York. Springer. Capítulo 10.
- **MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press.
- [História da ideia e seu primeiro teste.](#)

13)

se o logarítmo usado é na base dez

14)

tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80

15)

a cada vez que você clica em Evaluate um novo sorteio é feito

16)

apenas para roteiro do RCMDR

17)

na função do R é preciso especificar as distâncias.Ex: `dist=c(10,20)`

18)

na função do R é preciso especificar os tamanhos.Ex: `dist=c(20,10)`

From:

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

Permanent link:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeorcldr>



Last update: **2019/02/13 10:59**



ATENÇÃO: ESTA PÁGINA É UMA VERSÃO ANTIGA DO ROTEIRO E ESTÁ DESATIVADA, PARA ACESSAR O ROTEIRO ATUAL [ACESSE ESTE LINK](#)

Biogeografia de ilhas - Roteiro no EcoVirtual

Em 1967 Robert MacArthur e Edward Wilson publicaram um dos livros mais importantes da ecologia, "Teoria da biogeografia de ilhas". Nele, propuseram a ideia revolucionária de que a quantidade de espécies em um local resulta apenas do balanço entre migrações e extinções. O roteiro abaixo vai ajudá-lo a entender a dedução do modelo básico que sustenta esta teoria.

Relação espécies-área



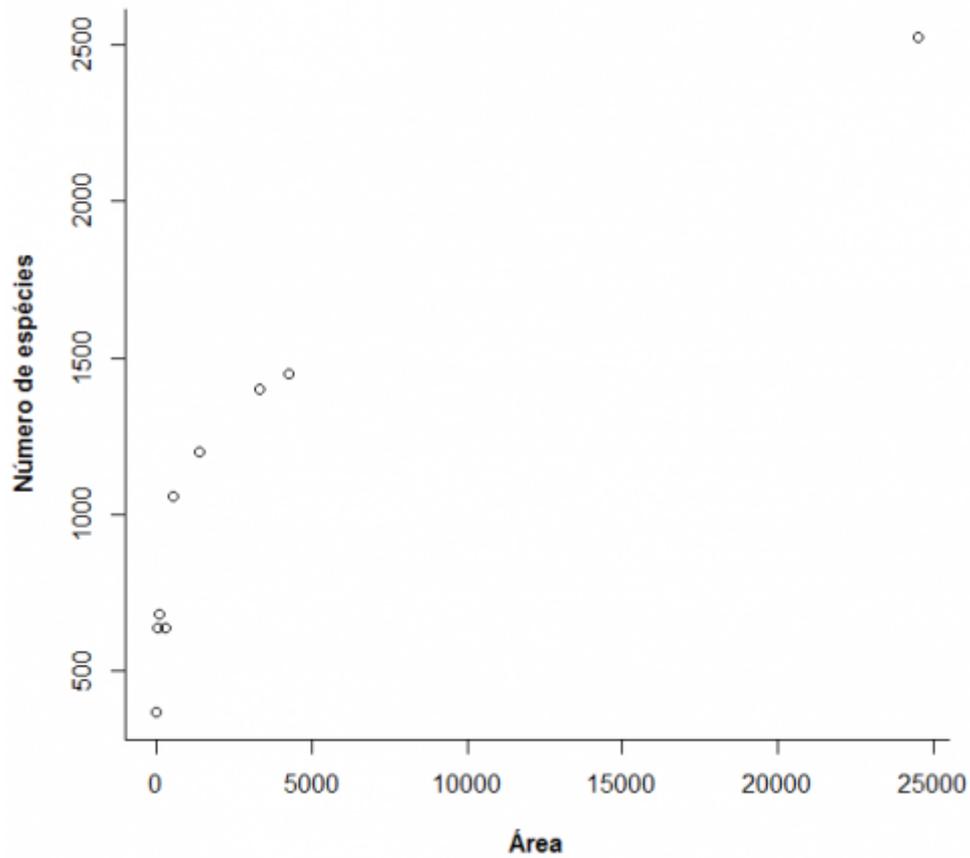
"A relação espécies-área é uma das poucas **leis** genuínas em ecologia" (Gotelli, 2007).

Relação empírica

O aumento de espécies com a área em que elas ocorrem (ilhas, lagos, etc) é dos primeiros padrões empíricos identificados por ecólogos e biogeógrafos.

Vamos analisar a forma de uma relação espécie-área típica: espécies de plantas vasculares endêmicas em regiões da Califórnia foram coletados por Johnson e colaboradores e publicados em um trabalho em 1968 (ver referências no fim da página). Estão disponíveis neste [site](#).

Menina eu vou pra Califórnia...



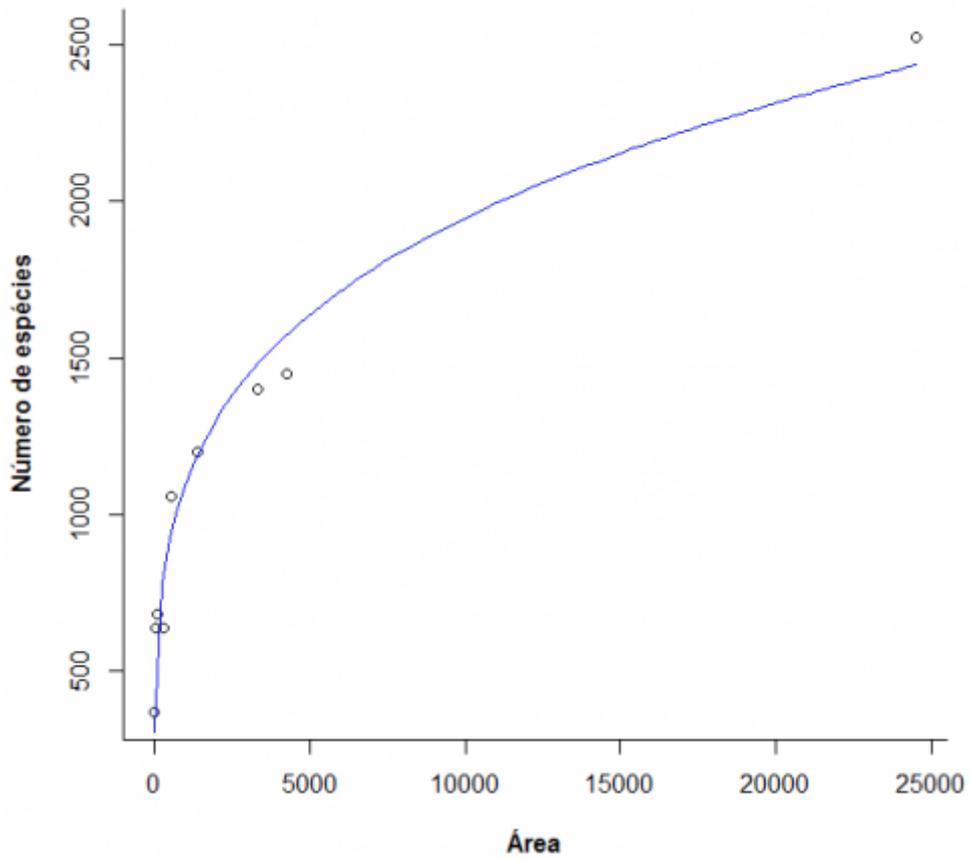
A lei é empírica, e muitas funções matemáticas foram propostas para descrevê-la. Um das mais simples e das mais usadas é a função de potência:

$$S = c A^z$$

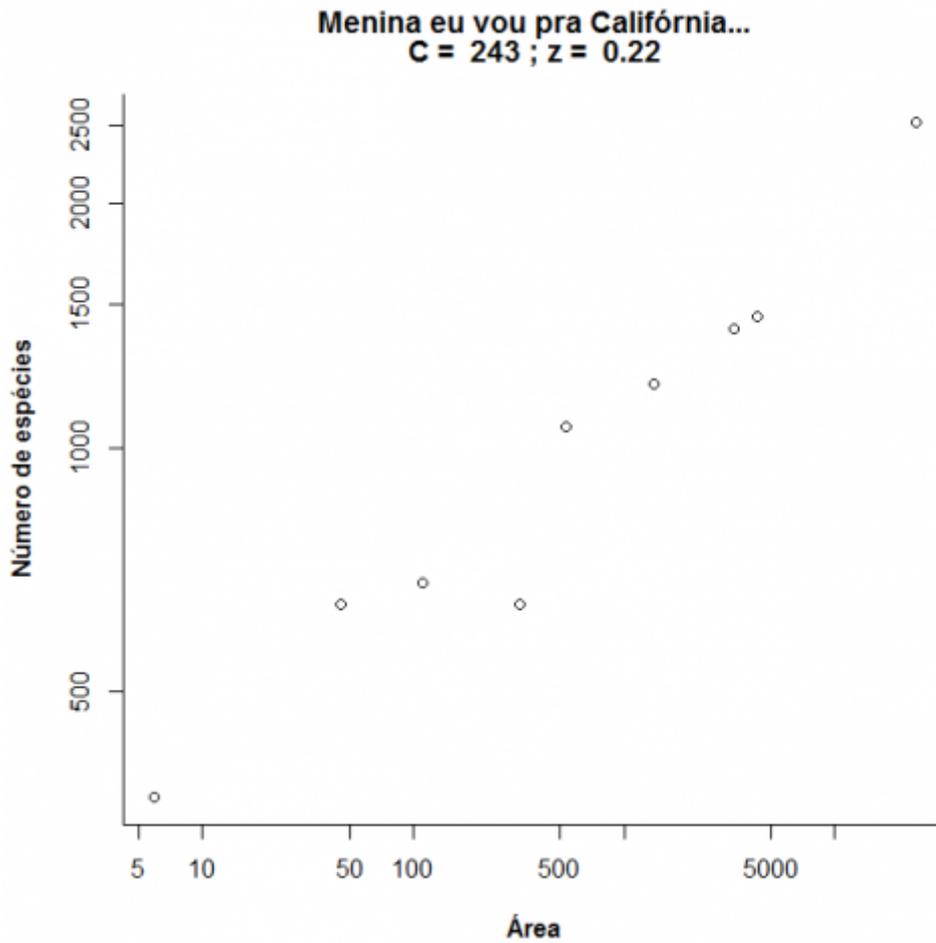
onde **S** é o número de espécies, **A** é a área e **c** e **z** são constantes.

Ajustando este modelo com uma regressão não linear gaussiana adicionamos a curva do modelo ao gráfico:

Menina eu vou pra Califórnia...



