

**Paola GANIS**

# **LA DIVERSITÀ SPECIFICA NELLE COMUNITÀ ECOLOGICHE: CONCETTI, METODI E PROGRAMMI DI CALCOLO**

**Quaderni del  
Gruppo Elaborazione Automatica Dati  
Ecologia Quantitativa**

**Dipartimento di Biologia**

**Università di Trieste**

**C.E.T.A.**

**(International Center for Theoretical and  
Applied Ecology)**

## **GEAD-EQ n. 10**



**Università degli Studi di Trieste**

**Trieste 1991**

Paola Ganis

**LA DIVERSITÀ SPECIFICA NELLE COMUNITÀ ECOLOGICHE:  
CONCETTI, METODI E PROGRAMMI DI CALCOLO**

Quaderni del  
Gruppo Elaborazione Automatica Dati  
Ecologia Quantitativa

Dipartimento di Biologia  
Università di Trieste  
C.E.T.A. (International Center for Theoretical and Applied Ecology)

GEAD-EQ n. 10

Trieste 1991



## INTRODUZIONE

Il tema della diversità ecologica è stato trattato ampiamente negli ultimi quarant'anni dagli studiosi dell'ambiente e sebbene sia stato parecchio approfondito e sviluppato rimane tuttora un argomento di notevole discussione. La crisi ambientale che viviamo ha fatto emergere il problema della salvaguardia della diversità specifica nelle comunità biologiche che, sotto l'azione della deforestazione, dell'inquinamento o di altri fattori inducenti stress ambientale, subiscono una drastica riduzione del numero di specie e un notevole cambiamento dei loro rapporti di abbondanza. Cosicché da un punto di vista applicativo le misure della diversità possono essere utilizzate con successo quali indicatori dello stato di salute delle comunità ecologiche e nell'ambito della conservazione ambientale si mostrano utili per controllare e prevenire la perdita del prezioso patrimonio genetico delle specie rare e in via di estinzione sia in ambiente marino che terrestre.

Sul piano teorico molto si è discusso sulle sistematiche variazioni di diversità latitudinale (Pianka, 1983) e sulla stretta relazione esistente tra diversità e superficie rilevata (MacArthur e Wilson, 1967) e non è ancora esaurito il dibattito sulla connessione tra diversità e stabilità degli ecosistemi (May, 1973, 1981; Pielou, 1975; Pimm, 1984).

La diversità specifica non è la sola manifestazione della diversità ecologica. Nel concetto di nicchia ecologica è insita la *diversità delle risorse* che una specie utilizza; la complessità strutturale dell'ambiente e il numero delle comunità presenti in una definita area geografica determinano la *diversità di habitat* (affine alla beta-diversità lungo gradienti di Whittaker, 1977) che, a sua volta si riflette sulla diversità specifica. Ed ancora la *diversità strutturale* riguardante gli strati verticali della vegetazione sembra assumere una certa importanza nel determinare la diversità faunistica, più ancora di quanto non lo possa fare la diversità delle specie vegetali (MacArthur e MacArthur, 1961).

I metodi per misurare tutte queste forme di diversità ecologica sono strettamente collegati alle tecniche proposte ed adottate per la misura della diversità delle specie.

Nel presente lavoro vengono descritti i metodi ed i modelli più comunemente utilizzati per la misura della diversità. Inoltre

vengono presentati alcuni programmi per il calcolo automatico della diversità secondo le tecniche descritte. I metodi possono essere applicati per misurare non solo la diversità di specie, ma anche quella di altre categorie tassonomiche in linea con Feoli e Scimone (1984). Sta all'utente utilizzarli nel contesto che ritiene più opportuno.

I programmi che vengono presentati sono stati scritti per essere utilizzati in connessione con il modello di simulazione di comunità marine sviluppato nell'ambito del Progetto Strategico CNR "Oceanografia e tecnologie marine" da Lagonegro e Hull (1987, 1989).

In *Appendice A* sono descritti i significati dei simboli che ricorrono più frequentemente nel testo e nelle formule in esso riportate.

## 1. LA DIVERSITÀ SPECIFICA

Per descrivere quantitativamente una comunità biologica si indicano la lista delle specie animali e vegetali in essa presenti associando a ciascuna di esse un valore che ne esprima la quantità. La *numerosità* delle specie e la loro *abbondanza relativa* sono le componenti della *diversità specifica*. Al concetto di numerosità, indicante il numero di specie presenti in una comunità (o collezione), ci si riferisce anche con i termini di *ricchezza*, *varietà* o *molteplicità*, mentre l'abbondanza relativa, riferita al numero di individui o ad una qualsiasi altra misura quantitativa, è comunemente espressa in termini di *equitabilità*. E' sulla base di queste due variabili che sono state distinte comunità povere in specie come quelle della tundra e dei deserti dove solitamente esistono poche specie dominanti e comunità ricche in specie come le biocenosi delle foreste pluviali tropicali in cui non c'è dominanza di una o poche specie.

La diversità specifica di una comunità cresce all'aumentare del numero di specie e della loro equitabilità: misurarla significa valutare entrambe queste componenti.

A questo scopo numerosi indici e funzioni sono stati proposti. Per schematizzare li suddividiamo in tre principali categorie che vengono analizzate in dettaglio nel capitolo successivo. Alla prima categoria appartengono gli *indici di ricchezza* che misurano essenzialmente il numero di specie in una precisa unità di campionamento. Alla seconda appartengono gli *indici di equitabilità* che misurano quanto i valori di abbondanza delle specie sono equidistribuiti. Infine alla terza categoria appartengono gli indici che combinano le due componenti espresse dalle prime due dando la misura di quella che sola dovrebbe essere considerata *diversità*. In letteratura questa viene citata spesso con il termine di eterogeneità (Peet, 1974), ma riteniamo che il termine sia da evitare in quanto si potrebbe confondere con l'eterogeneità di tabelle di comunità. Gli indici appartenenti alle tre categorie dovrebbero essere calcolati e valutati contemporaneamente per l'interpretazione corretta della diversità; se infatti un indice della terza categoria misura la diversità nella sua globalità, solo la lettura simultanea con gli indici di ricchezza ed equitabilità permette di capire quanto ciascuna di queste componenti ha inciso sul valore della misura indifferenziata. La

semplice lettura di un indice di diversità non permette deduzioni di questo tipo.

