

Università degli Studi di Trieste – a.a. 2020-2021
Corso di Studio in Scienze e Tecnologie per L'ambiente e la Natura

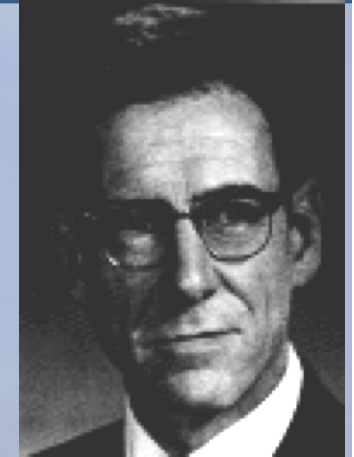
213SM – Ecologia
213SM-3 – Ecologia Generale

Alfa, beta e gamma diversità

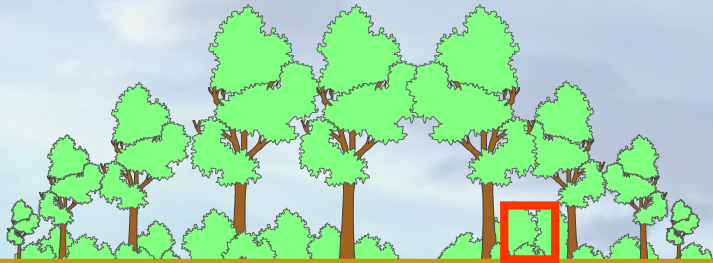
Prof. Stanislao Bevilacqua (sbevilacqua@units.it)

Diversità puntiforme e alfa diversità

Per aiutare a definire e delimitare una comunità, Robert H. Whittaker (1960, 1972) ha classificato differenti tipi di diversità in base alla scala spaziale alla quale avviene la quantificazione (*inventory diversity*), ipotizzando 4 livelli di diversità:

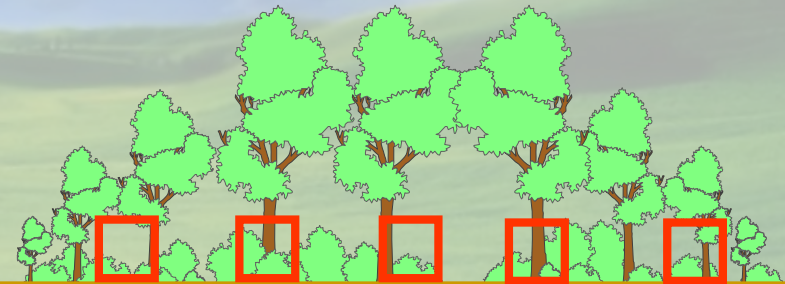


Point-diversity – α -diversity – γ -diversity – ε -diversity



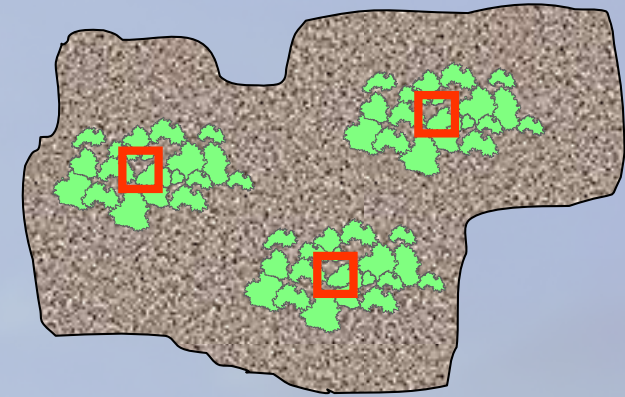
il primo livello è quello della diversità puntiforme (*point-diversity*), relativa ad un micro-habitat o ad un campione raccolto in un habitat omogeneo, o in un sito, o in una comunità.

La diversità di questo habitat omogeneo (o sito, o comunità) è definita come α -diversità (**diversità alfa**).

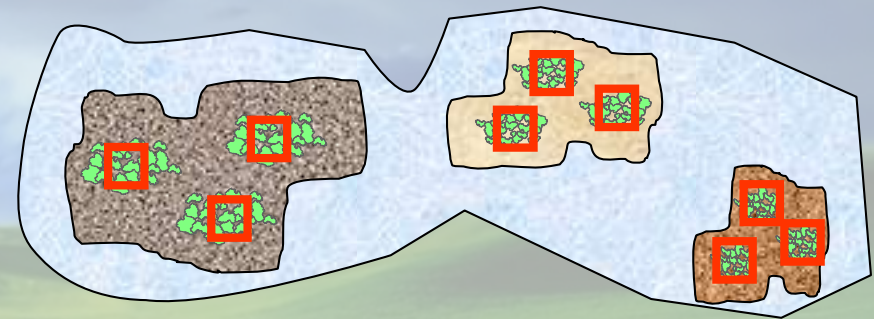


Diversità gamma e diversità epsilon

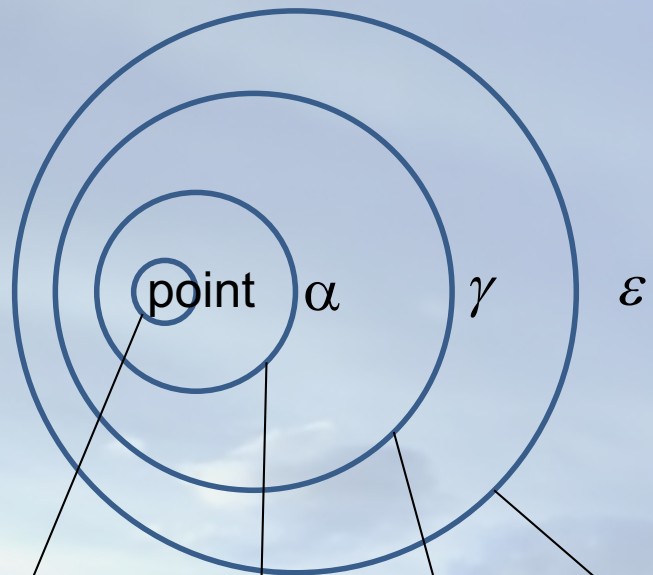
Il passo successivo nella scala è la γ -**diversità** (diversità gamma), cioè quella relativa ad un'unità spaziale più ampia. La diversità totale di tutte le comunità (o siti, o habitat) campionate in un'area, (ad esempio un'isola).



La ϵ -**diversità** (diversità epsilon), o diversità regionale, è la diversità totale di un gruppo di aree di diversità gamma (ad esempio la diversità di un gruppo di isole in un arcipelago).



Inventory diversities



Campione
all'interno di
una
comunità

Comunità

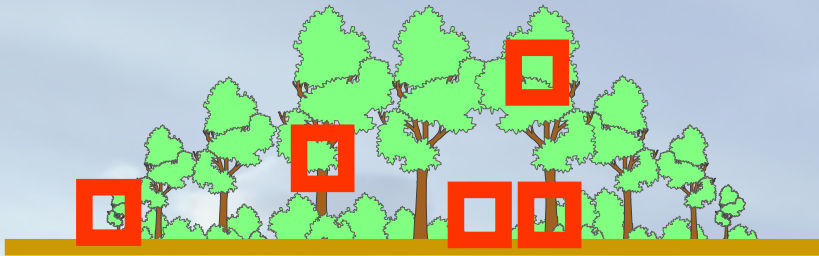
+ Comunità in
una data area

+ aree in una
regione

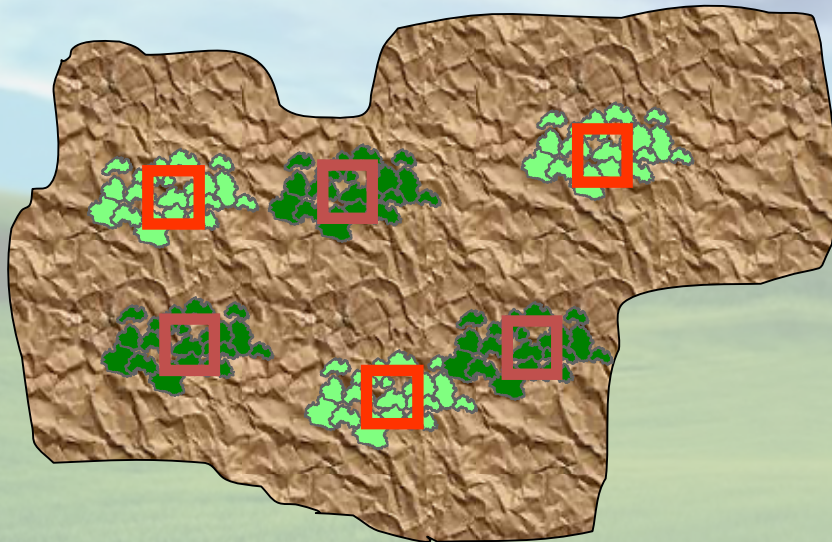
Ad esempio, la diversità di un campione di insetti in una foresta su una montagna, la diversità degli insetti in base a più campioni fatti nella foresta, la diversità degli insetti presenti in varie comunità campionate sulla montagna, e infine la diversità totale degli insetti nella catena montuosa di cui la montagna fa parte.

Differentiation diversity

I quattro livelli di diversità sono legati a tre livelli di “*differentiation diversity*”: diversità di modello (*pattern diversity*), β -diversità e δ -diversità (diversità delta).