Agora observe o que acontece quando transformamos as escalas do gráfico em logaritmos:

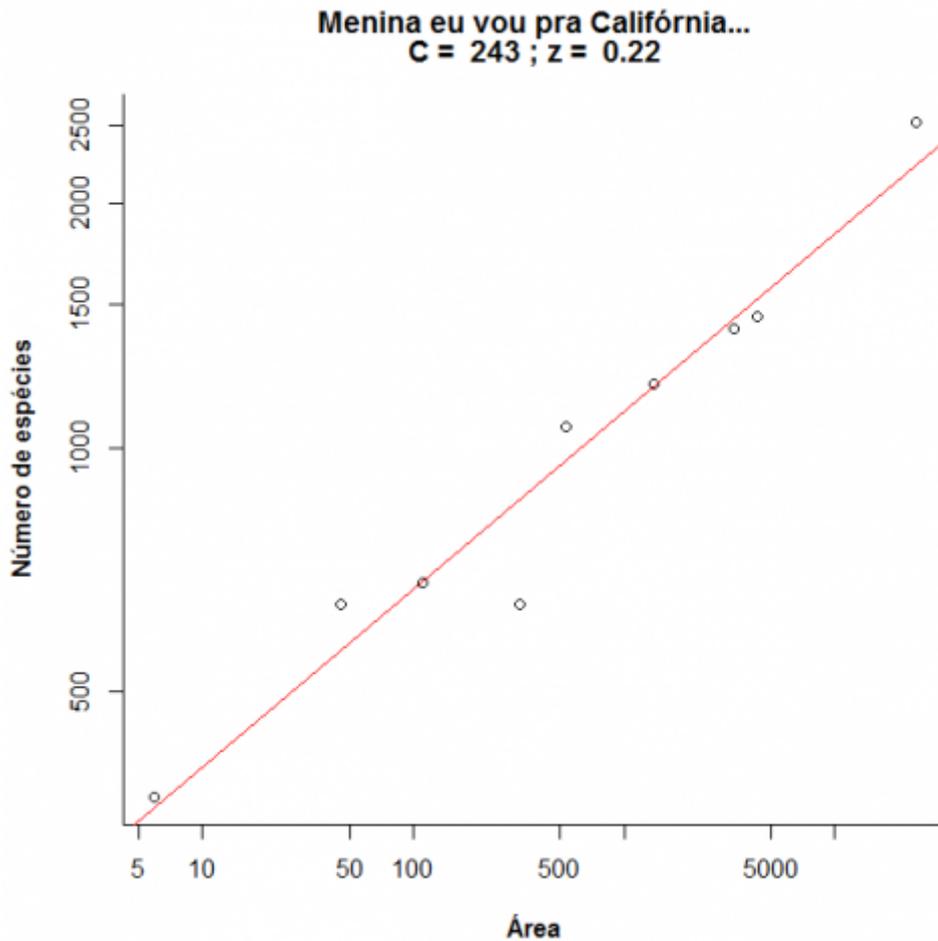


Note que o que era uma função de potência, na escala logaritmica vira uma equação de reta:

$$\log S = \log C + z \log A$$

Nesta regressão a inclinação corresponde ao expoente **z** da função de potência e dez elevado ao intercepto corresponde ao parâmetro **A**¹⁹⁾. Compare os valores obtidos com a regressão linear e não-linear:

Modelo	Intercepto	Inclinação
Linear	242.9958	0.2197585
Não-linear	195.767284	0.249416



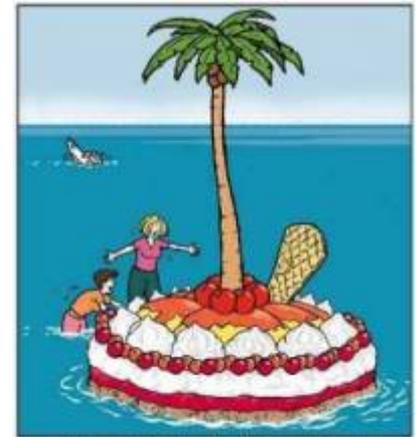
Agora vamos brincar um pouco com a relação espécies-área variando os parâmetros **c** e **z**. Clique no botão **Evaluate** abaixo e use o menu para avaliar o efeito dos parâmetros. Note que os dois eixos do gráfico da direita estão em escala logarítmica em base 10.

Um modelo colonização-extinção



Nos [modelos clássicos de metapopulações](#) a extinção e a imigração determinam a persistência de uma espécie em um sistema de manchas. Aqui faremos basicamente a mesma coisa, só que desta vez consideraremos várias espécies ao mesmo tempo e em vez do tamanho da população nosso interesse será o número de espécies em cada mancha, que no caso serão ilhas.

Colonização



Karen and Linda couldn't believe their luck
- washed up on a dessert island!

Neste exercício usaremos o sistema ilha-continente, que é equivalente ao modelo clássico de **metapopulações com chuva de propágulos**. Nesse sistema, há uma ilha (mais para frente será um arquipélago!) que pode receber propágulos vindos do continente, que assumiremos como um reservatório de **n** espécies e como uma fonte infinita de propágulos.

Imagine que a cada momento chega um determinado número de propágulos vindos do continente à nossa ilha. Se é assim, é de se esperar que com o passar do tempo todas as espécies presentes no continente estejam também presentes na nossa ilha, certo? Quer ver se isso é verdade? A seguir vamos simular um sistema ilha-continente.

Figurinhas



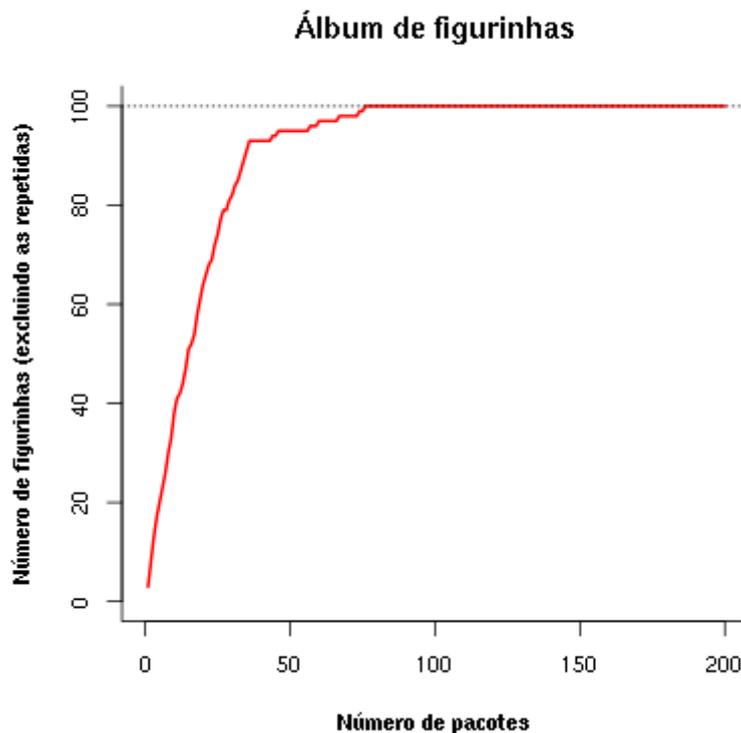
Antes de continuarmos, vamos fazer um exercício de imaginação. Pense nas espécies como figurinhas (tá, as figurinhas não precisam ser de jogadores do Vasco da década de 80), pense nas ilhas desertas como álbuns vazios e pense na chuva de propágulos como pacotinhos de figurinhas vindos da fábrica de figurinhas (a nossa fonte de propágulos). Se em cada pacote vêm 5 figurinhas, quanto tempo leva para completar um álbum com 100 figurinhas? Vamos assumir que o dono da empresa de figurinhas é honesto e produz a mesma quantidade de cada uma dos 100 tipos diferentes de figurinha e também que você é meio mão-de-vaca e compra no máximo um pacote por vez. 😊

Abaixo o código em R para simular esta situação. Para ver o resultado clique nos botões **Evaluate** nesta página ou copie o código e cole-o na janela *RScript* do Rcmdr e clique no botão **Submit**.

Primeiro criamos uma lista de 100 figurinhas

e agora sorteamos um pacote com cinco figurinhas ²⁰⁾:

Vamos simular uma viagem no tempo e ver o que aconteceu depois de 300 idas à banca:



Uma simulação como essa dá uma idéia de quantos pacotinhos teremos que comprar para completar o álbum. Mais um serviço de utilidade pública! Note que a velocidade com que o álbum vai sendo preenchido vai ficando cada vez menor. A gente já sabia disso: quanto mais figurinhas temos, mais repetidas saem.

Mas completar esse álbum foi muito fácil! E se fôsem mais figurinhas? E se eu comprasse mais pacotes por vez? E se houvesse algumas figurinhas mais raras? Para responder a estas e muitas outras perguntas criamos uma função em R que vai gerar um gráfico interativo nessa página:

Clique no botão **Evaluate** para carregar a função. Se tudo correu bem, você verá a mensagem "FUNÇÃO CARREGADA". Se acontecer algum problema, recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador) e tente outra vez.

Agora podemos criar o gráfico da função. Primeiro, no quadro abaixo, escolha a opção **Sage** na caixa **Language**, no canto inferior direito da janela de códigos. Em seguida clique no botão **Evaluate** e você terá um menu com as opções:

- Número de espécies colonizadoras
- Número de propágulos por evento de colonização
- Número de eventos de colonização
- Proporção de espécies que são abundantes
- Abundância relativa das espécies abundantes, em relação às demais

O gráfico inicial simula que no continente há 100 espécies que podem colonizar a ilha (ou figurinhas para preencher o álbum), chegam 5 propágulos por evento de colonização, e que vão ocorrer 100 anos eventos de colonização. Experimente outras combinações de valores e faça a interpretação biológica.

Experimente também criar figurinhas mais fáceis de sair. Mudando a opção Prop spp abundantes para 0,1 e a opção Abund relativa spp abundantes para 100 haverá 10% de espécies com abundâncias 100 vezes maiores do que as demais, no continente. Qual a consequência?

Extinção



No meu tempo, tínhamos que colar as figurinhas no álbum com cola. Sempre usávamos cola branca, porque usar cola de bastão era garantir que perderíamos algumas figurinhas pelo caminho. Vamos imaginar que nossas figurinhas, depois de coladas, têm uma certa chance de descolarem e se perderem. Como fica nosso modelo?

Figurinhas auto-descolantes!

No nosso modelo antigo, que não considerava a possibilidade de extinção, a ilha ficava sempre com o mesmo número de espécies do continente. Mas nossa função em R tem um argumento para exterminar algumas espécies ao acaso. O argumento é Taxa de extinção, que é a probabilidade de cada espécie que está na ilha se extinguir a cada unidade de tempo (medido por eventos de colonização).

Para criar um gráfico interativo com essa opção primeiro escolha a opção **Sage** na caixa Language, no canto inferior direito da janela de códigos que está abaixo. Em seguida clique no botão Evaluate. Se tiver algum problema recarregue a página (opções *reload* ou *refresh* do navegador), carregue a função em R (duas janelas de código acima) e então tente outra vez chamar o gráfico.