Per definire con chiarezza il concetto di diversità e, di conseguenza, capire come possa essere misurata, riportiamo un esempio intuitivo tratto da Juhász-Nagy (1973) e citato in Nosek (1976).

Se in una comunità fittizia sono presenti  $S$  specie ed  $N$  individui, la diversità ( $D$ ) è massima nel caso limite in cui ciascun individuo appartiene ad una specie distinta ( $S = N$ ) ed è minima ( $D = 0$ ) quando tutti gli individui appartengono alla stessa specie, cioè quando è presente una sola specie ( $S = 1$ ). Se il valore del numero di specie è compreso tra 1 ed  $N$ , la diversità assume valori intermedi tra i valori minimi e massimi assoluti dipendentemente dalla distribuzione degli individui tra le specie, ovvero in relazione alla equitabilità. Per cui per un numero definito  $S$  di specie compreso tra 1 ed  $N$ , la diversità maggiore si ha quando il numero di individui ( $n_i$ ) è uguale per tutte le specie ( $n_1 = n_2 \dots = n_S = N/S$ ) ed è minima quando tutti gli individui appartengono ad una sola specie tranne alcuni che appartengono ciascuno alle specie rimanenti ( $n_i = N-S+1$  e  $n_i = 1$  per  $i = 2, 3 \dots S$ ).

Una buona funzione per la misura della diversità dovrebbe soddisfare tutte queste condizioni che il concetto stesso di diversità impone (Nosek, 1976; Margalef, 1986). Inoltre dovrebbe essere una funzione monotona per cui l'incremento di una sola specie anche con numero di individui minimo, dovrebbe incrementare il valore dell'indice [ $D(n_1, n_2, \dots, n_S) < D(n_1, n_2, \dots, n_S, n_{S+1})$ ].

Più funzioni appartenenti alla terza categoria degli indici di diversità rispettano queste condizioni anche se reagiscono in maniera differente ai cambiamenti del numero di specie o dell'equitabilità. Da studi fatti sembra che le funzioni derivate dalla teoria dell'informazione siano quelle che meglio rispondono ai requisiti richiesti (Pielou, 1975; Nosek, 1976; Margalef, 1986).

Accanto a tutta la serie di indici aderenti al concetto di diversità esposto, gli ecologi hanno sviluppato altre tecniche di differente impostazione per valutare le relazioni esistenti tra il numero di specie e l'abbondanza relativa (Fisher et al. 1943; Preston, 1948; Whittaker, 1965, 1972). Queste tecniche vanno sotto il nome di *modelli di abbondanza delle specie* e descrivono la distribuzione delle abbondanze delle specie utilizzando analisi

matematico-statistiche. I modelli di abbondanza assumono forme (*pattern*) caratteristiche in funzione del grado di equitabilità delle situazioni che rappresentano. Cosicchè la diversità delle comunità può essere valutata confrontando il loro pattern di distribuzione con quello dei modelli proposti. Questo argomento viene trattato ampiamente nel terzo capitolo.





## 2. INDICI

### 2.1 INDICI DI RICCHEZZA

Il *numero di specie* (S) vegetali e/o animali che abitano in una comunità costituisce l'indice più semplice che si possa esprimere nel valutare la componente molteplicità della diversità biotica. La ricchezza specifica così stimata è però strettamente dipendente dalle dimensioni del campionamento perché quanto più grande è l'area rilevata o il numero di individui (N) esaminati, tanto più grande è il numero di specie riscontrato. A questo proposito si è reso utile distinguere tra *ricchezza numerica* di specie, intendendo con questo termina il numero di specie di una comunità o di una collezione per uno specifico ammontare di individui o di abbondanza espressa altrimenti, e *ricchezza areale* di specie, detta anche *densità di specie*, che indica il numero di specie per unità di area rilevata (Hurlbert, 1971). Variando il numero di individui o l'area si possono generare rispettivamente delle curve di ricchezza numerica o areale delle specie. La prima misura è stata particolarmente adottata in studi di comunità in ambiente acquatico, mentre la seconda nelle comunità vegetali.

Per rendere comparabili i numeri di specie per campione si sono studiati degli indici di ricchezza indipendenti dalle dimensioni del campione. Tutti questi indici si basano su una relazione funzionale tra il numero di specie (S) e la grandezza del campione (N). L'assunto su cui si basa la relazione funzionale ipotizzata è che essa rimanga costante nel tempo in tutte le comunità esaminate; se questo non fosse soddisfatto l'indice di ricchezza varierebbe in funzione della grandezza del campione in maniera non prevedibile (Peet, 1974).

#### 2.1.1 Indici basati sul numero di specie e di individui

Più indici di ricchezza basati sulle relazioni specie-individui (specie-abbondanza) sono stati proposti. Margalef (1957) suggerisce tra le due entità S e N una relazione logaritmica secondo la seguente equazione:

$$R_1 = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

Menhinick (1964) assume che il numero  $S$  di specie sia uguale ad un numero  $R_2$  volte la radice quadrata di  $N$  individui, cioè:

$$R_2 = S / \sqrt{N} \quad (2)$$

Monk (1966, citato in Auclair-Goff, 1971) utilizza come indice di ricchezza relativo il semplice rapporto tra numero di specie e valore di abbondanza totale:

$$R_3 = S / N \quad (3)$$

Questi ed altri indici riportati in letteratura basati su differenti rapporti tra  $S$  e  $N$ , hanno lo svantaggio di dare lo stesso valore  $R$  pur derivando da valori di  $S$  e  $N$  molto diversi ed inoltre, in quanto indici di ricchezza, non dicono nulla sulla distribuzione delle abbondanze tra le specie (Nosek, 1976).