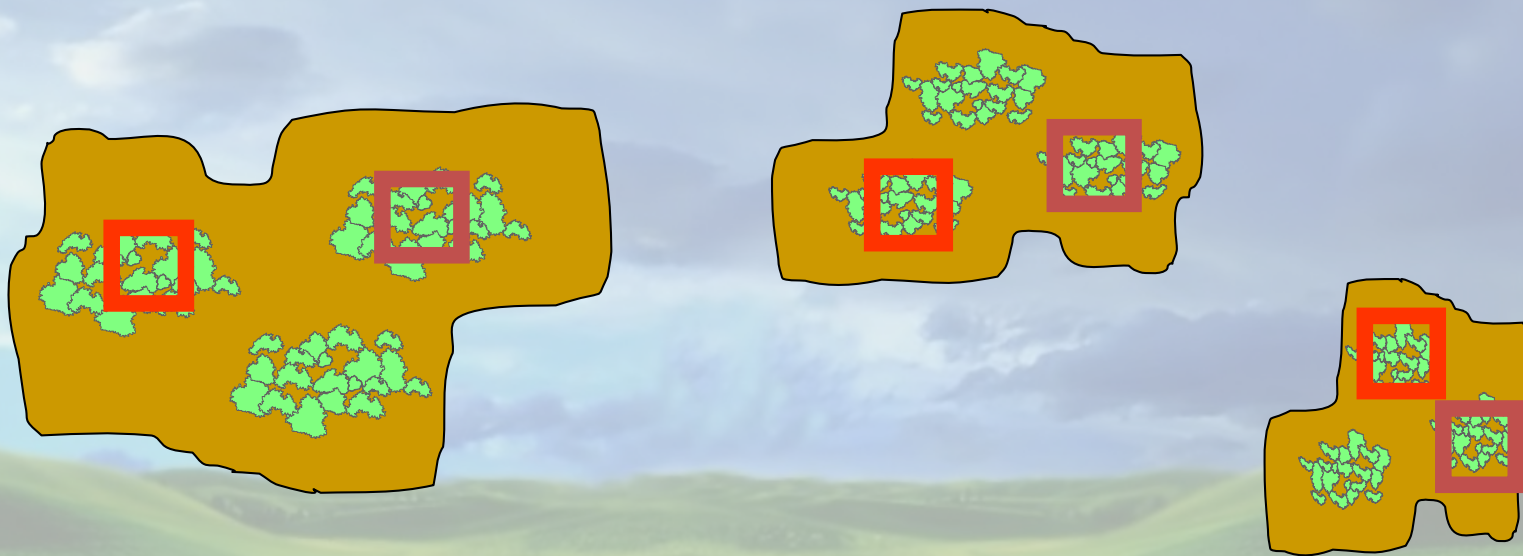
La diversità di modello è definita come la differenziazione della diversità tra campioni raccolti all'interno di una comunità (o sito, habitat).



La diversità beta è essenzialmente una misura di *quanto* differenti (o simili) siano un gruppo di comunità (o siti, o habitat).

Differentiation diversity

La diversità delta è definita come la differenziazione tra aree di diversità gamma che sono presenti in un'area a diversità epsilon. Essa è la quantità di variazione della diversità su grandi aree biogeografiche.



Diversità: sommario

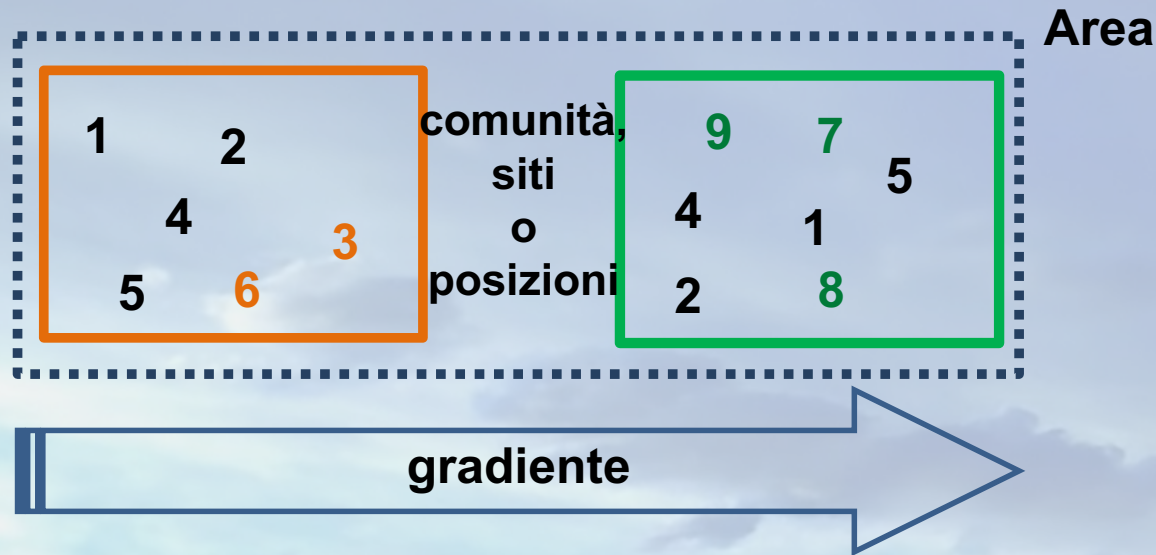
Diversity type	Inventory or differentiation diversity	Scale	Riparian plant example	Aquatic invertebrate example
Point	Inventory	Diversity of a microhabitat or sample within a homogenous community	1 × 1 m quadrat	A stone
Pattern	Differentiation	Change between microhabitats within a homogenous community	Changes between quadrats	Changes between stones
Alfa	Inventory	Community diversity	Floodplain forest, channel shelf, depositional bar, etc.	Riffle, pool, glide, cascade, etc.
Beta	Differentiation	Change between communities	Changes between habitat types or between different communities of the same habitat type in a watershed	
Gamma	Inventory	Total diversity of all sampled communities in a geographic area	All species in sampled communities within a watershed	
Delta	Differentiation	Change between geographic areas or along climatic gradients	Changes in all species between watersheds or between a specific habitat in different watersheds	
Epsilon	Inventory	Total diversity of a region	All sampled species in many watersheds	

Adapted from Whittaker 1972, 1977.

In pratica, queste diversità esprimono i medesimi concetti, anche se declinati in relazione alla scala spaziale. Si possono riassumere in tre livelli: una diversità locale (alfa), una diversità totale, o a scala spaziale più grande (gamma) e una diversità di variazione, qualunque sia la scala di apprezzamento (beta).

Il concetto di beta-diversità

La variazione interna nella composizione della comunità, o tra siti, habitat, o in relazione ad un gradiente. La differenziazione nella composizione (o nella struttura, o in qualunque altro attributo della diversità) tra unità spaziali (temporali) diverse.



γ -diversity

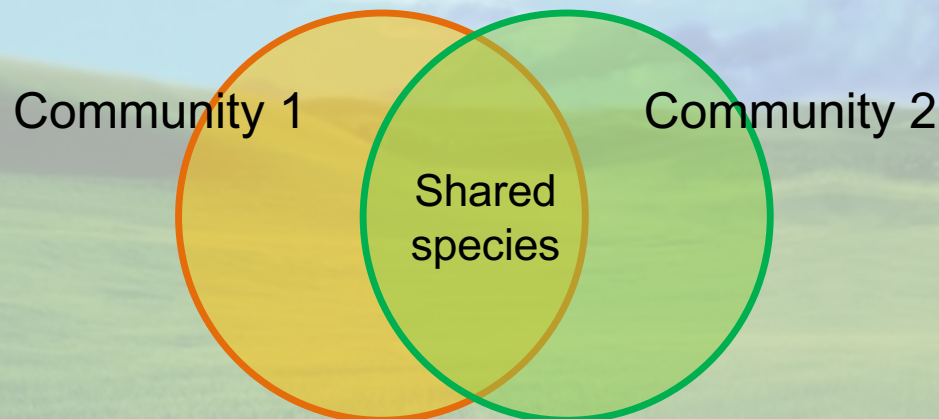
La diversità totale

α -diversity

La diversità locale

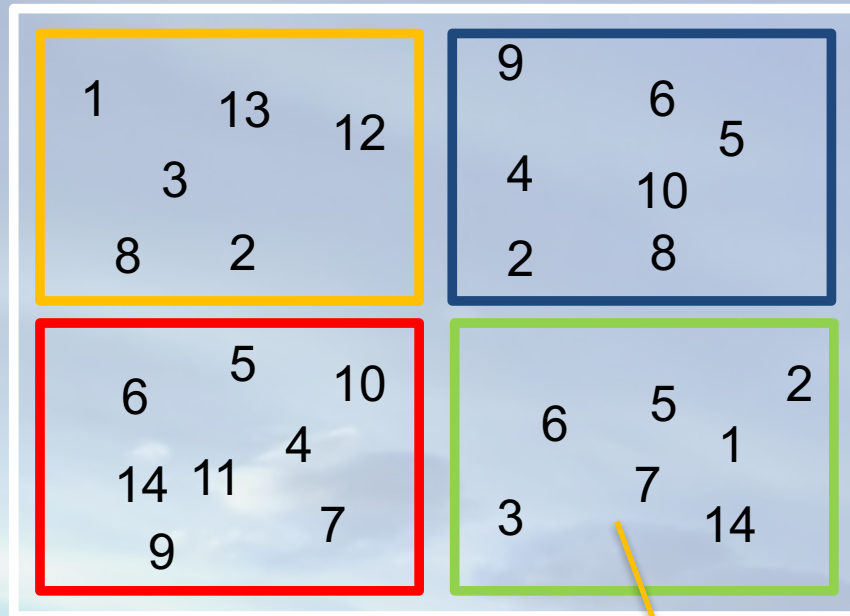
β -diversity

La variazione in diversità tra le due comunità



$$(1 \cup 2) - (1 \cap 2) = \text{beta}$$

Beta-diversità come relazione tra alfa e gamma



Area

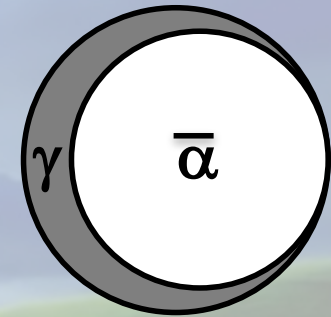
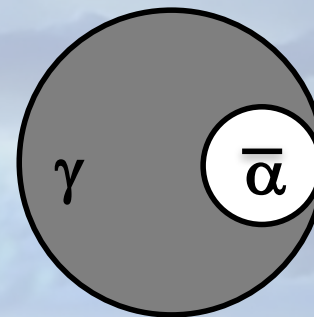
Sito

$$\bar{\alpha} = 7$$

$$\gamma = 14$$

$$\beta = \gamma / \bar{\alpha}$$

$$\beta = \gamma - \bar{\alpha}$$



La β -diversità, generalmente definita come la variazione nelle identità delle specie tra comunità, fornisce una relazione tra diversità locale e diversità regionale (Whittaker 1960, 1972). La relazione può essere espressa in termini moltiplicativi o additivi.