Ahã! Agora parece que ficou beeeem mais difícil completar o álbum, não é mesmo?! Será que é possível completá-lo, dado tempo suficiente? Experimente!

O que está acontecendo aqui??? O que acontece quando aumentamos a taxa de extinção? E se aumentamos a chuva? Será que o dono da fábrica de figurinhas é macomunado com o dono da fábrica de cola? Use a função para encontrar as respostas.

Para prosseguir você deve ter o ambiente R com os pacotes Rcmdr e Ecovirtual instalados e carregados. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).

O equilíbrio de MacArthur & Wilson



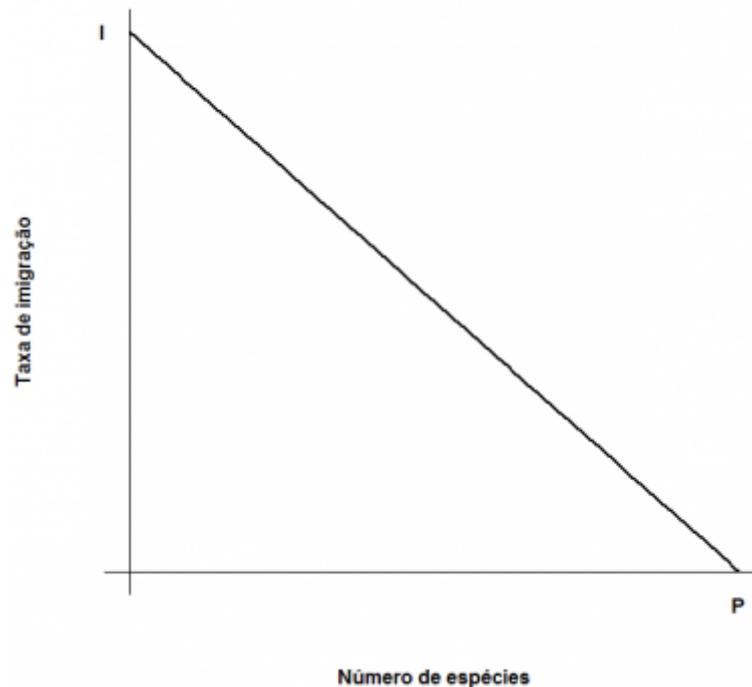
A idéia básica deste modelo é que o número de espécies de uma ilha é um balanço entre a *imigração* de novas espécies vindas do continente e a *extinção* das espécies presentes. Quando as taxas de imigração (λ) e extinção (μ) se igualam, o número de espécies (**S**) atinge um equilíbrio dinâmico:

$$\frac{dS}{dt} = \lambda - \mu S$$

O modelo assume que quanto mais espécies presentes na ilha, menor é a chegada de novas espécies do continente, pelo processo de esgotamento ilustrado com as figurinhas. Neste caso, a função que descreve a taxa de imigração é:

$$\lambda = I - (I/P) S$$

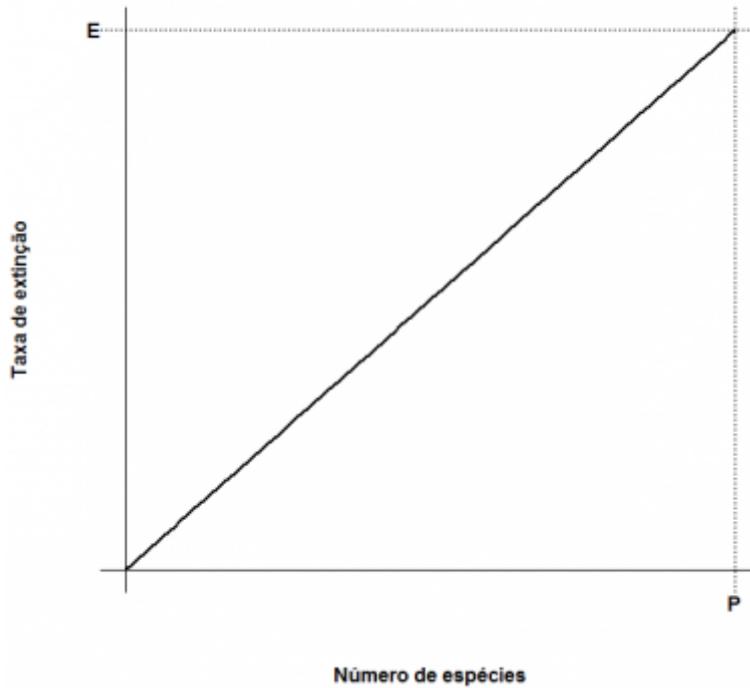
onde **I** é a taxa de imigração máxima (quando a ilha está deserta) e **P** é o número de espécies no continente.



O modelo assume também uma taxa de extinção. Supondo que todas as espécies se extingam com uma probabilidade igual, constante e independente, o número médio, ou esperado, será proporcional ao número de espécies na ilha: quanto mais espécies, maior o número que pode ser sorteado para extinguir-se. Quando não há espécies, a extinção é zero. Assim, o modelo mais simples para a relação entre taxa de extinção e riqueza de espécies na ilha é:

$$\mu = (E/P)S$$

onde **E** é a taxa máxima de extinção, que ocorre quando o número de espécies da ilha é igual ao do continente. Veja o gráfico:



Juntando tudo...

$$\frac{dS}{dt} = I - (I/P)S - (E/P)S$$

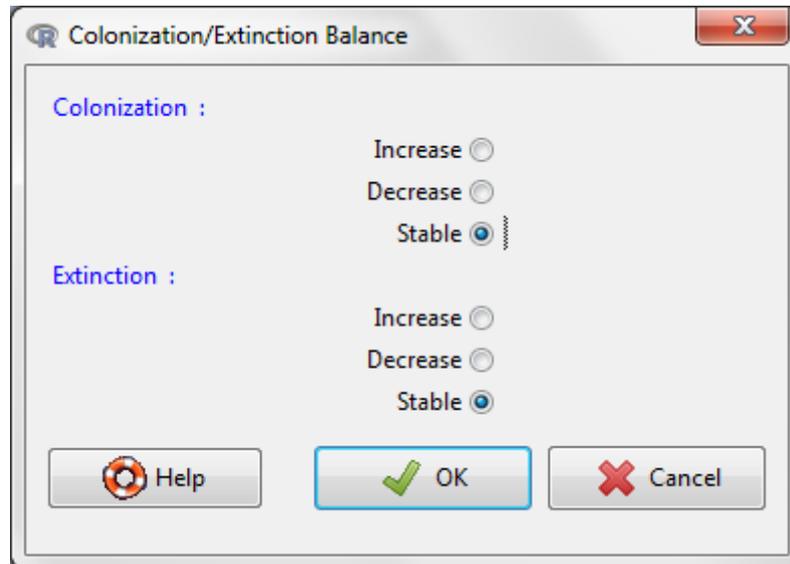
E resolvendo para a condição de equilíbrio $\frac{dS}{dt} = 0$ temos:

$$\hat{S} = \frac{IP}{I+E}$$

$$\hat{T} = \frac{IE}{I+E}$$

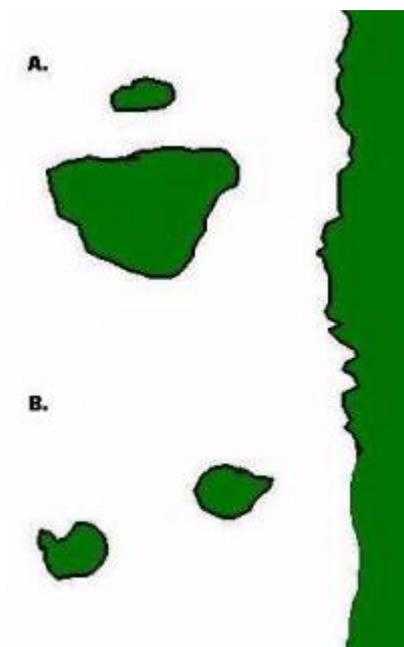
que são, respectivamente, o número de espécies no equilíbrio (\hat{S}) e a taxa de substituição de espécies no equilíbrio (\hat{T}). Note que este não é um equilíbrio estático quanto à composição, isto é, apesar de o número de espécies permanecer constante, a composição de espécies está sempre se alterando, com novas espécies chegando e velhas espécies se extinguindo.

No  vá no menu *Ecovirtual* → *Biogeographical Models* → *Colonization x Extinction*



Selecione as opções *Colonization:Stable* e *Extinction:Stable* e veja o que acontece! Agora experimente mudar os estados de **E** e **I**. O que acontece com o ponto de equilíbrio em cada combinação? Porque?

Adicionando ilhas



Até aqui tudo correu bem? Pois então vamos brincar um pouco mais com nosso modelo, desta vez trabalhando com mais de uma ilha ao mesmo tempo. Nosso primeiro caso será o de duas ilhas igualmente distantes da costa, mas com diferentes tamanhos, como no topo da figura ao lado (**A**).

Neste caso, vamos assumir que a probabilidade de imigração não difere entre as ilhas, afinal elas estão à mesma distância do continente. No entanto, assumiremos que a taxa de extinção será maior na ilha menor: quanto menor a ilha, menor o número de indivíduos que cabe nela e, assim, maior a chance de uma população se extinguir. Agora parece razoável?

Nosso segundo exemplo será o de duas ilhas de mesmo tamanho, mas que estão a distâncias diferentes da costa, como no fundo da figura ao lado (**B**). Neste caso como têm praticamente a mesma área, as duas ilhas tem taxas de extinção semelhantes. Agora o problema passa a ser a chegada de novos propágulos: é razoável supor que quanto mais distante uma ilha fôr do continente,

menor a taxa de imigração.

No [R](#) vá no menu *Ecovirtual* → *Biogeographical Models* → *Island Biogeographical Models* onde você poderá fazer a combinação de ilhas que você quiser e ver se no final consegue encontrar uma relação espécies-área, nosso ponto de partida. Afinal, foi para explicar essa relação que esta teoria foi criada.