### 2.1.2 Indici basati sulle curve di abbondanza delle specie

La distribuzione di abbondanza delle specie viene vagliata attraverso i modelli del pattern di abbondanza di cui si fa un'ampia trattazione nel capitolo seguente. Uno dei più utilizzati è quello proposto da Fisher et al. (1943); questi autori, presupponendo che il numero di individui per specie segua la serie logaritmica, propongono la seguente relazione:

$$\alpha = S / \ln (1 + N / \alpha) \quad (4)$$

Il parametro alfa ( $\alpha$ ) in questa relazione funzionale è utilizzato come indice di diversità.

Preston (1948), assumendo una distribuzione lognormale delle abbondanze delle specie, trova il numero totale di specie attese nel campione esaminato nella seguente maniera:

$$S^* = \sqrt{(2\pi)} S_0 \sigma \quad (5)$$

dove  $S_0$  rappresenta il numero di specie nella classe modale e  $\sigma$  la deviazione standard logaritmica. Maggiori dettagli sui parametri

coinvolti nella distribuzione log-normale vengono dati nel capitolo successivo.

Tutti gli indici di diversità basati sulle curve di abbondanza delle specie hanno lo svantaggio di non poter essere applicati nel caso in cui la distribuzione delle abbondanze delle specie osservate non si adatti a nessuna delle distribuzioni teoriche.

### 2.1.3 Rarefazione

Dal momento che il confronto tra il numero di specie riscontrate in due o più stazioni richiede uguali dimensioni di rilevamento, un'altra maniera per rendere possibile la comparazione consiste nel valutare per ciascun campione il numero di specie atteso per una dimensione standard ad esempio di 1000 individui. La tecnica della *rarefazione* che permette questi calcoli è stata proposta da Sanders (1968) e perfezionata da Hurlbert (1971). Secondo questa tecnica il numero di specie atteso ( $E(S)$ ) in un campione di grandezza standard  $n$  estratto da una popolazione di grandezza  $N$  è dato da:

$$E(S) = \sum_{i=1}^S \left\{ 1 - \left( \frac{N - n_i}{N} \right)^n \right\} \quad (6)$$

dove  $n_i$  rappresenta il numero di individui della  $i$ -esima specie nel campione di grandezza  $N$  che deve essere rarefatto rapportandolo alla grandezza standard  $n$ .

*Nota.* Nel programma *STADIV*, descritto nel capitolo 5, il numero di specie atteso  $E(S)$  viene calcolato su una dimensione standard che è uguale per tutte le comunità o rilievi a confronto. Se le loro grandezze sono tutte uguali, i rilievi sono già confrontabili e il numero di specie atteso rimane uguale a quello osservato. Nel caso contrario la dimensione standard  $n$  (*SIZE* nel programma) è data dalla dimensione massima consentita affinché sia ancora possibile matematicamente il calcolo di  $E(S)$  su tutti i rilievi e cioè da:

$$SIZE = \min [N_j - \max (n_i) - 1] \quad (7)$$

con  $j=1, M$  rilievi e  $i=1, S_j$

cioè dal valore minimo, tra tutti i rilievi, delle differenze tra il numero totale di individui  $N$  in ciascun rilievo e il valore massimo della specie più

abbondante.  $[\max (n_i)]$ , sottratte di una unità. Questo calcolo è necessario per rendere possibile il calcolo fattoriale implicato nella formula (6). Le curve di rarefazione rappresentanti la crescita attesa del numero di specie al crescere del campione si possono ottenere tramite il programma RAREFRAC.BAS facente parte della libreria di Ludwig e Reynolds (1988).

## 2.2 INDICI DI DIVERSITÀ

Alla categoria degli indici di diversità, appartengono tutti quelli che esprimono in un solo valore il duplice concetto, insito nel termine diversità, di ricchezza specifica ed equitabilità. Le singole statistiche proposte tengono conto cioè sia del numero di specie campionate sia della loro abbondanza relativa. Tutti questi indici combinano le due componenti in maniera tale che non è più possibile valutare il contributo dato all'indice da parte della sola molteplicità o della sola equitabilità. Pertanto anche il confronto tra indici misurati su comunità distinte può non essere d'aiuto nel differenziarle strutturalmente in quanto le diversità delle due comunità potrebbero assumere valori uguali pur essendo le loro ricchezze ed equitabilità molto differenti tra di loro.

Per alcuni di questi indici i valori crescono con l'aumentare della ricchezza e della equitabilità (*indici di diversità*), per altri invece, i valori crescono con il diminuire della diversità globale e cioè con l'aumentare della prevalenza di una o poche specie sulle altre; è per questo motivo che questi ultimi sono anche chiamati *indici di dominanza o concentrazione*. Questi, se variabili entro l'intervallo tra 0 ed 1, possono essere ricondotti al comportamento dei primi secondo due principali modalità: la prima consiste nel sottrarre all'unità la misura di dominanza ( $Dom$ ) ottenuta ( $1 - Dom$ ) e l'altra nel considerarne il reciproco ( $1/Dom$ ).

### 2.2.1 Indici di dominanza

Il primo indice di diversità in ecologia è stato proposto da Simpson (1949) da cui ha preso il nome nella letteratura ecologica. Applicato ad un campione infinito, esso è espresso dalla seguente formula:

$$\lambda = \sum_i p_i^2 \quad i=1,S \quad (8)$$

essendo  $p_i = n_i / N$  la proporzione di abbondanza della specie  $i$ -esima e  $n_i$  il valore di abbondanza della specie  $i$ -esima.