Una diversità di beta-diversità

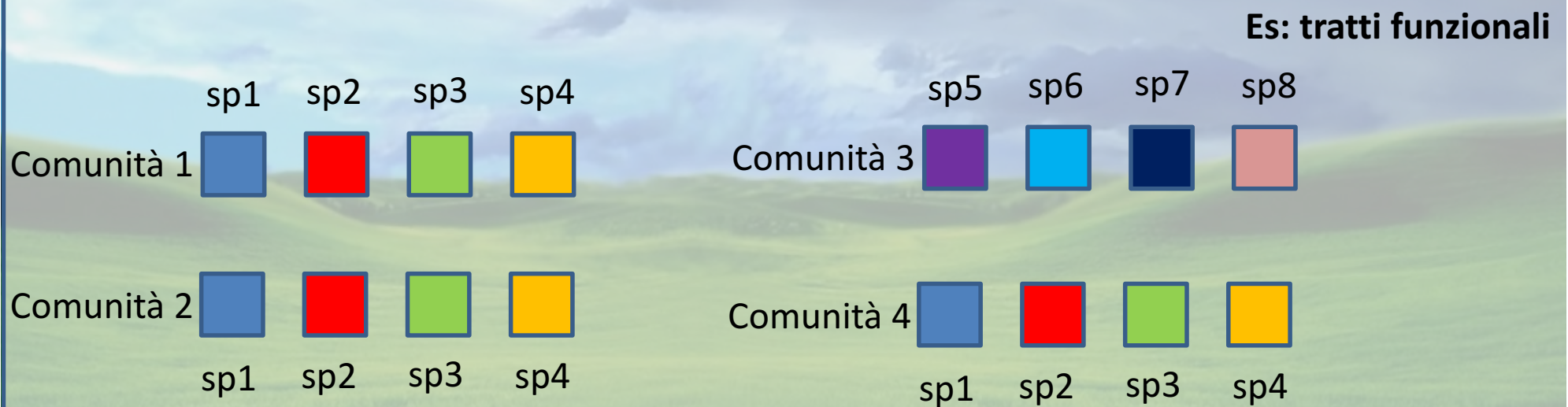
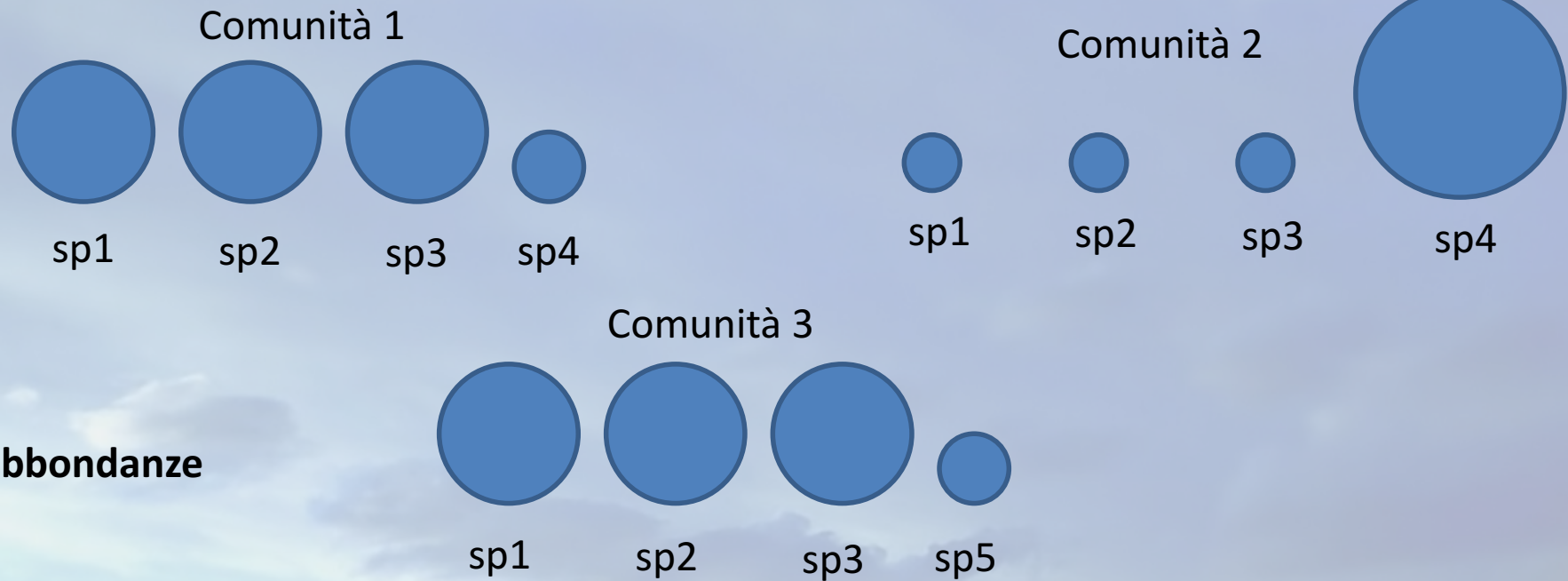
Notation	Definition	Measurement unit [range]	n.n.	average of all pairwise beta component values with compositional data taken from outside the sampling units of interest	as in the chosen beta component
β_{Md}	true beta diversity = γ/α_d	CU [1 CU to N CU]	$\Delta\gamma/\Delta x$	rate of gamma diversity accumulation with increasing (logarithm of the) number of sampling units	sp_E/SU or $sp_E/\log(SU)$
β_{Mt}	regional-to-local diversity ratio = γ/α_t	sp_E/sp_E [1 to N]	$\Delta\alpha_t/\Delta x$	rate of alpha diversity accumulation when sampling unit size increases in multiples of (logarithm of the) original size	sp_E/SU or $sp_E/\log(SU)$
β_{At}	absolute effective species turnover = $\gamma - \alpha_t$	sp_E [0 to $(N-1)\alpha_t$]	$\Delta\log(\gamma)/\Delta x$	rate of gamma entropy accumulation with increasing logarithm of the number of sampling units	$\log(sp_E)/\log(SU)$
β_{Mt-1}	Whittaker's effective species turnover = $(\gamma - \alpha_t)/\alpha_t = \gamma/\alpha_t - 1$	sp_E/sp_E [0 to $N-1$]	$\Delta\log(\alpha_t)/\Delta x$	rate of alpha entropy accumulation when sampling unit size increases in multiples of the logarithm of original size	$\log(sp_E)/\log(SU)$
β_{Pt}	proportional effective species turnover = $(\gamma - \alpha_t)/\gamma = 1 - \alpha_t/\gamma$	sp_E/sp_E [0 to $1 - 1/N$]	$\Delta\log(\beta_M)/\Delta x$	rate of change in a beta component of diversity with increasing number of sampling units	(unit of the beta component)/SU
ΔC	any of the effective species turnover measures, i.e. β_{At} , β_{Mt-1} or β_{Pt}	as in the chosen turnover	$\Delta\beta_{Pt}/\Delta x$	decay rate of a beta component of diversity when sampling unit size increases in multiples of original size	(unit of the beta component)/SU
β_{Mtot} or ΔC_{tot}	a beta component quantified for the entire dataset	as in the chosen beta component	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)})$ or $\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	proportional effective species turnover accumulation rate when an increasing proportion of the available sampling units is taken into account	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient)
$\beta_{Mj,k}$ or $\Delta C_{j,k}$	a beta component quantified for a subset of the dataset that consists of the sampling units j and k	as in the chosen beta component	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	rate of change in (the logarithm of the one-complement of) pairwise effective species turnover with increasing distance along an explanatory gradient g (slope of a distance decay regression)	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient) or $\log(\text{unit of turnover})/(\text{unit of external gradient})$
$\overline{\Delta C}_{j,k}$	average of all the species turnover values that can be calculated for different sampling unit pairs in the dataset (with $j \neq k$)	as in the chosen turnover	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	rate of change in beta entropy or regional entropy excess with increasing logarithm of the number of sampling units	(unit of entropy)/ $\log(SU)$, e.g. bits/ $\log(SU)$
$\overline{\Delta C}_{j,centr}$	average of all the species turnover values that can be calculated between a real sampling unit and a regional compositional centroid in the dataset	as in the chosen turnover	$\Delta C_{(\Delta g)}/\Delta g$	compositional turnover rate along a specified section of an external gradient g	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient)
$\Delta C_{j,kmax}$ or $\Delta C'_{max}$	compositional gradient length in the dataset along the compositional dimension with most turnover	as in the chosen turnover	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	rate of change in (the logarithm of the one-complement of) pairwise effective species turnover with increasing distance along an explanatory gradient g (slope of a distance decay regression)	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient) or $\log(\text{unit of turnover})/(\text{unit of external gradient})$
$\Delta C_{(\Delta g)}$	compositional gradient length along a specified section of an external gradient g	as in the chosen turnover	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	rate of change in (the logarithm of the one-complement of) pairwise effective species turnover with increasing distance along an explanatory gradient g (slope of a distance decay regression)	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient) or $\log(\text{unit of turnover})/(\text{unit of external gradient})$
$\Delta\Delta g_{(\Delta\log(1-\Delta C))}$	number of half-change units, i.e. observed amount of change in differences in explanatory gradient g expressed in terms of decrease in compositional similarity	(unit of g)/(unit of g)	$\Delta\log(1 - \Delta C_{(\Delta g)}/\Delta\Delta g$	rate of change in (the logarithm of the one-complement of) pairwise effective species turnover with increasing distance along an explanatory gradient g (slope of a distance decay regression)	(unit of chosen turnover)/(unit of external gradient) or $\log(\text{unit of turnover})/(\text{unit of external gradient})$
$\overline{\Delta C}_{j,F}$	compositional distinctness of the focal sampling unit F	as in the chosen turnover			
n.n.	compositional nestedness of a species-poor sampling unit in a more species-rich one	sp/sp			
n.n.	logically inconsistent beta components in which α and γ are based on different datasets	as in the chosen beta component			

Tuomisto, 2010

Essa dà la dimensione dell'eterogeneità nella distribuzione delle specie nello spazio (o nel tempo). Questo ha generato un insieme di formule per quantificare questa variazione.