Island Biogeographical Model

Enter name for simulation data set :
Do_Not_Save

Models Parameters :

Mainland Number of Species: 100

Extinction/Area coefficient: -0.01

Extinction/Distance coefficient: 0.01

Colonization/Area coefficient: 0.01

Colonization/Distance coefficient: -0.01

Ratio Area/Distance effect: 0.50

Island Size and Distance:

Number of Islands: 2

	Distance	Size
Island_1		
Island_2		

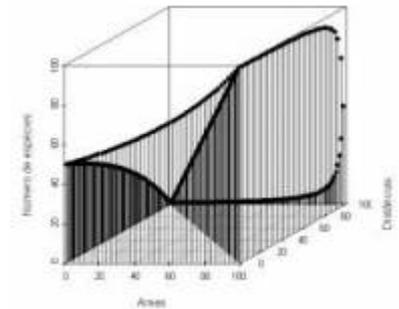
Help OK Cancel

Esta função traça as retas de extinção e colonização para cada ilha, dadas as áreas e distâncias das ilhas. Para isso, a função calcula primeiro as taxas de extinção e colonização máximas de cada ilha, como funções lineares de suas áreas e distâncias ao continente, respectivamente. Os argumentos da função:

- Mainland Number of Species: número de espécies colonizadoras do continente
- Extinction/Area coefficient: inclinação da relação linear entre taxa de extinção e área.
- Extinction/Distance coefficient: inclinação da relação linear entre taxa de extinção e distância.
- Colonization/Area coefficient: inclinação da relação linear entre taxa de colonização e área.
- Colonization/Distance coefficient: inclinação da relação linear entre taxa de colonização e distância.
- Ratio Area/Distance effect: peso relativo da área e da distância. Quanto maior o valor maior o efeito da área
- Number of Island: número de ilhas

- Distance: distância de cada ilha ao continente, em qualquer unidade
- Size : área de cada ilha, em qualquer unidade

Varie áreas, distâncias e ambas fornecendo valores diferentes para estes argumentos. Não se preocupe com os demais argumentos, eles estão compatíveis com as escalas de distância e área. Explique a diferença entre os gráficos em termos biológicos. Note que nem sempre as ilhas com mais espécies são as que possuem maior taxa de substituição de espécies.



Neste modelo incorporamos um fator que não é considerado na relação espécies-área: as distâncias. Para tanto seria preciso um terceiro eixo contendo as distâncias entre as ilhas e os continentes e aí não teríamos mais uma reta descrevendo o padrão, mas sim uma superfície. Veja ao lado como fica um gráfico em três dimensões usando inúmeras ilhas imaginárias.

19)

se o logarítmo usado é na base dez

20)

a cada vez que você clica em Evaluate um novo sorteio é feito

From:

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

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:biogeorcmdr_old



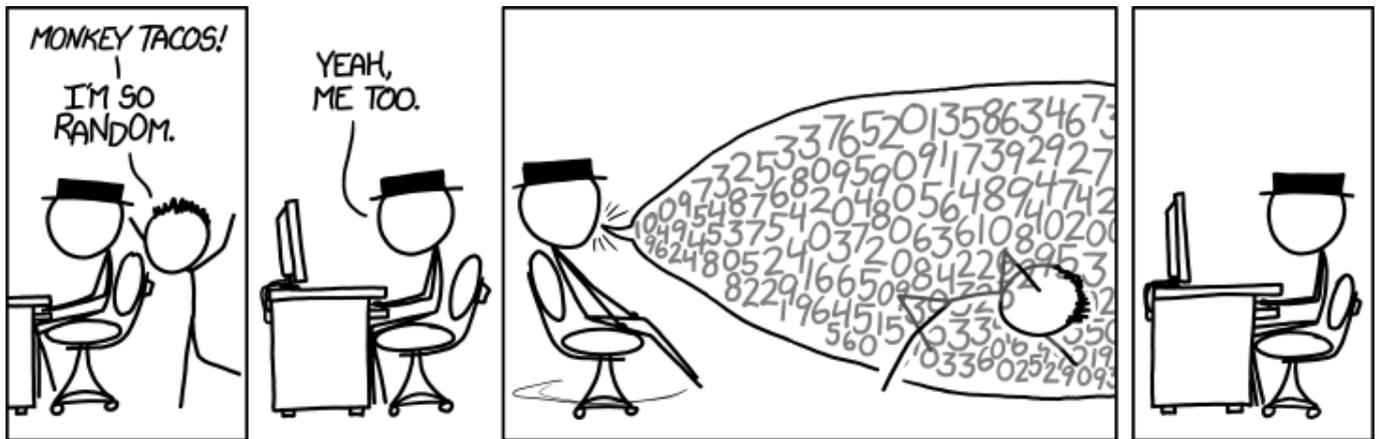
Last update: **2016/05/10 07:19**

BASE

Teoria neutra da biodiversidade

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 fazer²¹⁾. 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 $J = j \times S$ ²²⁾
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 espécies. Começamos com o mesmo número de indivíduos por espécie, portanto o tamanho da comunidade será $J = Sj$
Number of dead per cycle	D	número de mortes por ciclo ²³⁾
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

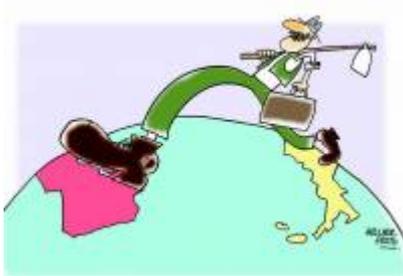
Repita algumas vezes. O que acontece com o número de espécies com o passar do tempo? Verifique se isto muda aumentando o tamanho da comunidade, que é o produto Sj . Portanto basta manter o mesmo número de espécies e aumentar o número de indivíduos por espécie:

- $S = 100$
- 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

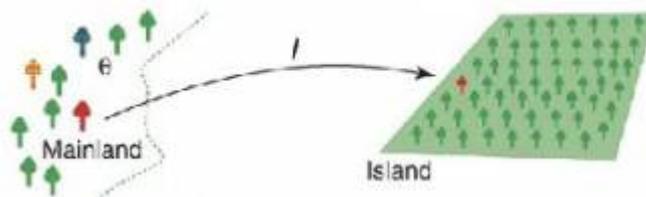
Compare a dinâmica de número de espécies ao longo do tempo em comunidades sem migração, e com valores crescentes de taxa de migração. Para isso experimente valores de migração (Immigration (m)) de zero a 0,5. Em todos comece com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies, e mantenha 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, ν , 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	ν	taxa de especiação na metacomunidade

Opção	parametro	O que faz
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 ²⁴⁾!!

O modelo de Hubbell permite o cálculo do **Número fundamental da biodiversidade**, expresso por θ (theta) nos gráficos. Essa é uma medida da diversidade da metacomunidade (alfa de Fisher regional ²⁵⁾) 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.

[RCMDR, comunidades, teoria neutra](#)

²¹⁾

Deveria! Caso não tenha feito, retorne a ele

²²⁾

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

²³⁾

que manteremos sempre em uma

²⁴⁾

boa hora para você fazer uma pausa

²⁵⁾

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:neutra_base



Last update: **2022/10/25 02:41**



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](#).

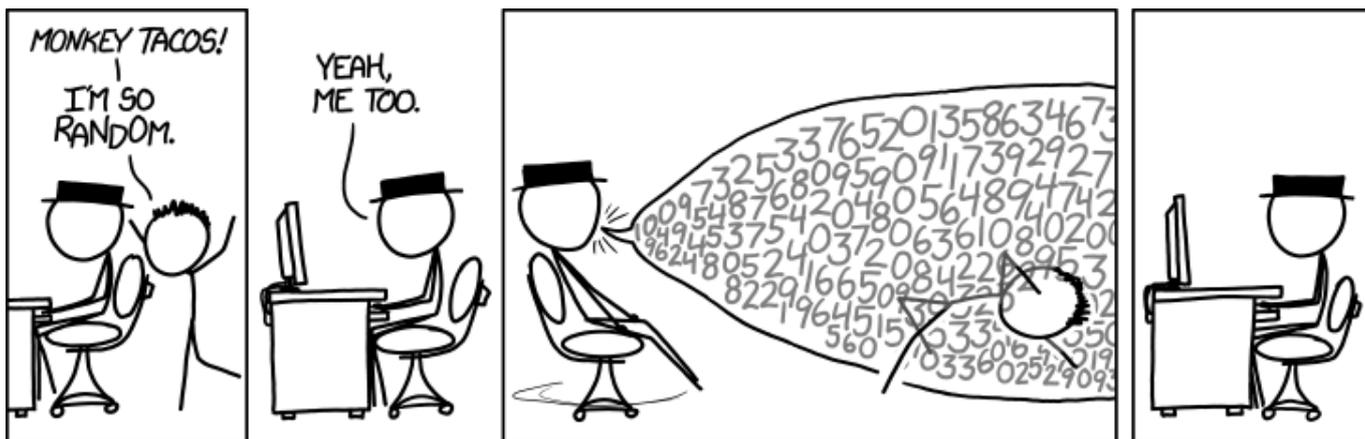
 Depois de instalar o pacote, execute o R e carregue o pacote copiando o comando abaixo para a linha de comando do R:

```
library(EcoVirtual)
```

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:

- [O Bêbado e o Abismo](#)
- [Um Joguinho Besta](#)

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 fazer²⁶⁾. 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 $J = j \times S$ ²⁷⁾
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 pacote EcoVirtual, chamada `simHub1`²⁸⁾.

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 $J = Sj$
Number of dead per cycle	D	número de mortes por ciclo ²⁹⁾
Cycles per simulation	cycle	número de ciclos por simulação

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

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

Para realizar as simulações com estes parâmetros, copie o comando abaixo e cole na linha de comando do R. Você verá uma animação da dinâmica neutra de mortes e nascimentos. Ao fim dela, você terá um gráfico com o número de espécies na comunidades, ao longo do tempo:

```
simHub1(S = 100, j = 2)
```

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:

- $S = 100$
- $\text{cycles} = 10.000$
- $j = 2$ a 12 , a intervalos de 2

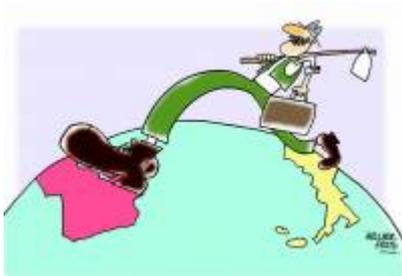
Para realizar estas simulações, copie e cole os comandos abaixo na linha de comando do R ³⁰ :

```
simHub1(S = 100, j = 2, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub1(S = 100, j = 4, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub1(S = 100, j = 6, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub1(S = 100, j = 8, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub1(S = 100, j = 10, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub1(S = 100, j = 12, anima = FALSE, cycles = 2e4)
```

Questões

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.

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 (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:

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

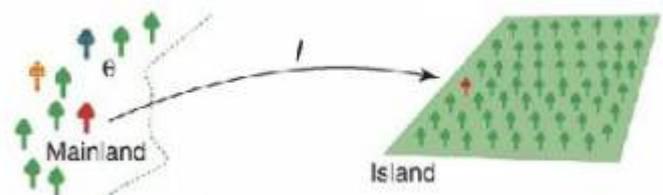
Para isto, copie e cole os seguintes comandos na linha de comando do R:

```
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0.1, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0.2, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0.3, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0.4, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub2(S = 100, j = 2, m = 0.5, anima = FALSE, cycles = 2e4)
```

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, ν , 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.