L'indice di Simpson misura la probabilità che due individui estratti a random da un campione appartengano alla stessa specie e assume valori variabili tra  $1/S$  ed 1. Più è alta questa probabilità, maggiore è la dominanza di una o poche specie e minore è la diversità della comunità esaminata. Questo indice può essere interpretato anche come la media ponderata delle abbondanze relative come suggerito da Hill (1973). L'indice di Simpson dà particolare peso alle specie abbondanti mentre è meno sensibile alla ricchezza delle specie. Per campioni finiti l'indice (8) assume la seguente forma più appropriata:

$$\lambda' = \sum_i n_i (n_i - 1) / N (N - 1) \quad i=1, S \quad (9)$$

Per fare sì che l'indice di dominanza di Simpson abbia un andamento crescente nei confronti della diversità sono state proposte delle correzioni agli indici  $\lambda$  e  $\lambda'$ . Una di queste consiste nel sottrarre gli indici dal loro valore massimo possibile, cioè 1. In questo caso l'indice  $\lambda$  si trasforma nell'indice che già Gini (1912, 1939) aveva formulato sotto il nome di "*indice di mutabilità*":

$$D_\lambda = 1 - \lambda = 1 - \sum_i p_i^2 \quad i=1, S \quad (10)$$

variabile tra 0 e  $(1 - 1/S)$ .

e l'indice  $\lambda'$  diventa:

$$D_{\lambda'} = 1 - \lambda' = 1 - \sum_i n_i (n_i - 1) / N (N - 1) \quad i=1, S \quad (11)$$

L'indice  $D_{\lambda'}$  è stato formulato anche da Hurlbert (1971) sotto il nome di *indice di probabilità di incontro interspecifico (PIE)*. Esso, in maniera inversa rispetto all'indice  $\lambda'$  viene interpretato come misura della probabilità che due individui estratti a random da un campione appartengano a due specie differenti. Hurlbert arriva alla formulazione di questo indice attribuendo ad esso delle proprietà dal significato biologico. Ritiene infatti che la probabilità di incontro interspecifico sia importante nel conoscere il numero di legami presenti in una catena

alimentare che determinerebbero oltre che la stabilità anche la diversità della comunità esaminata. Potenzialmente ciascun individuo in una comunità può incontrare o interagire con ciascun altro individuo della comunità. Di tutti i  $N(N-1)/2$  potenziali incontri in una comunità di  $N$  individui, quelli appartenenti a specie differenti sono dati da  $\sum_{(i=1,S)} n_i(N - n_i)/2$ , cosicchè la probabilità di incontro interspecifico è dato dal rapporto tra queste due quantità e cioè da:

$$PIE = \sum_i (n_i/N) [(N - n_i) / (N - 1)] \quad i=1,S \quad (12)$$

che si può esprimere anche nella forma:

$$PIE = N/(N - 1) D_\lambda = N/(N - 1) (1 - \sum_i p_i^2) \quad (13)$$

Le equazioni (11), (12) e (13) rappresentano lo stesso indice e la loro equivalenza è facilmente dimostrabile (Nosek, 1976).

Se l'indice PIE può essere interpretato biologicamente meglio dell'indice di Simpson in quanto indicante il numero possibile di connessioni trofiche in una comunità, dall'altro lato tende a sovrastimare queste connessioni perchè non sempre di fatto esse si realizzano .

La seconda modalità di trasformazione in indice di diversità dell'indice di dominanza di Simpson consiste nel calcolarne il valore reciproco, cosicchè la (8) diventa:

$$N_2 = 1 / \lambda = 1 / \sum_i p_i^2 \quad i=1,S \quad (14)$$

Questa trasformazione è molto utile essendo il valore ottenuto espresso in unità di specie. Corrisponde al numero di ordine 2 della serie dei numeri di diversità di Hill (1973) e viene interpretato come il numero di specie molto abbondanti del campione esaminato (vedi *paragrafo 2.2.3.1*).

Questo stesso indice è stato usato da Levins (1968) come misura dell'ampiezza di nicchia, indicando quest'ultima proprio la diversità delle risorse utilizzate da un individuo o da una specie.

Quando l'indice viene calcolato su un campione con specie allo stesso livello trofico, l'indice PIE misura l'importanza della competizione interspecifica rispetto alla competizione totale (Hurlbert, 1971). Viceversa la quantità  $(1 - PIE)$ , cioè l'indice di

dominanza di Simpson misura la proporzione intraspecifica della totale competizione.

*Nota.* Per specie ugualmente abbondanti gli indici di Gini e Simpson non sono molto sensibili al numero delle specie; infatti in comunità ipotetiche con 2, 10, 100, 1000 specie ugualmente abbondanti, l'indice (10) diventa rispettivamente 0.5, 0.1, 0.01, 0.001. Pertanto quando si vuole confrontare valori di indici molto vicini, è preferibile usare le loro trasformazioni secondo la (14) in maniera tale da descrivere meglio la comunità dal punto di vista della ricchezza delle specie.

Un altro semplice indice di dominanza suggerito da Berger e Parker (1970) è dato dall'importanza relativa della specie più abbondante:

$$d = \max (n_i) / N \quad (15)$$

dove  $\max (n_i)$  rappresenta l'abbondanza della specie più abbondante. E' un indice indipendente da S. Anche in questo caso è possibile tramutarlo in indice di diversità considerandone il valore reciproco o il complemento ad 1.

## 2.2.2 Indici informativi

Gli indici di diversità maggiormente utilizzati in ecologia sono quelli basati sulla teoria dell'informazione. Pielou (1966) spiega come la diversità di una comunità possa essere equiparata all'incertezza nel predire a quale specie appartenga un individuo estratto a random da un campione. Quanto più grande è il numero di specie e quanto più equa è la loro distribuzione, tanto maggiore è questa incertezza di attribuzione e pertanto, essendo l'informazione una misura della incertezza degli eventi, risulta essere una buona misura della diversità. La misura dell'informazione relativa ad una popolazione infinita è data dalla funzione di Shannon-Weaver (1949):

$$H' = - \sum_i p_i \ln p_i \quad i=1,S \quad (16)$$

dove  $p_i$  rappresenta la proporzione di abbondanza della  $i$ -esima specie.