Esistono numerosi altri indici di dissimilarità o similarità, che tengono conto anche delle abbondanze relative, o ad esempio della differenze in termini tassonomici o anche funzionali.

Una diversità di beta-diversità



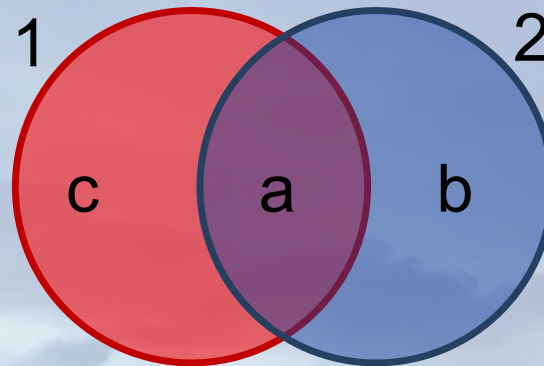
Alcune formulazioni da indici di dissimilarità

$$\beta = \frac{b+c}{a+b+c}$$

Dissimilarità di Jaccard

$$\beta = \frac{b+c}{2a+b+c}$$

Dissimilarità di Sørensen



Comunità 1 = 10 specie
Comunità 2 = 10 specie
 $a = 5$; $b = 5$; $c = 5$

Comunità 1 = 10 specie
Comunità 2 = 10 specie
 $a = 5$; $b = 5$; $c = 5$

$$\text{Beta}_J = 5+5/15 = 66\%$$

$$\text{Beta}_S = 5+5/20 = 50\%$$

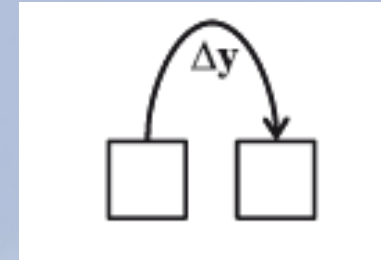
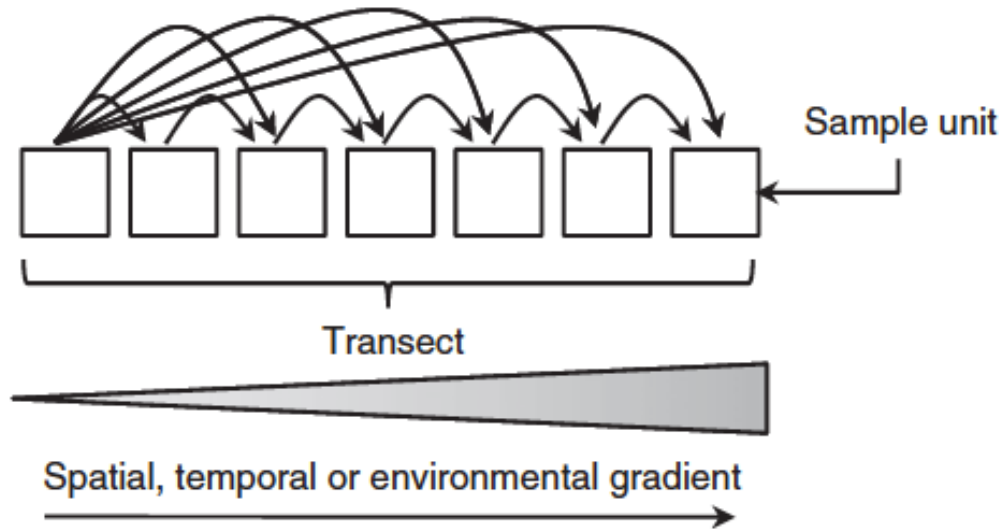
2/3 delle specie totali sono
distintive delle due comunità

La metà delle specie in
ciascuna comunità differisce

Entrambi gli indici esprimono la variazione in termini esclusivamente composizionali. Cioè prendono in considerazione il dato di presenza/ assenza delle specie. Sono correlate. Jaccard pone maggiore enfasi sulle specie che *distinguono* le comunità, mentre Sørensen su quelle che le accomunano.

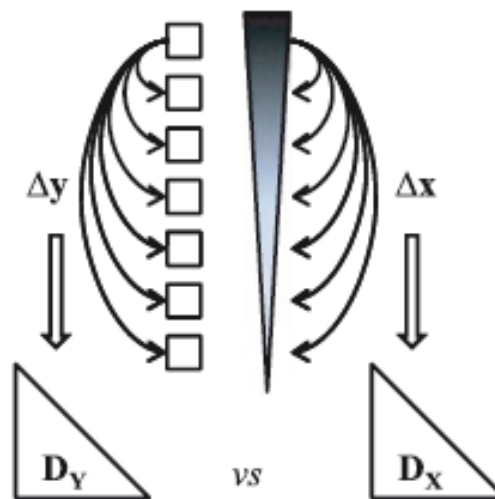
Cambiamenti direzionali

(a) Directional turnover in community structure



Misura di variazione tra comunità (o nella stessa comunità) lungo un gradiente di variazione ambientale

T3. Model pair-wise dissimilarities in communities as a function of pair-wise spatial, temporal or environmental distances.

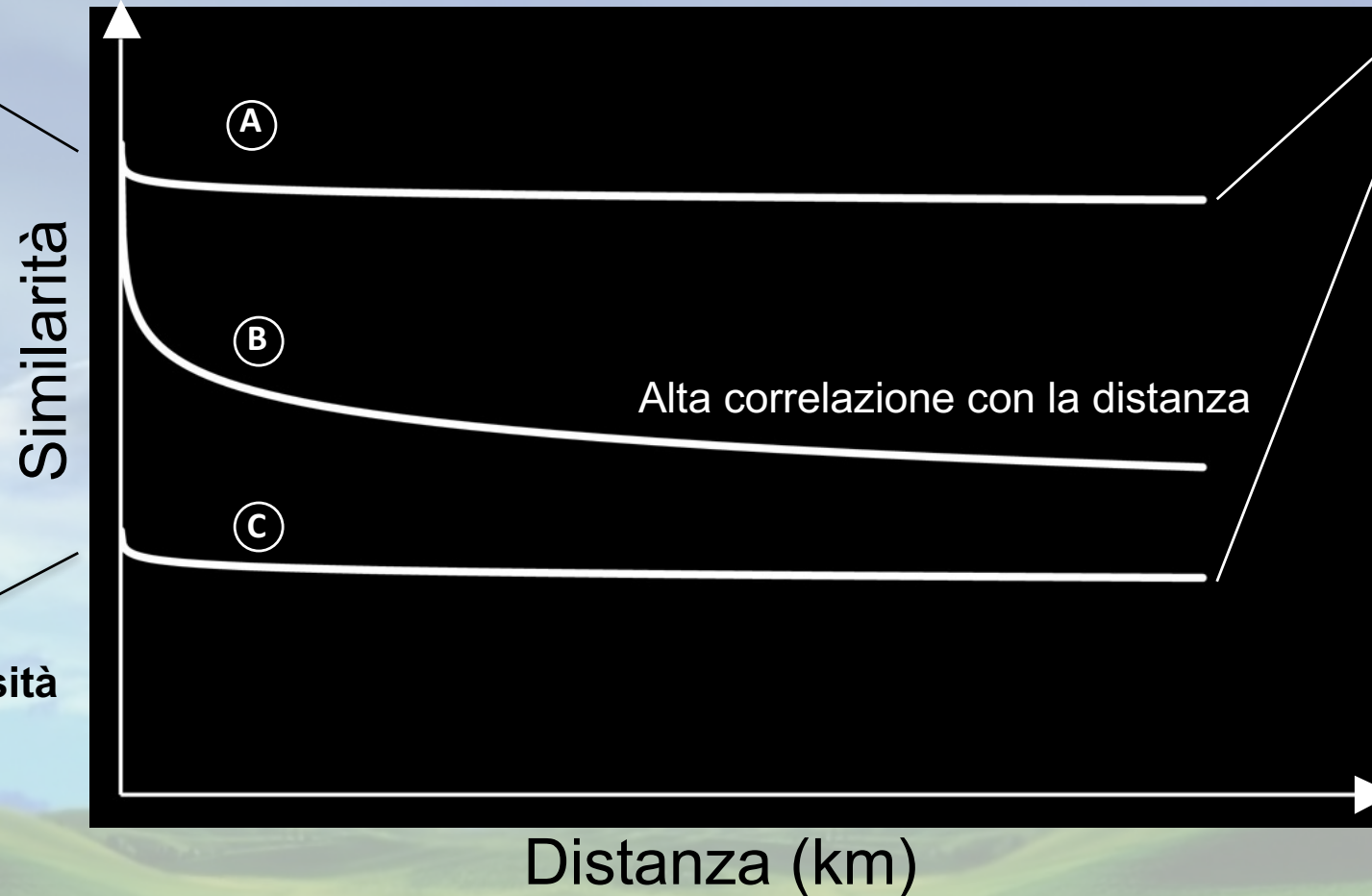


Correlare la variazione nella composizione alla variazione nei parametri ambientali, o fattori geografici, o nel tempo

Distance-decay

Bassa β -diversità

Bassa correlazione con la distanza



Alta β -diversità

A

Omogeneità sia a scala locale che a grande scala.