No pacote EcoVirtual a simulação desta dinâmica neutra com uma metacomunidade que também tem uma dinâmica neutra é feita com a função `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	ν	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

Para executar estas simulações, copie e cole os seguintes comandos na linha de comando do R:

Para isto, copie e cole os seguintes comandos na linha de comando do R:

```
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0, anima = FALSE,
cycles =2e4)
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0.1, anima =
FALSE, cycles =2e4)
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0.2, anima =
FALSE, cycles =2e4)
```

```
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0.3, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0.4, anima = FALSE, cycles = 2e4)
simHub3(S = 100, j = 2, Sm = 200, jm = 20, nu = 1e-9, m = 0.5, anima = FALSE, cycles = 2e4)
```

Mais algumas explorações

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 `cycles`, mas lembre-se que com valores muito altos a simulação podem demorar. Tenha paciência ³¹⁾!!

O modelo de Hubbell permite o cálculo do **Número fundamental da biodiversidade**, expresso por θ (theta) nos gráficos. Essa é uma medida da diversidade da metacomunidade (alfa de Fisher regional³²⁾) e está relacionada à taxa de especiação e ao tamanho da metacomunidade.

Questões

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.

[R, comunidades, teoria neutra](#)

26)

Deveria! Caso não tenha feito, retorne a ele

27)

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

28)

além desta, iremos também usar as funções simHub2 e simHub3

29)

que manteremos sempre em uma

30)

O argumento `anima=FALSE` desliga as animações, e aumenta a velocidade de processamento.

31)

boa hora para você fazer uma pausa

32)

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>



Last update: **2022/10/25 03:28**



ATENÇÃO: ESTA PÁGINA É UMA VERSÃO ANTIGA DO ROTEIRO E ESTÁ DESATIVADA, PARA ACESSAR O ROTEIRO ATUAL [ACESSE ESTE LINK](#)

Teoria neutra da biodiversidade - Roteiro em 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, a caminhada aleatória de soma zero. Por isso precisamos entender algumas propriedades importantes dessas dinâmicas.

Faça os tutoriais [de caminhadas aleatórias](#). Quando estiver certo(a) de que compreendeu esses dois modelos, volte para cá.

A Teoria Neutra: simulação passo a passo



Agora que entendemos os modelos de caminhada aleatória e soma zero vamos construir o modelo estocástico da Teoria Neutra, passo a passo, com funções em R.

Preparação: ambiente R

Este exercício é feito no ambiente de programação e análise de dados R. Você não precisa conhecer a linguagem R para fazê-lo, porque damos os comandos já prontos para executar. Eles estão reproduzidos nesta página, e também em um arquivo, abaixo. A única coisa que você precisa saber é como enviar os comandos escritos neste arquivo para o R. Para isso você pode copiar os comandos desta página e colar na linha de comando do R. Mas é bem mais prático usar o arquivo de comandos, ou *script*. Para isso, siga os seguintes passos:

1. Instale em seu computador o ambiente R, instruções [aqui](#).
2. Crie um diretório em seu computador para os exercícios.

3. Copie para este diretório o arquivo abaixo:
 1. Códigos das funções: [funcoes_neutr.r](#)
 2. Todos os comandos deste exercício: [ex_neutra.r](#)
4. Abra o R a partir do arquivo de comandos `ex_neutra.r`. Certifique-se de que você está no diretório onde estão os arquivos.
5. Carregue no R as funções que vamos usar neste exercício digitando `source("funcoes_neutr.r")` na linha de comando.
6. Os comandos no arquivo "ex_neutra.r" estão na mesma ordem deste exercício. Siga o roteiro, enviando os comandos indicados a cada seção.
7. Se você não sabe como enviar os comandos do arquivo veja [aqui](#).

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 da seção anterior. As regras são:

1. A comunidade tem um total fixo de indivíduos, J
2. A cada intervalo de tempo, um dos indivíduos é sorteado para morrer
3. Em seguida, os indivíduos remanescentes são sorteados, para definir quem produzirá o filhote que ocupará o lugar do morto.

Para simular este processo, usamos a função em R `sim.hub1`. Se você não carregou o arquivo [funcoes_neutr.r](#) com todas as funções como descrito na [seção anterior](#), copie e cole o código abaixo na linha de comando

```
rich <- function(x)length(unique(x)) ## funcao auxiliar

sim.hub1=function(S= 100, j=10, D=1, ciclo=2e4, step=1000){
  ## Tamanho da comunidade
  J <- S*j
  ##Matrizes para guardar os resultados
  ## matriz da especie de cada individuo por ciclo
  ind.mat=matrix(nrow=J,ncol=1+ciclo/step)
  ##CONDICOES INICIAIS##
  ##Deduzidas de acordo com o modelo de Hubbell:
  ## Todas as especies comecam com o mesmo numero de individuos (j=J/S)
  ind.mat[,1] <- rep(1:S,each=j)
  cod.sp <- ind.mat[,1]
  ##Aqui comecam as simulacoes
  for(i in 2:(1+ciclo/step)){
    for(j in 1:step){
      ##Indice dos individuos que morrem
      morte <- sample(1:J,D)
      ##Indice dos individuos que produzem filhotes para substituir os
      mortos
      novos <- sample(1:J,D,replace=T)
      ##Substituindo
      cod.sp[morte]<-cod.sp[novos]
    }
    ## A cada step ciclos os resultados sao gravados
  }
}
```

```

    ind.mat[,i] <- cod.sp
  }
  tempo <- seq(0,ciclo,by=step)
  colnames(ind.mat) <- tempo
  invisible(ind.mat)
  plot(tempo,apply(ind.mat,2,rich), xlab="Tempo (ciclos)", ylab="N de
espécies", type="l",
        main=paste("Dinâmica Neutra sem Colonização", "\n S=",S," J=",J)
        ,ylim=c(0,S))
}

```

Os argumentos desta função são:

- S: número inicial de espécies
- j: número inicial de indivíduos por espécies. Começamos com o mesmo número de indivíduos por espécie, portanto o tamanho da comunidade será $J=Sj$
- D : número de mortes por ciclo, que manteremos sempre em uma.
- ciclo: número de intervalos a simular
- step: intervalo de registro dos dados, como nas funções anteriores.

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

```
sim.hub1(S=100, j=2)
```

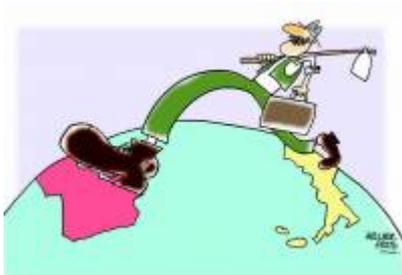
O que acontece com o número de espécies com o passar do tempo? Verifique se isto muda aumentando o tamanho da comunidade, que é o produto Sj . Portanto basta manter o mesmo número de espécies e aumentar o número de indivíduos por espécie:

```

par(mfrow=c(2,2))## para 4 gráficos na mesma janela
sim.hub1(S=100, j=2)
sim.hub1(S=100, j=4)
sim.hub1(S=100, j=8)
sim.hub1(S=100, j=12)
par(mfrow=c(1,1)) ## Volta a um grafico por janela

```

Incluindo Migrações



Sabemos que as comunidades não são sistemas fechados. Então a chegada de migrantes pode compensar a perda de espécies que vimos 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.

Abaixo está a função de R que inclui esta modificação. Ela tem mais um argumento, m , que é taxa de migração.

```

sim.hub2=function(S= 100, j=10, D=1, ciclo=2e4, step=1000, m=0.05){
  ## Tamanho da comunidade
  J <- S*j
  ##Matrizes para guardar os resultados
  ## matriz da especie de cada individuo por ciclo
  ind.mat=matrix(nrow=J,ncol=1+ciclo/step)
  ##CONDICOES INICIAIS##
  ## Todas as especies comecam com o mesmo numero de individuos (j=J/S)
  ## Rotulo de especies para cada um dos individuos
  ind.mat[,1] <- rep(1:S,each=j)
  ## Repetindo este rotulo no vetor que sofrera modificacoes
  cod.sp <- ind.mat[,1]
  ##Aqui comecam as simulacoes
  for(i in 2:(1+ciclo/step)){
    for(j in 1:step){
      ##Indice dos individuos que morrem
      morte <- sample(1:J,D)
      ## Indice dos individuos mortos que serao repostos por migrantes
      defora <- sample(c(TRUE,FALSE),size=D,replace=T,prob=c(m,1-m))
      ##Indice dos individuos que produzem filhotes para substituir os
mortos
      novosd <- sample(1:J,D-sum(defora),replace=T)
      novosf <- sample(1:J,sum(defora),replace=T)
      ##Substituindo
      ## Mortos por propagulos de dentro
      if(length(novosd)>0){
        cod.sp[morte[!defora]]<-cod.sp[novosd]
      }
      ## Mortos por propagulos de fora
      if(length(novosf)>0){
        cod.sp[morte[defora]]<-ind.mat[,1][novosf]
      }
    }
    ## A cada step ciclos os resultados sao gravados
    ind.mat[,i] <- cod.sp
  }
  tempo <- seq(0,ciclo,by=step)
  colnames(ind.mat) <- tempo
  invisible(ind.mat)
  plot(tempo,apply(ind.mat,2,rich), xlab="Tempo (ciclos)", ylab="N de
especies", type="l",
        main=paste("Dinâmica Neutra com Colonização da Comunidade Original",
"\n S=",S," J=",J," m=",m),ylim=c(0,S))
  }
}

```

Compare a dinâmica de número de espécies ao longo do tempo em comunidades sem migração, e com valores crescentes de taxa de migração com os comando abaixo. Em todos começamos com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies.

```

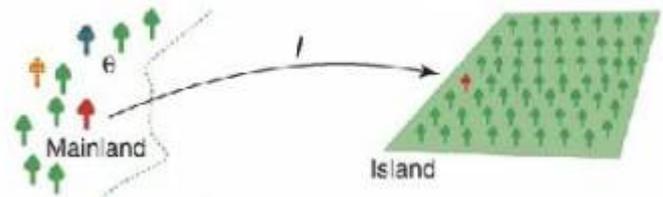
par(mfrow=c(2,2)) ## abre espaço para 4 graficos na mesma janela
sim.hub2(S=100, j=2,m=0)

```

```
sim.hub2(S=100, j=2, m=0.1)
sim.hub2(S=100, j=2, m=0.2)
sim.hub2(S=100, j=2, m=0.4)
par(mfrow=c(1,1))
```

O que acontece se aumentamos o tamanho da comunidade? Experimente começar 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:

```
par(mfrow=c(2,1))
sim.hub1(S=100, j=2, ciclo=2e4, step=500)
sim.hub1(S=200, j=20, ciclo=2e4, step=500)
par(mfrow=c(1,1))
```

Já vemos que para tamanhos razoáveis (ou mesmo pequenos) de metacomunidades a erosão de espécies é bem lenta. Portanto, uma entrada de espécies também a uma taxa 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, ν (33), 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.