Per il carattere logaritmico della funzione, l'indice non assume mai valori elevati, essendo questi, nelle comunità studiate, compresi generalmente tra 1.5 e 3.5 e solo raramente sorpassanti 4.5 (Margalef, 1972). E' un indice che varia da un valore minimo ( $H_{\min}$ ) uguale a 0 quando è presente una sola specie, ad uno massimo ( $H_{\max}$ ) uguale a  $\ln S$  quando tutte le specie sono equamente distribuite. Il valore di entropia massima si ricava direttamente dalla (16) che, nel caso in cui le proporzioni delle specie sono tutte uguali, si semplifica in:

$$H_{\max} = \ln S \quad (17)$$

da cui si può rilevare che l'entropia massima è una funzione logaritmica della sola numerosità delle specie e la sua misurazione rappresenta una maniera per valutare solo la componente molteplicità della diversità specifica.

Quando si tratta con popolazioni finite, è più adatto l'indice di Brillouin (1962) che determina la quantità di informazione nella seguente maniera:

$$H = (\ln N! - \sum_i \ln n_i!) / N \quad i=1, S \quad (18)$$

Margalef (1986) considera la funzione  $H'$  particolarmente adatta nello studio della vegetazione in termini di copertura mentre ritiene la funzione  $H$  più espressiva per il biologo che deve indagare sulla diversità intesa come numero di relazioni di tipo alimentare, di simbiosi o parassitismo che si possono instaurare tra le specie. L'indice di Brillouin infatti rappresenta una funzione del numero di combinazioni che possono esistere tra individui e per il suo carattere fattoriale sembra essere molto appropriato per evidenziare le sostituzioni qualitative e quantitative delle specie che si verificano in seguito alle alterazioni dell'ecosistema.

A differenza dell'indice di Shannon che mantiene costante il proprio valore in campioni uguali per numero di specie e abbondanze relative, l'indice di Brillouin è dipendente dalla grandezza del campione. Per questo motivo e per il fatto che implica calcoli piuttosto laboriosi, quest'ultimo indice è meno preferito dai biologi rispetto all'indice di Shannon molto più semplice ed immediato.

### 2.2.3 Altri indici

Un altro interessante indice di diversità è quello proposto da McIntosh (1967). Egli vede la comunità come un punto nell'iperspazio a  $S$  dimensioni determinato dalle abbondanze delle specie. In questo iperspazio la comunità dista dall'origine una misura  $\sqrt{\sum_i n_i^2}$  (distanza euclidea). Quanto più grande è l'abbondanza di una o poche specie o il numero delle specie, tanto maggiore è la sua distanza dall'origine. McIntosh rende relativa questa misura di distanza trasformandola in indice di diversità secondo la seguente espressione:

$$D_{Mc} = (N - \sqrt{\sum_i n_i^2}) / (N - \sqrt{N}) \quad i=1, S \quad (19)$$

### 2.2.4 Funzioni unificanti la diversità

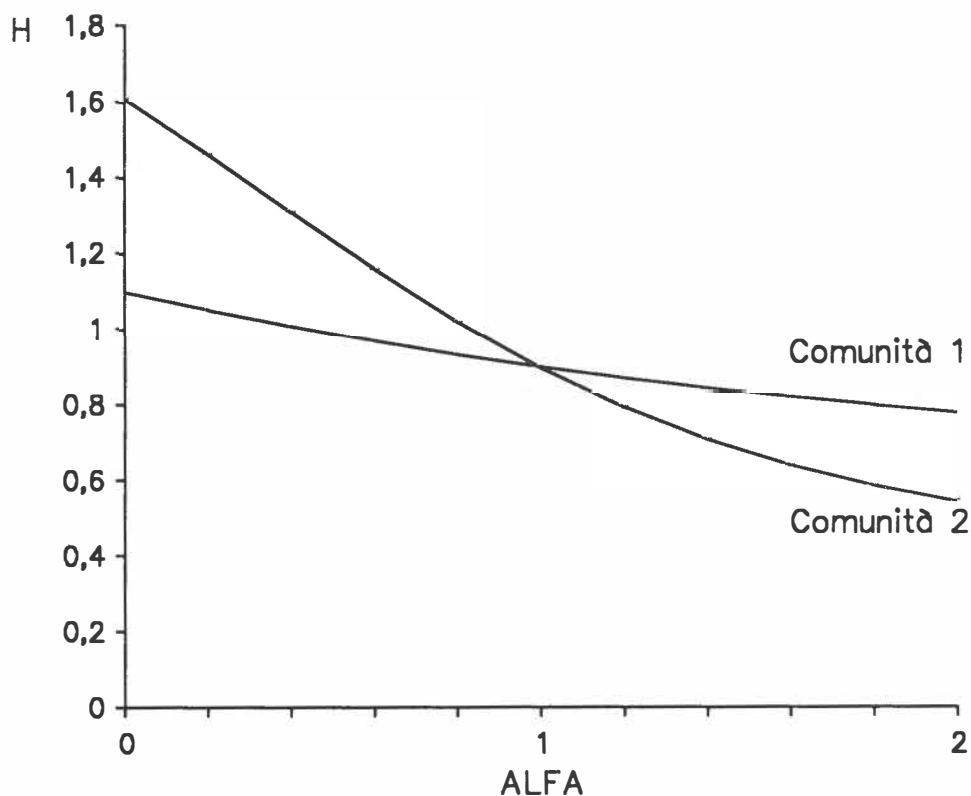
Le funzioni di diversità sinora esposte rispondono in maniera diversa ai cambiamenti della composizione specifica di una comunità ecologica. Come abbiamo più volte avuto modo di spiegare, ciò è dovuto al fatto che alcune di esse evidenziano maggiormente l'aspetto della numerosità e altre quello della distribuzione delle abbondanze delle specie e, tra queste, alcune sono particolarmente sensibili alle variazioni delle specie più comuni (Simpson), altre ai cambiamenti delle specie più rare (Shannon). Comparare questi indici generati in maniera diversa diventa difficile se non altro perchè espressi in unità differenti. Sono state proposte delle funzioni che esprimono, al variare di determinati parametri, il continuum esistente tra le diverse misure di diversità. In queste funzioni unificanti i singoli aspetti della diversità, ricchezza, dominanza ed equitabilità, possono essere esplicitati attribuendo specifici valori al loro parametro caratteristico.