B

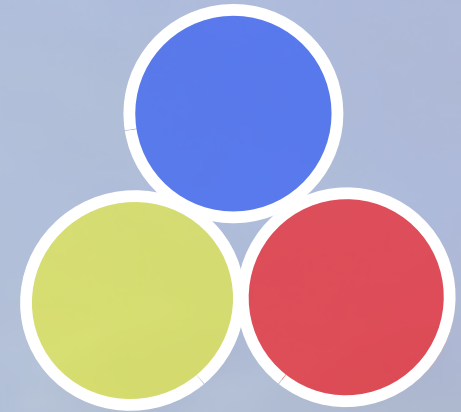
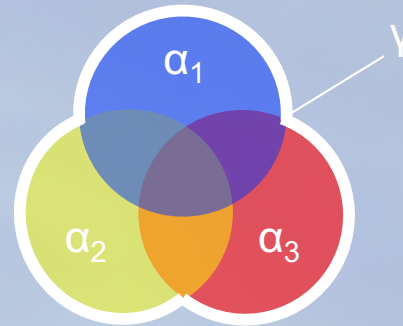
Similarità diminuisce con l'aumentare della distanza

C

Alta dissimilarità sia a scala locale che a grande scala

Modificato da Sojininen et al, 2007

β -diversità e connettività



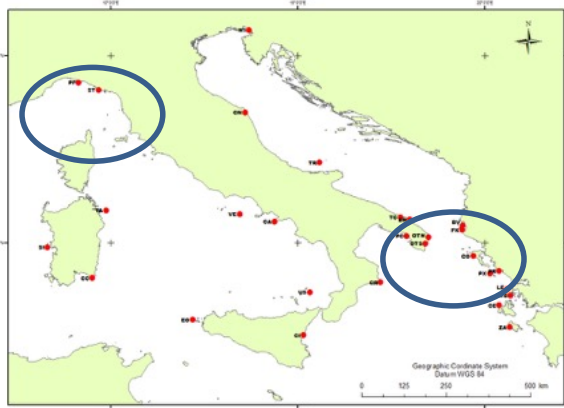
β -diversity

Ecological connectivity

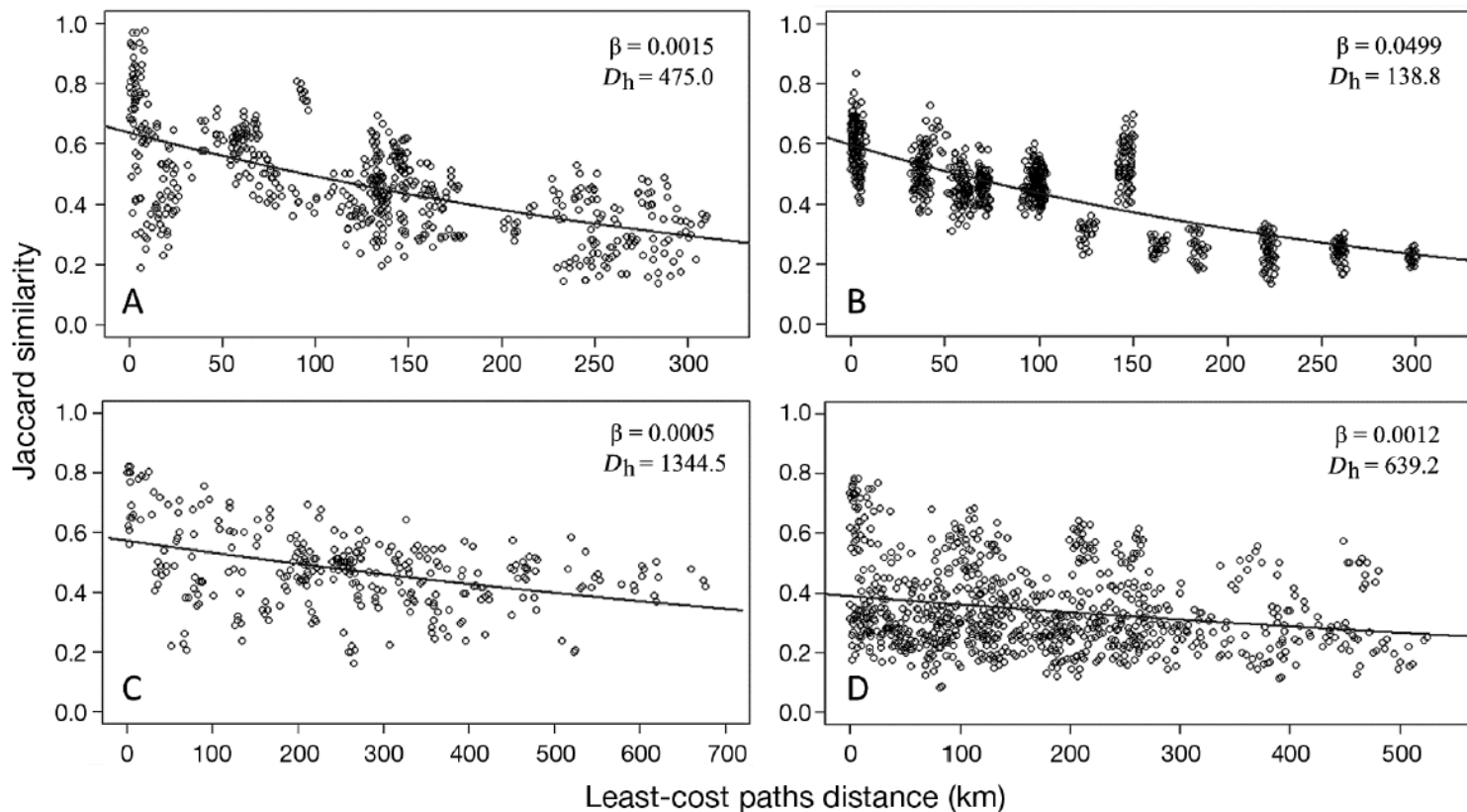
Processi locali sono simili e/o di minore importanza nel determinare le distinzioni nelle comunità. I processi a larga scala sono di maggiore importanza per rendere simili le comunità. Oppure vi è un'alta omogeneità ambientale e una ridotta presenza di barriere alla dispersione. O entrambe le cose.

I processi locali sono diversi e/o di maggiore rilevanza. I processi a larga scala agiscono in modo inconsistente o sono di minore importanza nel determinare la struttura e composizione delle comunità. Oppure vi è un'elevata eterogeneità ambientale e una resistenza alla dispersione (es. barriere). O entrambe le cose.

Esempi



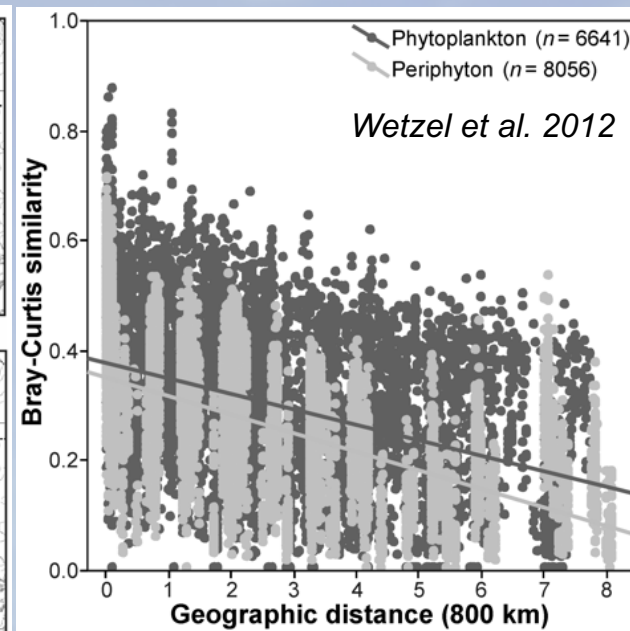
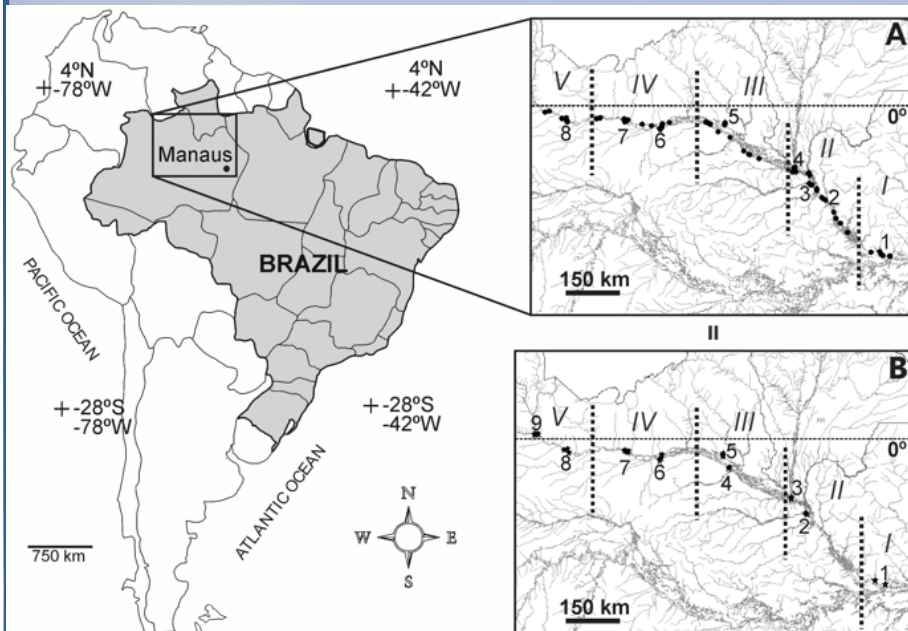
I pattern di decadimento nella similarità tra comunità possono variare al variare dell'area geografica. Questo perché i processi che agiscono in aree diverse possono essere differenti, o avere differente importanza. Anche l'eterogeneità ambientale può variare (determinata da fattori naturali o antropici). Queste differenze possono risolversi in un diverso potenziale di connessione o di omogeneità.