Aqui vai a função para simular estes dois sistemas acoplados, que é o cenário imaginado por Hubbell:

```
sim.hub3=function(Sm=200, jm=20, S=100, j=2, m=0.01, nu=0.0001, D=1,
ciclo=1e4, step=100){
```

```
## Tamanho da metacomunidade
Jm <- Sm*jm
## Tamanho da comunidade
J <- S*j
##Matrizes para guardar os resultados
## matriz da especie de cada individuo por ciclo
## Na metacomunidade
meta.mat=matrix(nrow=Jm,ncol=1+ciclo/step)
## Na comunidade
ind.mat=matrix(nrow=J,ncol=1+ciclo/step)
##CONDICOES INICIAIS##
## Todas as especies comecam com o mesmo numero de individuos (j=J/S)
## METACOMUNIDADE
meta.mat[,1] <- rep(1:Sm,each=jm)
## Repetindo este rotulo no vetor que sofrera modificacoes
meta.sp <- meta.mat[,1]
##COMUNIDADE
## Rotulo de especies para cada um dos individuos
ind.mat[,1] <- rep(1:S,each=j)
## Repetindo este rotulo no vetor que sofrera modificacoes
cod.sp <- ind.mat[,1]
##Aqui comecam as simulacoes
for(i in 2:(1+ciclo/step)){
  for(j in 1:step){
    ##Indice dos individuos que morrem
    ## Na comunidade
    morte <- sample(1:J,D)
    ## Na metacomunidade
    meta.morte <- sample(1:Jm,D)
    ## Indice dos individuos mortos da comunidade que serao repostos por
migrantes
    defora <- sample(c(TRUE,FALSE),size=D,replace=T,prob=c(m,1-m))
    ## Indice dos individuos mortos da metacomunidade que serao repostos
por novas especies
    meta.defora <- sample(c(TRUE,FALSE),size=D,replace=T,prob=c(nu,1-nu))
    ##Indice dos individuos que produzem filhotes para substituir os
mortos da comunidade
    novosd <- sample(1:J,D-sum(defora),replace=T)
    novosf <- sample(1:Jm,sum(defora),replace=T)
    ##Indice dos individuos que produzem filhotes para substituir os
mortos da metacomunidade
    meta.novosd <- sample(1:Jm,D-sum(meta.defora),replace=T)
    meta.novosf <- sample(1:Jm,sum(meta.defora),replace=T)
    ##Substituindo
    ## N metacomunidade ##
    ## Mortos por propagulos de dentro
    if(length(meta.novosd)>0){
      meta.sp[meta.morte[!meta.defora]]<-meta.sp[meta.novosd]
    }
    ## Mortos por novas especies
    if(length(meta.novosf)>0){
```

```

    meta.sp[meta.morte[meta.defora]]<-max(meta.sp)+1
  }
  ## Na comunidade ##
  ## Mortos por propagulos de dentro
  if(length(novosd)>0){
    cod.sp[morte[!defora]]<-cod.sp[novosd]
  }
  ## Mortos por propagulos de fora
  if(length(novosf)>0){
    cod.sp[morte[defora]]<-meta.sp[novosf]
  }
}
## A cada step ciclos os resultados sao gravados
ind.mat[,i] <- cod.sp
meta.mat[,i] <- meta.sp
}
tempo <- seq(0,ciclo,by=step)
colnames(ind.mat) <- tempo
colnames(meta.mat) <- tempo
resultados <- list(metacomunidade=meta.mat,comunidade=ind.mat)
invisible(resultados)
## Graficos
plot(tempo,apply(meta.mat,2,rich), xlab="Tempo (ciclos)", ylab="N de
espécies", type="l",
      main=paste("Dinâmica Neutra com Colonizacao da Metacomunidade", "\n
Jm=",Jm," nu=",nu," Theta=",2*Jm*nu,
      "S=",S," J=",J," m=",m), ylim=c(0,max(apply(meta.mat,2,rich))))
lines(tempo,apply(ind.mat,2,rich),col="red")
}

```

Agora temos argumentos também para os parâmetros da metacomunidade:

- Sm: número de espécies
- jm: número de indivíduos por espécie
- nu: taxa de especiação

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

```

par(mfrow=c(2,2))
sim.hub3(S=100, j=2, Sm=200, jm=20, nu=1e-9, m=0)
sim.hub3(S=100, j=2, Sm=200, jm=20, nu=1e-9, m=0.1)
sim.hub3(S=100, j=2, Sm=200, jm=20, nu=1e-9, m=0.2)
sim.hub3(S=100, j=2, Sm=200, jm=20, nu=1e-9, m=0.4)

```

Experimente também variar os tamanhos da comunidade e da metacomunidade, as taxas de migração e 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 `ciclo`, ou a simulação pode ficar muito lenta.

Perguntas

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

Para saber mais

Introduções

- 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.
- 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.

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

³³⁾

letra grega “nu”, correspondente ao nosso “n”

From:

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

Permanent link:

http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:neutrar_old



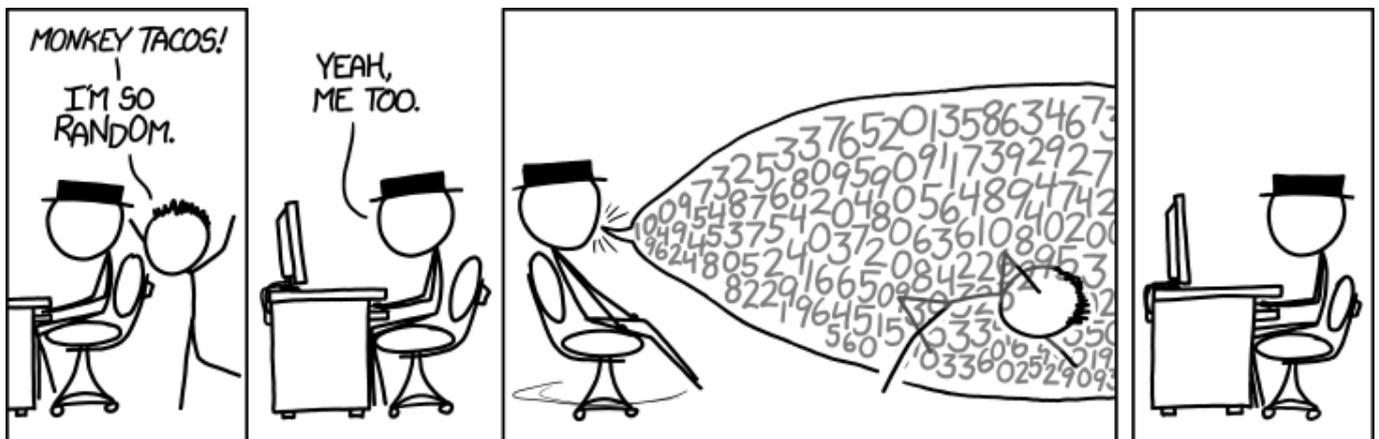
Last update: **2016/05/10 07:19**



Teoria neutra da biodiversidade - Roteiro no EcoVirtual

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:

- [O Bêbado e o Abismo](#)
- [Um Joguinho Besta](#)

A Teoria passo a passo

Para prosseguir você deve ter o ambiente **R** com os pacotes **Rcmdr** e **Ecovirtual** instalados e carregados. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).

Caso já tenha o R e pacotes instalados



Carregue o pacote principal **RcmdrPlugin.EcoVirtual** pelo menu do R **Pacotes > Carregar Pacotes**, ou pela linha de comando com o código:

```
library("RcmdrPlugin.EcoVirtual")
```



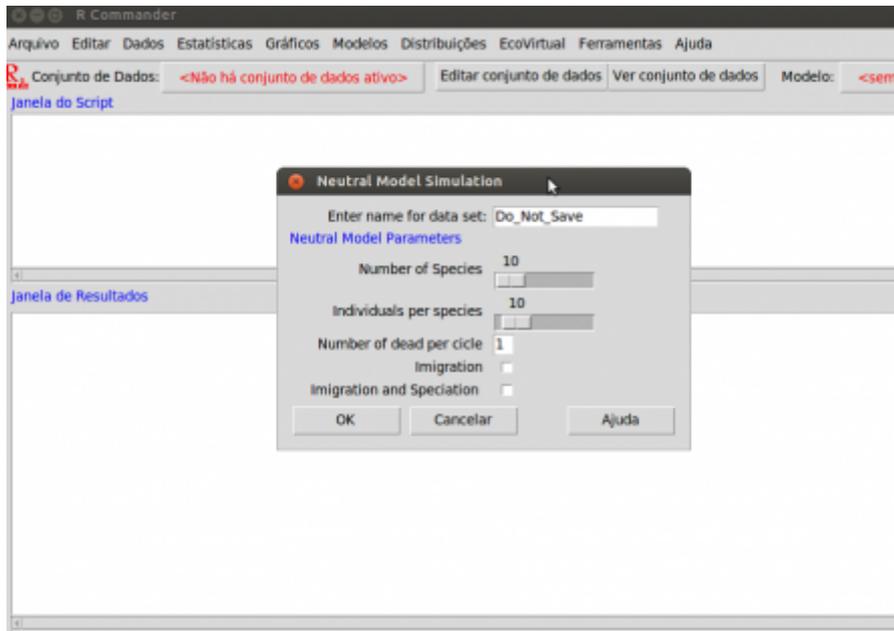
Agora que entendemos algumas propriedades básicas de cadeias Markovianas simples vamos construir o modelo estocástico da Teoria Neutra, passo a passo, usando funções do **EcoVirtual**.

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 fazer³⁴⁾. 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 $J = j \times S$ ³⁵⁾
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. Vá em **EcoVirtual > Biogeograph Models > Neutral Simulation...** A seguinte janela de menu se abrirá:



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 $J = Sj$
Number of dead per cycle	D	número de mortes por ciclo ³⁶⁾
Cycles per simulation	cycle	número de ciclos por simulação

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

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

Quando você não quiser mais ver a animação da dinâmica da comunidade é só desmarcar a caixa "Show simulation frames".