Tra queste ricordiamo la funzione di Reyni (1961) chiamata funzione di  $\alpha$ -diversità la cui equazione è data da:

$$H_\alpha = \ln \sum_i p_i^\alpha / (1 - \alpha) \quad i=1, S \quad (20)$$

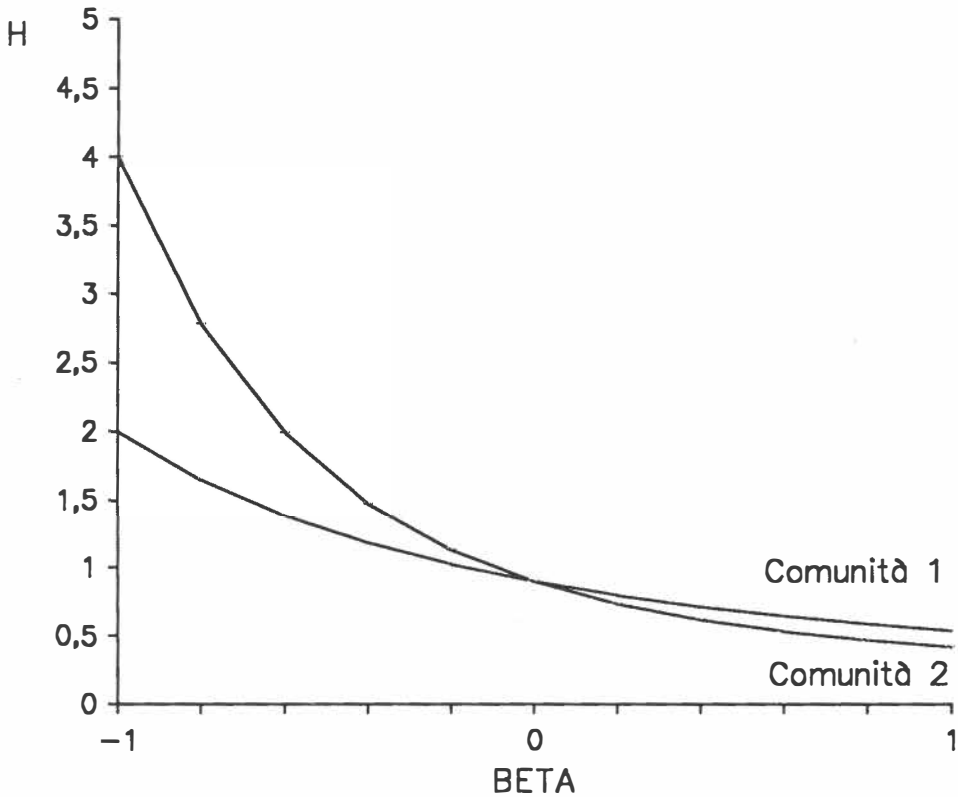
Essa rappresenta la forma generalizzata dell'entropia di Shannon; facendo variare il parametro  $\alpha$  si ottengono sia l'entropia massima

## ALFA DIVERSITA'



**Fig. 1** - Grafici della funzione  $\alpha$ -diversità di Reyni (1961) relativi a due ipotetiche comunità, la prima costituita da 3 specie con valori di abbondanza relativa percentuale 60,30,10 e la seconda da 5 specie con valori 75,10, 5, 5,5. Il parametro  $\alpha$  viene fatto variare tra 0 e 2. Il valore di diversità indifferenziata (entropia di Shannon) corrispondente ad  $\alpha = 1$ , risulta identico per entrambe le comunità che differiscono tuttavia sia per la molteplicità (punti estremi a sinistra) che per la dominanza (punti estremi a destra).

## BETA DIVERSITA'



**Fig. 2** - Grafici della funzione  $\beta$ -diversità di Patil e Taillie (1976) relativi alle stesse comunità considerate in *Fig. 1*. Il parametro  $\beta$  viene fatto variare tra -1 e +1. Il valore dell'entropia di Shannon è determinato per  $\beta = 0$ . Valgono le stesse considerazioni fatte per la *Fig. 1*.

( $\alpha = 0$ ), sia l'entropia di Shannon ( $\alpha = 1$ ), sia il logaritmo negativo dell'indice di Simpson ( $\alpha = 2$ ).

Una seconda funzione chiamata di  $\beta$ -diversità è quella studiata da Patil e Taillie (1976) la cui formula è data da:

$$H_{\beta} = (1 - \sum_i p_i^{\beta+1}) / \beta \quad i=1, S \quad (21)$$

Essa generalizza l'indice di Gini e diventa uguale a questo per  $\beta = 1$ ; ponendo  $\beta = 0$  si ottiene l'indice di Shannon e per  $\beta = -1$  si ottiene la molteplicità diminuita di una unità ( $S - 1$ ).

Nelle *Fig. 1 e 2* sono riportate in grafico entrambe le funzioni relative a due ipotetiche comunità. Si può notare come al variare dei parametri  $\alpha$  e  $\beta$  si ottengono, per entrambe le funzioni, indicazioni sulla molteplicità nel punto estremo a sinistra, sulla diversità indifferenziata nel punto centrale e sulla dominanza al punto estremo a destra. Queste funzioni con relativi grafici sono stati ottenuti con i programmi sulla diversità descritti da Scimone, Ganis e Feoli (1987).