Ratray et al. 2016

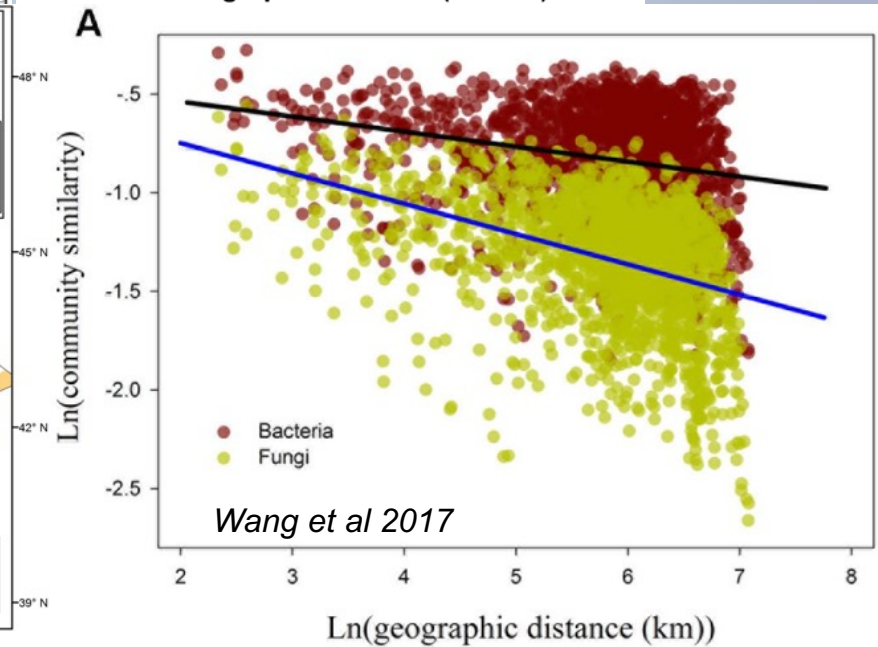
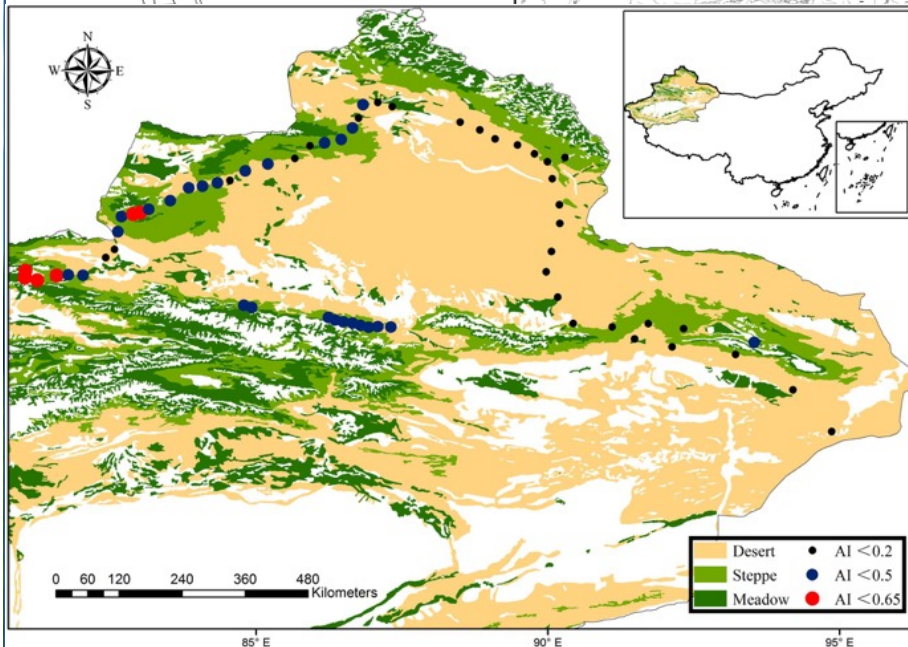
Ambienti diversi possono mostrare andamenti diversi. Ad esempio, ambienti soggetti a una variabilità maggiore possono mostrare minore coesione spaziale rispetto ad ambienti con condizioni più stabili.

Esempi

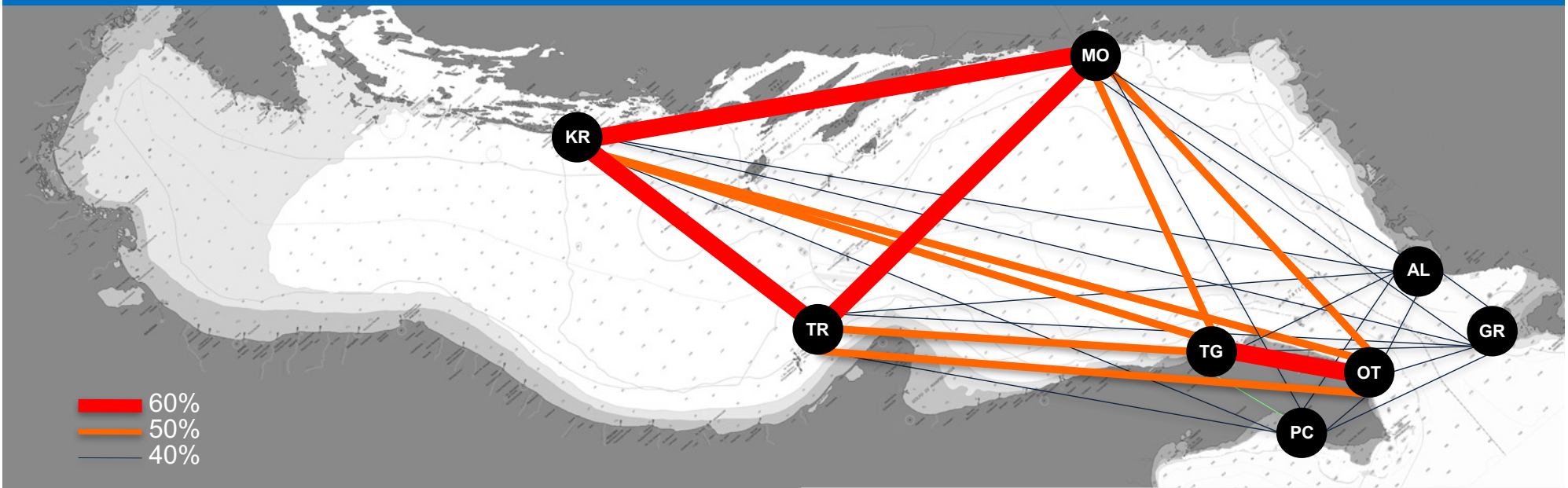


Diatomee e fitoplancton in sistemi fluviali (differenti potenziali di dispersione)

Funghi e batteri del suolo in ambienti aridi



Similarità nella composizione in Adriatico



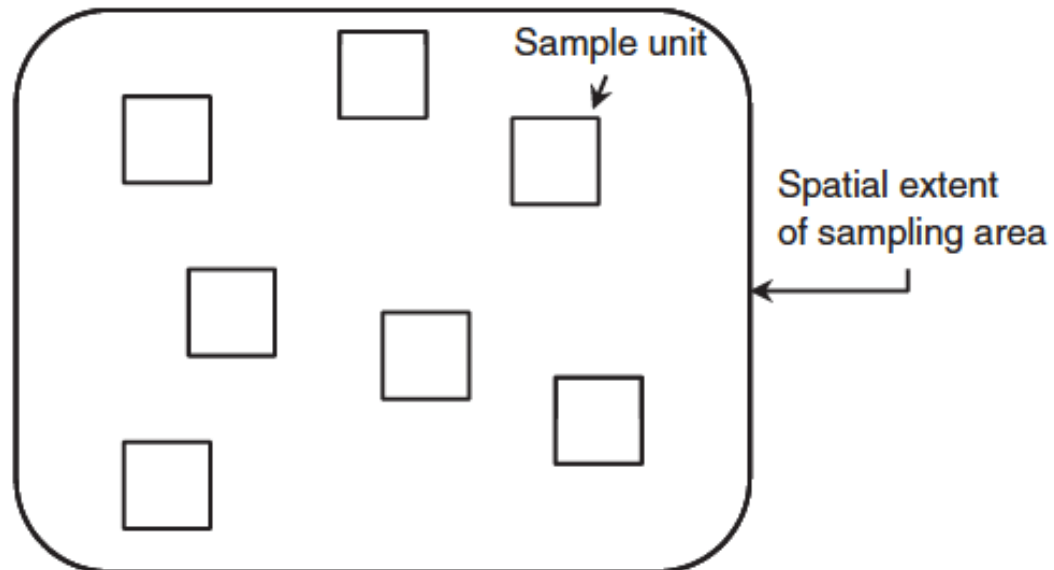
La beta-diversità è anche vista come una misura della connettività ecologica tra comunità. Se le comunità sono simili nella composizione in specie, allora possono essere viste come unità fortemente connesse tra loro da un punto di vista ecologico, perché avranno funzioni simili, e scambio di organismi tra loro (quindi anche di materia ed energia), e saranno soggette a processi simili o condivisi che ne determinano la struttura.



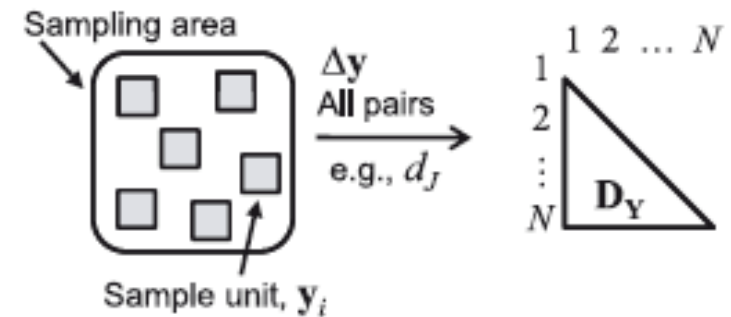
Beta-diversità non direzionale

Anderson et al., 2011

(b) Variation in community structure (non-directional)



V1. Measure variation among communities from a set of samples.



Esempio: Variazioni nella composizione tra campioni all'interno di una data unità spaziale o temporale.