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:

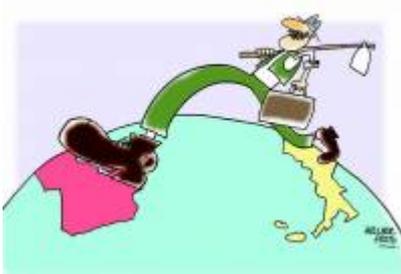
- $S = 100$
- cycles = 10.000
- $j = 2$ a 12, a intervalos de 2

Questões

1. Para qual número de espécies tende uma comunidade fechada sob dinâmica neutra?

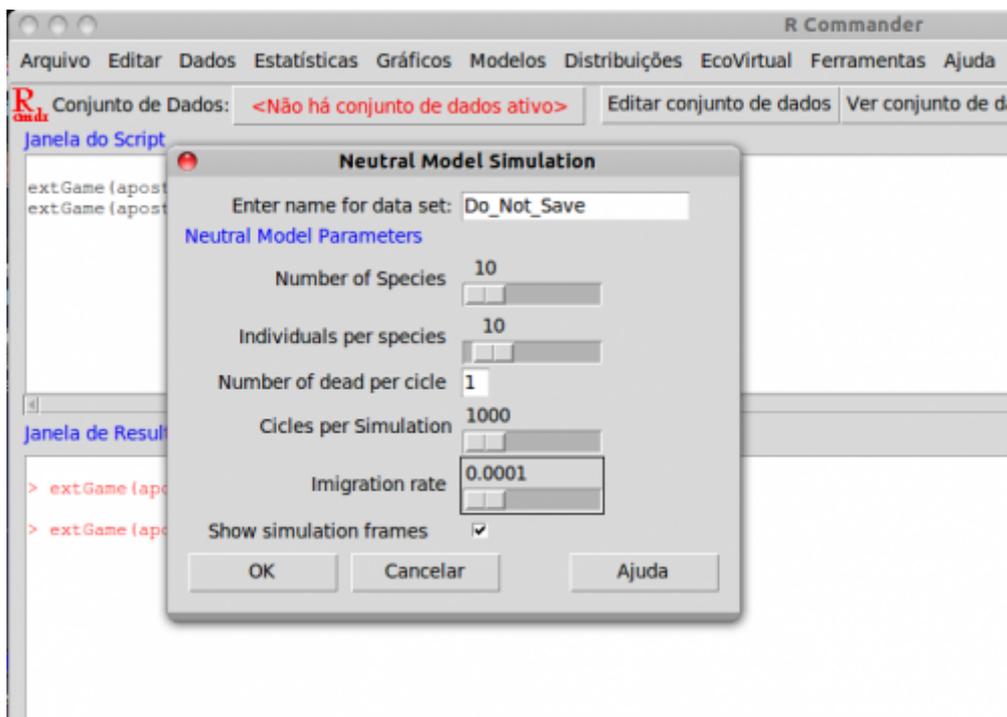
2. Qual o efeito do tamanho da comunidade sobre a taxa de perda de espécies?

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.

Marque a opção 'Immigration' na janela da simulação de **Neutral Model Simulation** (a mesma da figura anterior) do menu EcoVirtual e clique em **OK**, janela abrirá a opção do valor de imigração:



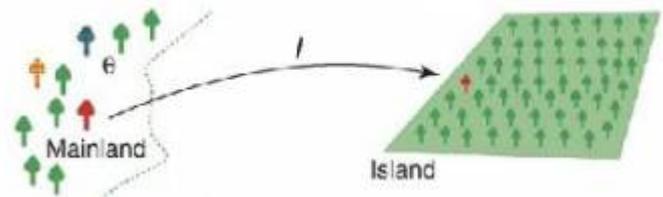
Compare a dinâmica de número de espécies ao longo do tempo em comunidades sem migração, e com valores crescentes de taxa de migração. Para isso experimente valores de migração (Immigration (m)) de zero a 0,5. Em todos comece com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies, e mantenha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

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.

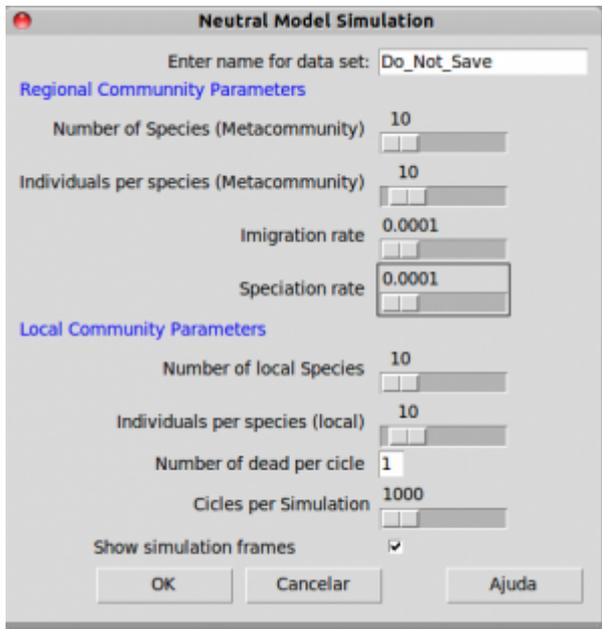
Apenas para lembrar o efeito do tamanho da comunidade sobre a erosão de espécies, use novamente a função de simulação sem migração para comparar sistemas que diferem nesta ordem de grandeza:

- $S = 100$
- 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, ν , 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. Vá novamente ao submenu *Biogeographical models* do menu EcoVirtual e selecione *Neutral Simulation*. Na janela de opções aberta, selecione a opção **immigration and speciation** em seguida clique em OK.



Agora temos argumentos também para os parâmetros da metacomunidade:

Opção	parametro	O que faz
Number of Species (Metacommunity)	Sm	número de espécies da metacomunidade
Individuals per Species (Metacommunity)	jm	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 $0,1$

Mais algumas explorações

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 ³⁷⁾!!

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

da diversidade da metacomunidade (alfa de Fisher regional³⁸) e está relacionada à taxa de especiação e ao tamanho da metacomunidade.

Questões

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.

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

³⁴⁾

Deveria! Caso não tenha feito, retorne a ele

³⁵⁾

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

³⁶⁾

que manteremos sempre em uma

³⁷⁾

boa hora para você fazer uma pausa

³⁸⁾

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:neutrarcmdr>



Last update: **2022/10/25 02:39**

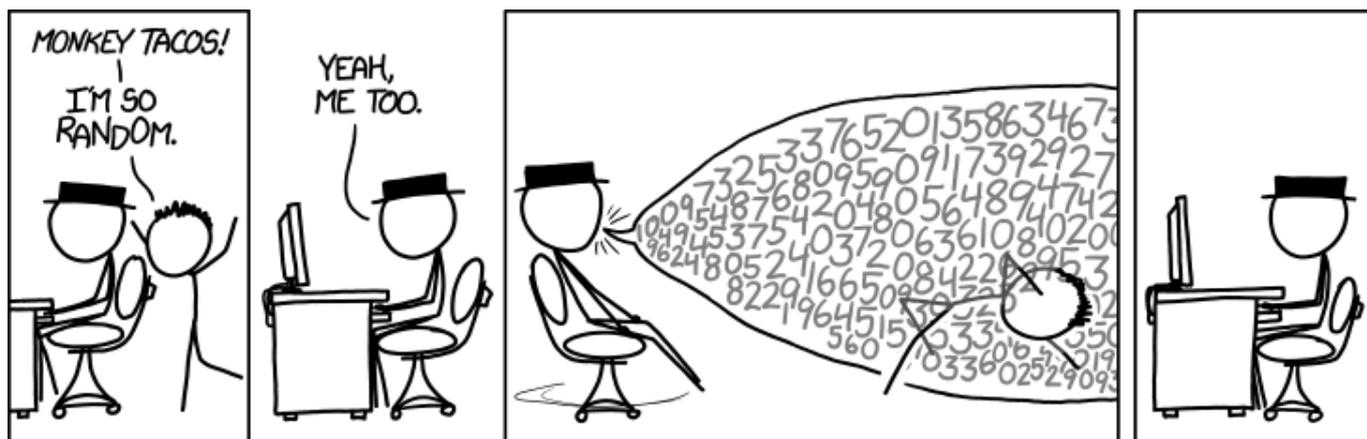


ATENÇÃO: ESTA PÁGINA É UMA VERSÃO ANTIGA DO ROTEIRO E ESTÁ DESATIVADA, PARA ACESSAR O ROTEIRO ATUAL [ACESSE ESTE LINK](#)

Teoria neutra da biodiversidade - Roteiro no EcoVirtual

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:

- [O Bêbado e o Abismo](#)
- [Um Joguinho Besta](#)

Os conceitos apresentados nesses dois roteiros são centrais para o entendimento da Teoria Neutra. Quando estiver certo(a) de que os compreendeu, volte para cá.

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**.

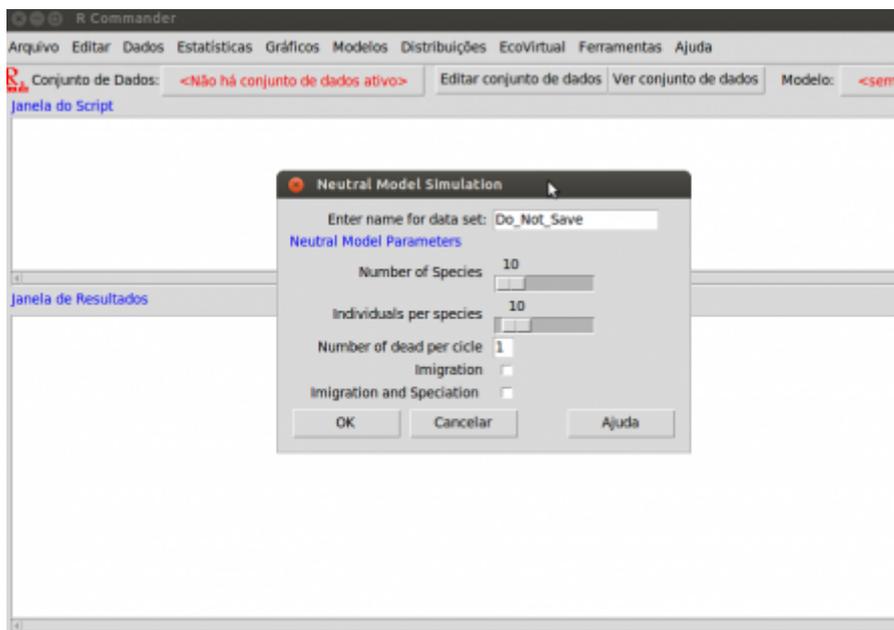
Para prosseguir você deve ter o ambiente R com os pacotes Rcmdr e Ecovirtual instalados e carregados. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).