#### 2.2.4.1 Serie di Hill

Hill (1973) propone una originale funzione di sintesi dei vari indici di diversità che, rispetto alle altre, è forse quella di più facile interpretazione ecologica. Definendo un indice di diversità come il reciproco della media delle abbondanze relative, egli perviene alla seguente funzione:

$$N_a = (\sum_i p_i^a)^{1/(1-a)} \quad i=1, S \quad (22)$$

che origina valori  $N_a$  interpretabili direttamente come numero di specie; il loro insieme è comunemente noto come la serie dei **numeri di diversità** di Hill. Facendo variare il parametro  $a$  (ordine della funzione) in un intervallo compreso tra  $-\infty$  e  $+\infty$ , Hill ottiene, per derivazione della funzione (22), una serie di numeri decrescenti dipendenti sempre di più dalle specie più comuni e sempre di meno dalle specie più rare. Di questi i più significativi ed utilizzati negli studi ecologici sono quelli ottenuti per ordini della

funzione uguali a  $-\infty$ , 0, 1, 2 e  $+\infty$ . Essi sono in relazione alle più importanti misure di diversità secondo le seguenti equivalenze:

$$N_{-\infty} = N / \min (n_i) \quad (23)$$

$$N_0 = S \quad (24)$$

$$N_1 = e^{H'} \quad (25)$$

$$N_2 = 1 / \lambda \quad (26)$$

$$N_{+\infty} = N / \max (n_i) \quad (27)$$

$$\text{con } N_{-\infty} > N_0 > N_1 > N_2 > N_{+\infty}$$

Il numero  $N_{-\infty}$  corrisponde al reciproco dell'abbondanza relativa della specie più rara [ $\min (n_i)$ ],  $N_0$  corrisponde al numero di specie totale (S),  $N_1$  all'esponenziale dell'entropia di Shannon,  $N_2$  al reciproco dell'indice di Simpson ed  $N_{+\infty}$  al reciproco dell'abbondanza relativa della specie più abbondante [ $\max (n_i)$ ] cioè al reciproco dell'indice di Berger-Parker (15). Grazie a questa funzione, nella descrizione di una comunità, si potranno esprimere le varie misure di diversità su di una scala uniforme preferendo, come conseguenza, l'uso del reciproco dell'indice di Simpson (14) piuttosto che il suo complemento ad 1, cioè l'indice di Gini di formula (10).

I numeri di diversità di Hill costituiscono, in senso figurato, l'*effettivo numero di specie* presenti nel campione. Questo rappresenta una misura del grado in cui le abbondanze relative sono distribuite tra le specie. Sotto quest'ottica il numero  $N_{-\infty}$  viene interpretato come il numero di specie nel campione che si dovrebbe avere se tutte le specie avessero una proporzione di abbondanza uguale alla proporzione della specie meno abbondante.  $N_0$  rappresenta il numero di tutte le specie del campione indipendentemente dalla distribuzione.  $N_1$  misura il numero delle *specie abbondanti*, e rappresenta il numero di specie ugualmente distribuite che si dovrebbe aver per ottenere una entropia di Shannon uguale a quella del campione.  $N_2$  misura il numero delle *specie molto abbondanti*, e rappresenta il numero di specie ugualmente distribuite che si dovrebbe avere per ottenere un indice di Simpson uguale a quello riscontrato nel campione. Infine

$N_{+\infty}$  viene interpretato come il numero di specie che si dovrebbe avere nel campione se tutte le specie avessero la stessa proporzione della specie più abbondante.

L'esempio seguente ha lo scopo di chiarire i concetti espressi. Supponiamo di avere due ipotetiche situazioni estreme, una di completa equidistribuzione (ricordiamo che non è mai riscontrata in natura) ed una di grande dominanza da parte di una specie. Queste sono descritte nei due campioni di uguale dimensioni  $S=5$  ed  $N=100$  riportati nella tabella seguente:

campione	specie					numeri di Hill				
	$n_1$	$n_2$	$n_3$	$n_4$	$n_5$	$N_{-\infty}$	$N_0$	$N_1$	$N_2$	$N_{+\infty}$
1	20	20	20	20	20	5	5	5	5	5
2	80	5	5	5	5	20	5	2.18	1.54	1.25

Per ciascuno dei campioni sono stati calcolati e riportati i numeri di diversità di Hill. Ciò che colpisce subito l'occhio è la costanza dei valori della serie nel primo campione essendo tutti uguali a 5, valore che corrisponde al numero di specie presenti. Ciò è dovuto al fatto che se i numeri di Hill differiscono tra di loro, per la tendenza che essi hanno ad includere od ignorare le specie rare (Alatalo e Alatalo, 1977), in situazione di totale equidistribuzione, i numeri non differiscono affatto e rimangono costanti poichè il numero di specie del campione ( $N_0$ ) è uguale a quello delle specie molto abbondanti ( $N_2$ ) e a quello delle specie abbondanti ( $N_1$ ) ed è ancora uguale a quello che si avrebbe se tutte le specie avessero la stessa proporzione della meno abbondante ( $N_{-\infty}$ ) o della più abbondante ( $N_{+\infty}$ ). Essendo il secondo campione molto lontano dalla equidistribuzione, i numeri di Hill hanno un campo di variabilità più vasto, indicando il numero  $N_{-\infty} = 20$  il numero di specie che sarebbero necessarie per ottenere nel campione un'equa distribuzione con valori di proporzione uguali al valore minimo, il numero  $N_1 = 2.18$ , in senso figurato, il numero di specie abbondanti e il numero  $N_2 = 1.54$  quello delle specie molto abbondanti ed infine  $N_{+\infty}$  il numero di specie che sarebbero necessarie per ottenere nel campione un'equidistribuzione con valori di proporzione uguali al valore massimo.