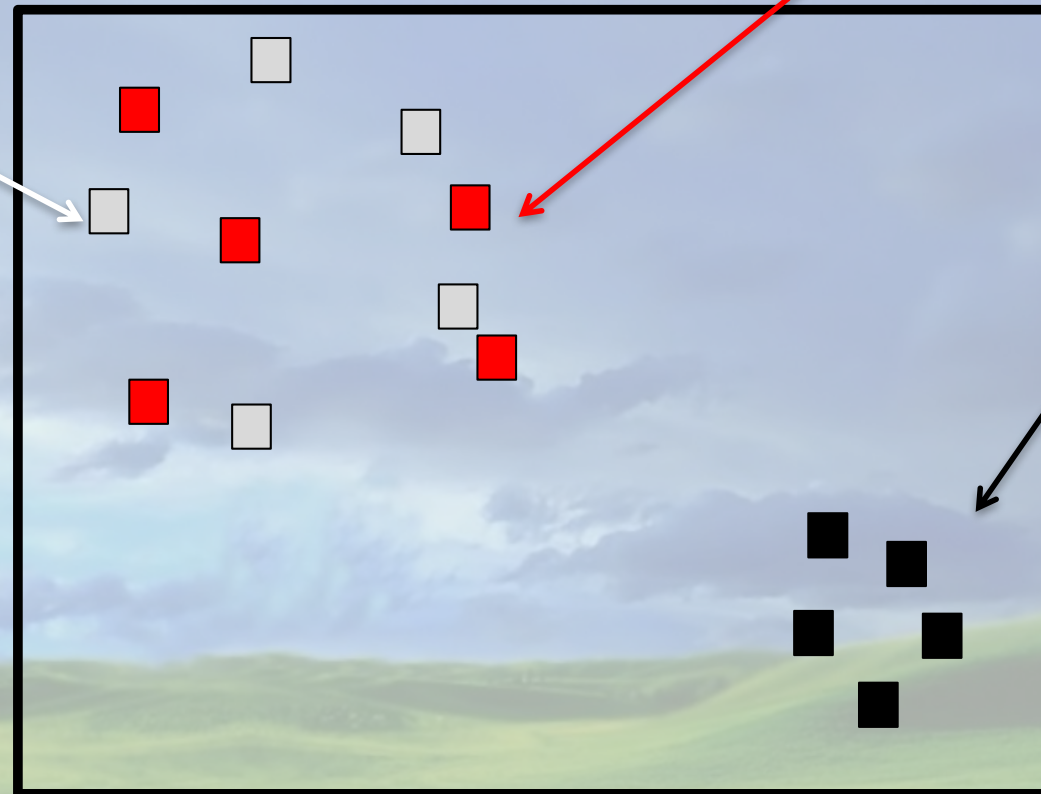
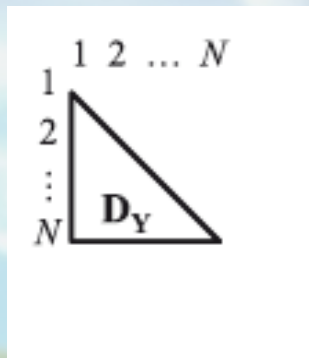
Una rappresentazione dei pattern di β -diversità

non metric Multidimensional Scaling (nMDS)

Comunità 3

Comunità 1

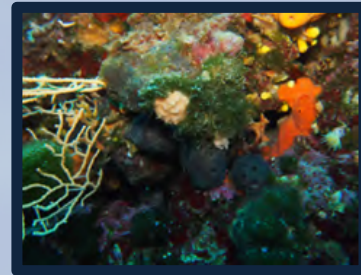
Comunità 2



Distanza tra i punti (campioni o sub-unità spaziali) sono rappresentative della similarità (o dissimilarità) in termini di composizione in specie (o qualsiasi altra caratteristica della diversità).

Confronti di β -diversità

V4. Compare variation either
(a) among *a priori* groups or
(b) along a continuous gradient.

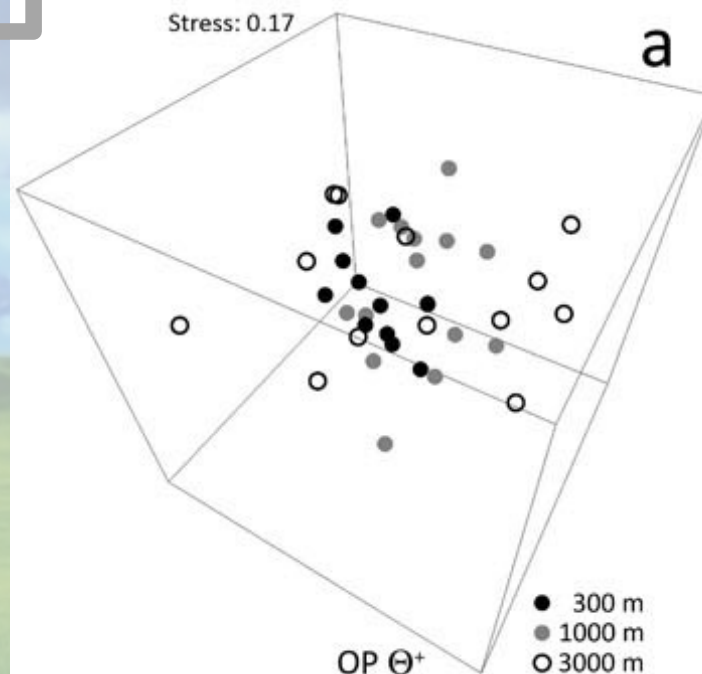
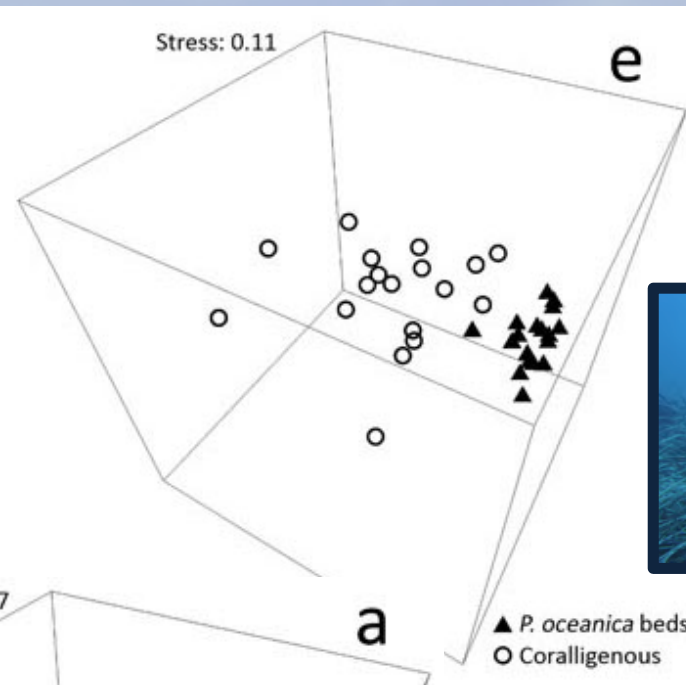


**Confrontare la beta-diversità
tra sistemi o in relazione ad
altre variazioni (es. disturbo
antropico)**

V5. Partition variation according
to a series of hierarchical
spatial (or temporal) scales.

V6. Compare components
of variation or effect sizes
across levels of another factor
or for different groups of taxa
(V7).

Anderson et al., 2011



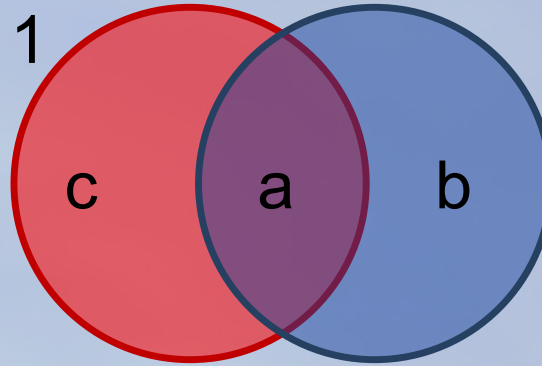
Bevilacqua et al., 2012



β -diversità: turnover e nestedness

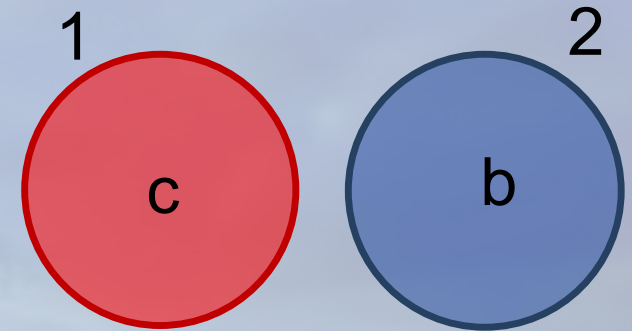
Comunità 1 = 10 specie
Comunità 2 = 10 specie
 $a = 5$; $b = 5$; $c = 5$

$$\text{Beta}_J = 5+5/15 = 66\%$$



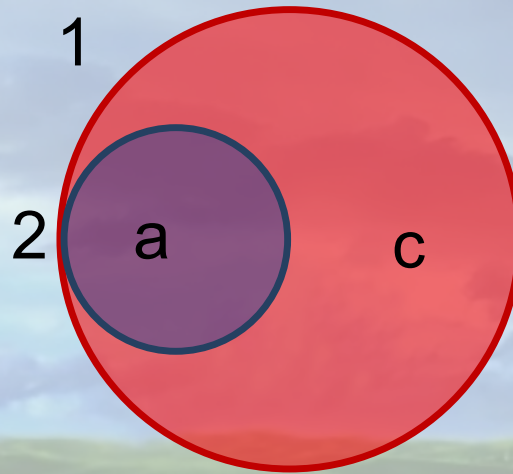
Comunità 1 = 10 specie
Comunità 2 = 10 specie
 $a = 0$; $b = 10$; $c = 10$