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 fazer³⁹⁾. As regras são:

1. A comunidade tem um total fixo de indivíduos J que não se altera.
2. No início todas as populações têm o mesmo número de indivíduos j sendo portanto $j = J / S$ onde $S =$ número de espécies⁴⁰⁾
3. Um dos indivíduos é sorteado para morrer
4. 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. Vá em **EcoVirtual > Biogeograph Models > Neutral Simulation...** A seguinte janela de menu se abrirá:



com as seguintes opções:

Opção	O que faz
Number of Species	número inicial de espécies
Individuals per Species	número inicial de indivíduos por espécies. Começamos com o mesmo número de indivíduos por espécie, portanto o tamanho da comunidade será $J = S \cdot j$
Number of dead per cycle	número de mortes por ciclo ⁴¹⁾ .
Imigration	inclui imigração na comunidade (próximo tópico)
Imigration and Speciation	inclui imigração e especiação na comunidade (próximo tópico)

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

- Number of Species = 100
- Individuals per Species = 2

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 $J = S \cdot j$. Portanto basta manter o mesmo número de espécies e aumentar o número de indivíduos por espécie:

- Number of Species = 100
- Individuals per Species = 2 a 12, a intervalos de 2

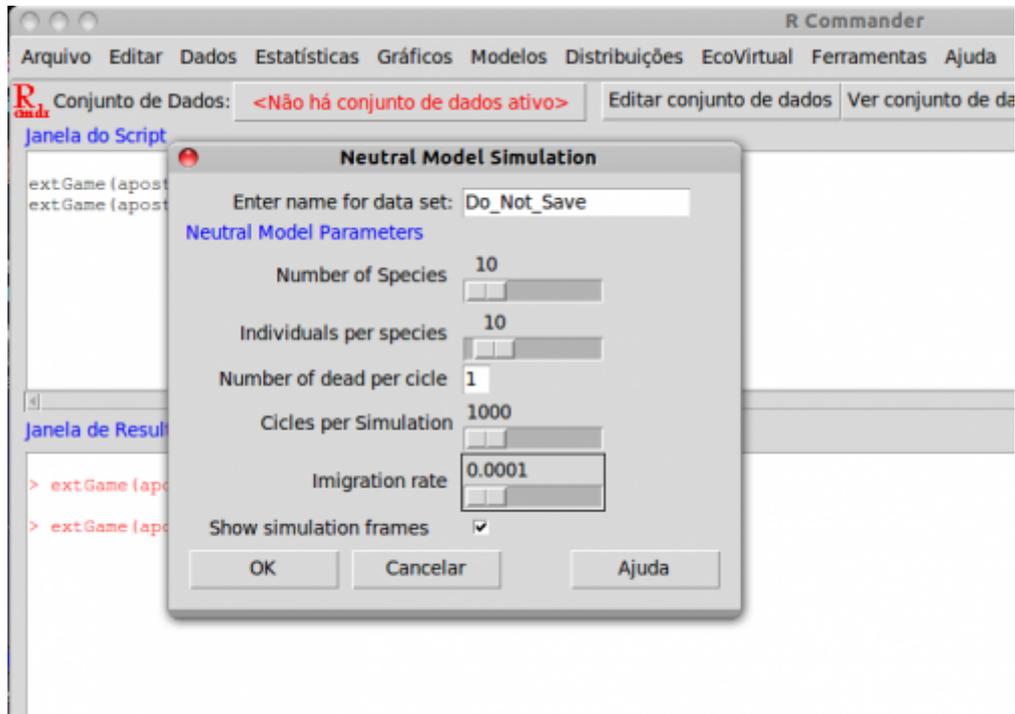
Repita algumas vezes para cada valor.

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.

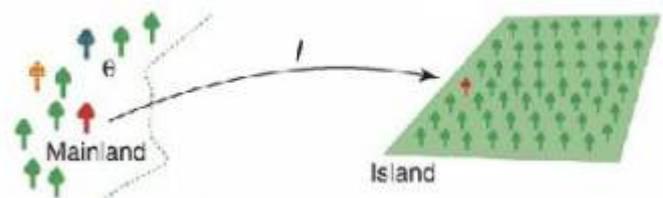
Marque a opção 'Imigration' na janela da simulação de **Neutral Model Simulation** (a mesma da figura anterior) do menu EcoVirtual e clique em **OK**, janela abrirá a opção do valor de imigração:



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 (Immigration) de zero a 0,5. Em todos comece com uma comunidade com 100 espécies, com dois indivíduos por espécies (Number of Species = 100, Individuals per Species = 2. Mantenha constante o número de ciclos em todas as simulações. Repita a simulação com os mesmos valores para avaliar se existe um padrão.

O que acontece se aumentamos o tamanho da comunidade? Experimente começar 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.

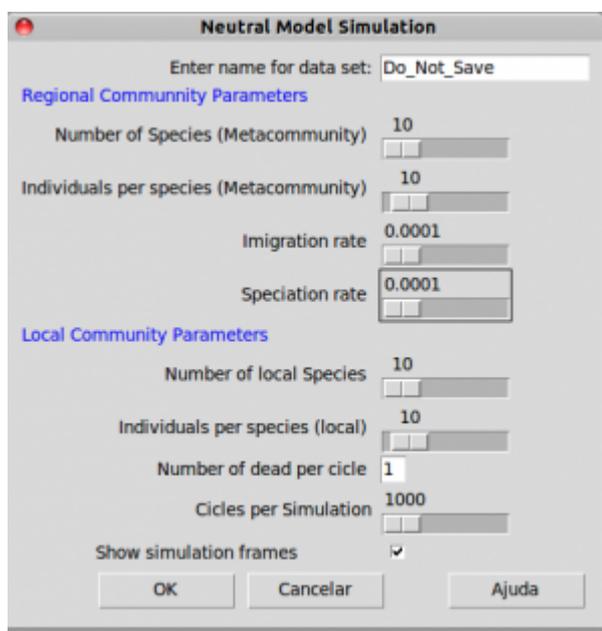
Apenas para lembrar o efeito do tamanho da comunidade sobre a erosão de espécies, use novamente a função de simulação sem migração para comparar sistemas que diferem nesta ordem de grandeza:

- Number of Species = 100
- Cycles per simulation = 20.000
- Individuals per Species = 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, ν , 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. Vá novamente ao submenu *Biogeographical models* do menu EcoVirtual e selecione *Neutral Simulation*. Na janela de opções aberta, selecione a opção **immigration and speciation** em seguida clique em OK.



Agora temos argumentos também para os parâmetros da metacomunidade:

Opção	O que faz
Number of Species (Metacommunity)	número de espécies da metacomunidade
Individuals per Species (Metacommunity)	número de indivíduos por espécie na metacomunidade
Speciation rate	taxa de especiação 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:

- Number of Species: 100
- Individuals per Species: 2
- Number of Species (Metacomunidade) : 200
- Individuals per Species (Metacomunidade): 20
- Speciation rate : 1e-9

- Immigration: 0 a 0,4 a intervalos de 0,1

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 `Cycles per simulation`, mas lembre-se que com valores muito altos a simulação podem demorar. Tenha paciência ⁴²⁾!!

Biodiversidade

O modelo de Hubbell permite o cálculo do **Número fundamental da biodiversidade**, expresso por θ (theta) nos gráficos. Essa é uma medida da diversidade da metacomunidade (alfa de Fisher regional⁴³⁾) e está relacionada à taxa de especiação e ao tamanho da metapopulação.

Perguntas

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

Para saber mais

Introduções

- 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.

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

39)

Deveria! Caso não tenha feito, retorne a ele

40)

esta é uma regra da simulação, mas o resultados não são afetados por diferenças nas abundâncias iniciais

41)

que manteremos sempre em uma

42)

boa hora para você fazer uma pausa

43)

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:neutrarcmdr_old



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

Índice

- [Bem vindo\(a\)](#)
 - [Apresentação](#)
 - [Programas utilizados](#)
-

Roteiros

Populações

- [Introdução](#)

Estrutura

- [Padrão Espacial](#)

Dinâmica

Denso Independente

- [Crescimento Exponencial](#)
- [Estocasticidade Ambiental](#)
- [Estocasticidade Demográfica](#)

Denso Dependente

- [Modelo logístico](#)
- [Efeito Allee](#)

Populações Estruturadas

- [Roteiro Matriz de Leslie](#)
- [Denso-Dependência](#)
- [Sensibilidade e Elasticidade](#)

Metapopulações

- [Introdução](#)

Uma Espécie

- [Chuva de Propágulos](#)

- Colonização Interna
- Efeito Resgate

Duas Espécies

- Coexistência em Metapopulações
- Destruição de Habitat

Comunidades

- Introdução

Estrutura

- Comunidade Virtual
- Classificação por agrupamento
- Ordenação
- Partição univariada
- Partição multivariada

Dinâmica e Distúrbio

- Diversidade e Estabilidade
- Distúrbio e Coexistência
- Demandas Conflitantes
- Sucessão Ecológica
- Nicho de Regeneração

Dinâmicas Neutras

- Biogeografia de Ilhas
- Teoria Neutra da Biodiversidade

Matemática e Estatística

- Introdução

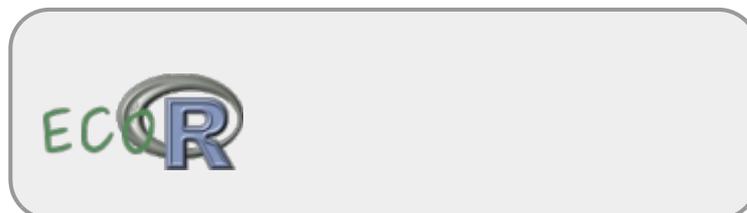
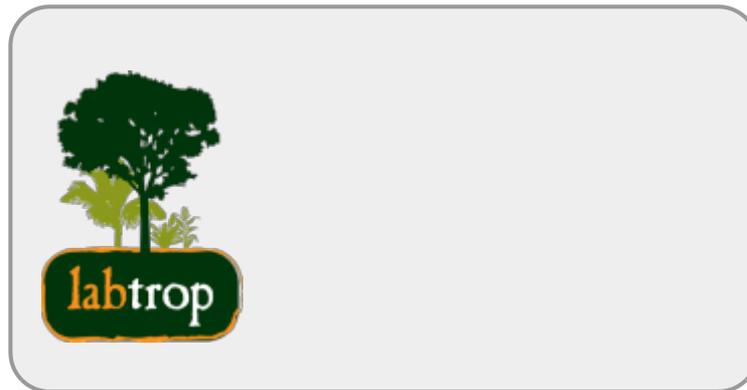
Cálculo Integral e Diferencial

- Taxas de crescimento, derivadas e função exponencial
- Antiderivadas e integral definida
- Introdução a equações diferenciais
- Integração numérica de equações diferenciais
- Análise de estabilidade

Processos Estocásticos

- [Caminhada aleatória em uma dimensão](#)
- [Dinâmica de soma zero](#)

Links Externos



Visitantes

From:

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

Permanent link:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:neutr:sidebar>



Last update: **2022/11/25 12:30**