$$\text{Beta}_J = 100\%$$



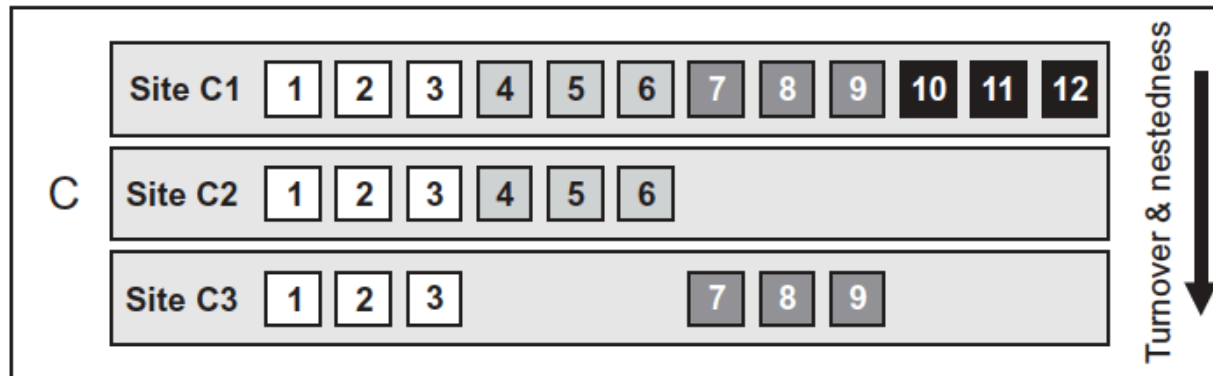
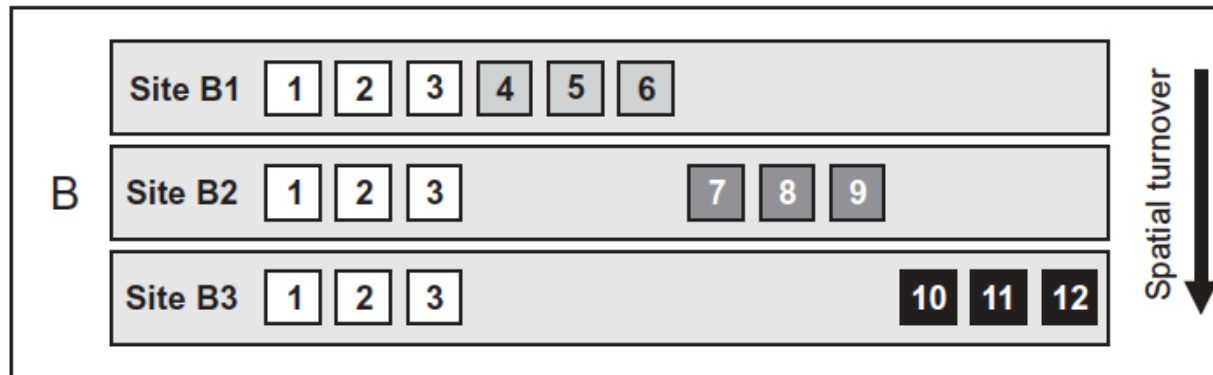
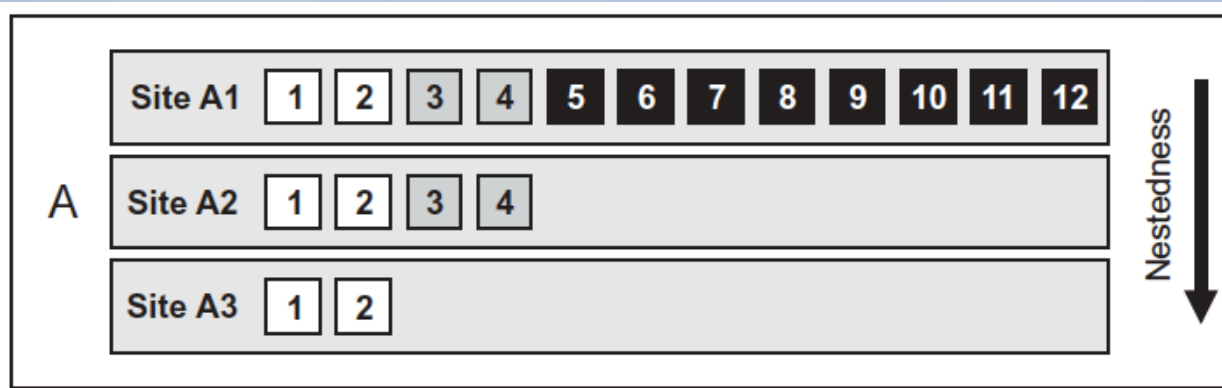
Comunità 1 = 15 specie
Comunità 2 = 5 specie
 $a = 5$; $b = 0$; $c = 10$

$$\text{Beta}_J = 10/15 = 66\%$$



Nei due casi la beta diversità è uguale, ma mentre nel primo caso essa origina da un rimpiazzo di specie tra le due comunità che hanno la stessa alfa diversità (cioè lo stesso numero di specie), nel secondo caso la variazione nella composizione deriva totalmente da una differenza nel numero di specie che caratterizza le due comunità, delle quali una è inclusa nell'altra.

β -diversità: turnover e nestedness



La β -diversità può riflettere due differenti fenomeni: nestedness e turnover.

Nestedness si ha quando la comunità con meno specie è un sottoinsieme di quella con maggior numero di specie. Qui la beta-diversità è dovuta ad una riduzione di specie (esprime processi di strutturazione non-randomici, es. glaciazioni).

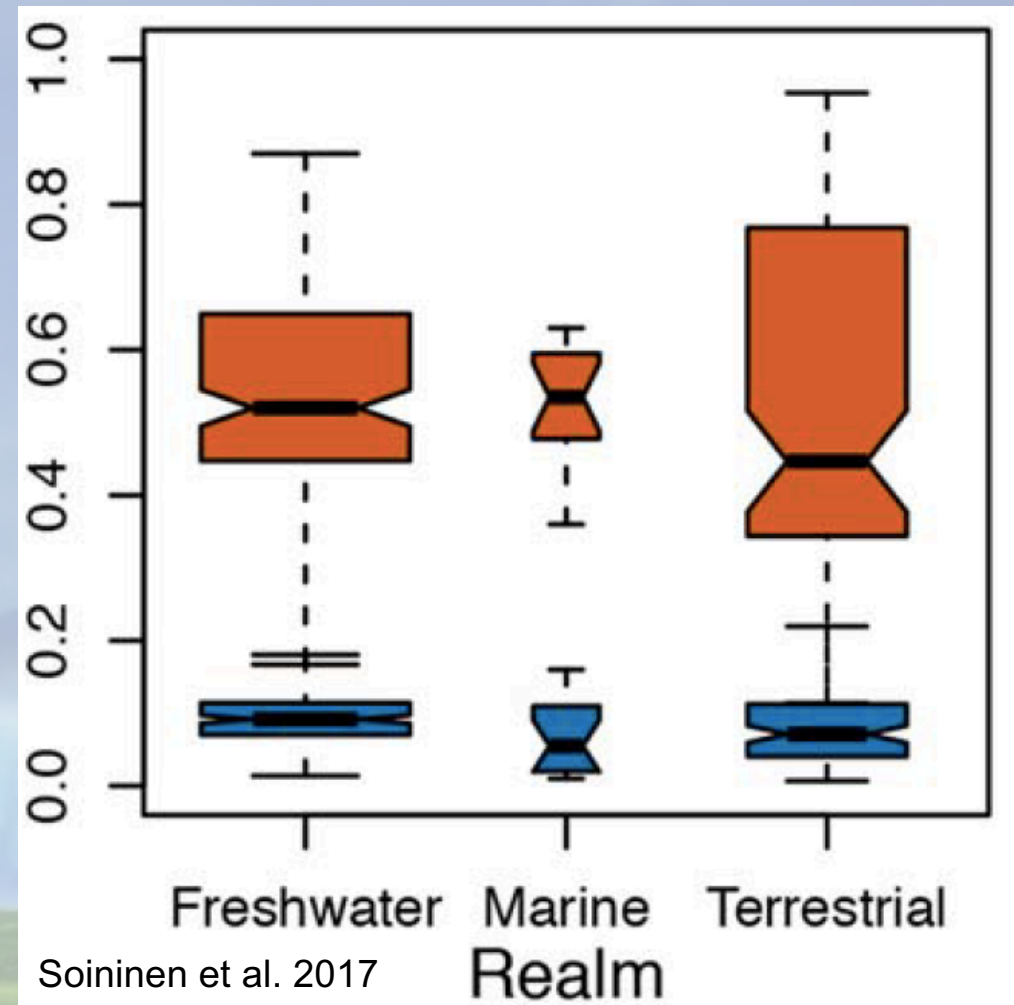
Il turnover invece implica un rimpiazzo di specie tra le due comunità, e spesso esprime le conseguenze del filtro ambientale o fattori geografici.

(Baselga, 2010)

β -diversità in differenti ambienti

In generale, la β -diversità sembra essere minore negli ambienti marini rispetto ad altri ambienti. Questo perché i primi sono caratterizzati da minore variabilità ambientale e con maggiore potenziale di connessione tra comunità.

Tuttavia, nonostante le evidenze a supporto di questo pattern generale, vi sono dati che contraddicono queste attese.

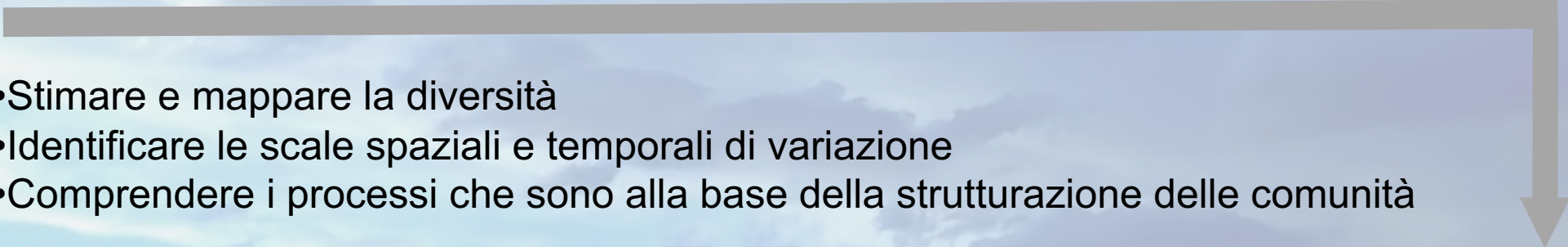


Nestedness (blu) e turnover (arancio) nei sistemi marini, d'acqua dolce e terrestri.

L'importanza della β -diversità

La β -diversità è influenzata da fattori estrinseci, come i cambiamenti ambientali e biogeografici, e da fattori intrinseci, come i tratti ecologici delle specie (potenziale di dispersione, livello trofico, caratteristiche strutturali e funzionali, cicli vitali, ecc.).

Ha un ruolo centrale nelle relazioni tra diversità locale e regionale, nell'esplorare le variazioni nella struttura delle comunità in relazione alle variazioni geografiche e dell'ambiente.

- 
- Stimare e mappare la diversità
 - Identificare le scale spaziali e temporali di variazione
 - Comprendere i processi che sono alla base della strutturazione delle comunità
 - Numero, spazatura e posizionamento delle riserve
 - Quantificare le modalità di omogeneizzazione delle comunità collegate agli impatti antropici
 - Ottimizzare le strategie di conservazione tenendo conto delle variazioni nei diversi aspetti della biodiversità