## 2.3 INDICI DI EQUITABILITÀ

Abbiamo visto che la diversità è dipendente sia dalla numerosità delle specie che dalla distribuzione delle loro abbondanze e può essere stimata tramite indici che ne considerano entrambe le componenti. Per quantificare la sola componente di equitabilità sono stati studiati degli indici che misurassero il grado di equidistribuzione delle specie. Allo scopo di ottenere indici di equitabilità con valori compresi tra 0 ed 1 in maniera tale che l'unità rappresenti l'equidistribuzione, Hurlbert (1971) presenta due modalità che rapportano una misura qualsiasi di diversità stimata su un campione a quella massima possibile, cioè a quella che lo stesso campione avrebbe se tutte le specie fossero ugualmente abbondanti. Esse sono date da :

$$V' = D / D_{\max} \quad (28)$$

$$V = (D - D_{\min}) / (D_{\max} - D_{\min}) \quad (29)$$

dove  $D$  rappresenta una misura di diversità di un campione e  $D_{\min}$  e  $D_{\max}$  i valori di diversità minima e massima per lo stesso campione.

Estraendo il concetto dalla teoria dell'informazione, Margalef (1957) utilizza la *ridondanza* come misura di equitabilità ad andamento inverso rispetto  $V'$  e  $V$ :

$$R = (D_{\max} - D) / (D_{\max} - D_{\min}) = 1 - V \quad (30)$$

L'indice di equitabilità forse maggiormente usato dagli ecologi è quello tratto dalla teoria dell'informazione che rende relativa secondo la modalità (28) l'entropia di Shannon (16) rapportandola all'entropia massima (17):

$$J = H' / H_{\max} \quad (31)$$

esso viene comunemente chiamato indice  $J$  di Pielou (1969) essendo questa autrice stata la prima ad applicarlo.

Analogamente, per un campione finito, si ottiene l'indice di equitabilità di Brillouin secondo la seguente formula:

$$E_B = H / H_{B\max} \quad (32)$$



dove la quantità  $H$  è descritta in (18) e  $H_{Bmax}$  è calcolata secondo la seguente formulazione tratta da Magurran (1988):

$$H_{Bmax} = 1/N \ln (N! / \{[N/S]!\}^{S-r} \{(N/S+1)!\}^r) \quad (33)$$

con  $N/S$  preso nella sua parte intera ed  $r = N - S(N/S)$ .

All'indice di diversità di McIntosh corrisponde il seguente indice di equitabilità (Pielou, 1969):

$$E_{Mc} = (N - \sqrt{\sum_i n_i^2}) / (N - N/\sqrt{S}) \quad (34)$$

Per trasformare l'indice PIE (eq. 11, 12 e 13) secondo le due modalità (28) e (29), Hurlbert (1971) trova i seguenti valori minimo ( $PIE_{min}$ ) e massimo ( $PIE_{max}$ ) dell'indice:

$$PIE_{min} = [N / (N-1)] [(2N-S)(S-1) / N^2] \quad (35)$$

$$PIE_{max} = [N / (N-1)] [(S-1) / S] \quad (36)$$

Analogamente trasforma il reciproco dell'indice di Simpson, ovvero il numero  $N_2$  della serie di Hill (eq. 14 e 26) dopo aver trovato per essi i valori minimo ( $N_{2min}$ ) e massimo ( $N_{2max}$ ) nella seguente maniera:

$$N_{2min} = N^2 / [N^2 + (S-2N)(S-1)] \quad (37)$$

$$N_{2max} = S \quad (38)$$

Le misure di equitabilità proposte da Hill (1973) sono basate sulla sua serie di numeri di diversità. In particolare descrive gli indici seguenti:

$$J = \ln N_1 / \ln N_0 \quad (39)$$

che per la (25) e la (24) diventa uguale alla equitabilità di Pielou (31)

$$E_{10} = N_1 / N_0 \quad (40)$$

che rappresenta l'indice di Sheldon (1969), ed è dato dal rapporto tra il numero di specie che, equidistribuite, producono lo stesso valore di  $H'$  misurato nel campione e il numero di specie osservato. In senso figurato è il numero delle specie abbondanti rapportato al numero totale di specie.

$$F_{10} = (N_{1-1}) / (N_{0-1}) \quad (41)$$

che rappresenta la stessa equitabilità della (40) espressa secondo la modalità (29) in quanto viene sottratta ai numeri della serie di Hill la diversità minima che è data da specie.

$$E_{21} = N_2 / N_1 \quad (42)$$

che, in senso figurato, rappresenta il rapporto tra il numero delle specie molto abbondanti e quello delle specie abbondanti.

$$F_{21} = (N_{2-1}) / (N_{1-1}) \quad (43)$$

che, analogamente alla (41), costituisce la forma alternativa della (42) secondo la modalità (29).

Gli indici di equitabilità dovrebbero essere indipendenti dal numero di specie del campione. Alcuni autori (DeBenedectis, 1973; Peet, 1974) dimostrano la dipendenza dell'indice  $J$  dal numero di specie, esso infatti tende a diminuire al crescere del numero di specie. Per contro gli indici  $E_{21}$  ed  $F_{21}$  sono più stabili nelle variazioni campionarie e tendono ad essere indipendenti dalla grandezza del campione.

Gli indici di equitabilità sinora descritti sono calcolati nel programma *STADIV* (capitolo 5) assieme agli indici di diversità.

Altri indici di equitabilità sono stati proposti da Fager (1972) che suggerisce di utilizzare la semplice statistica della deviazione standard e un indice basato sul numero di movimenti di individui da una specie ad un'altra necessari per ottenere l'equidistribuzione e da Lloyd e Ghelardi (1964) che propongono, in maniera analoga all'indice di Sheldon (40), un indice che rapporta al numero di specie osservate il numero di specie che, distribuite secondo il

modello della massima equidistribuzione naturale di MacArthur, (1957) produrrebbero lo stesso valore di entropia  $H'$  (16).

## 2.4 COMPORTAMENTO DEGLI INDICI E LORO RELAZIONI

I numerosi indici di diversità proposti e descritti in questo capitolo sono stati studiati nel loro comportamento e messi in relazione tra di loro. Magurran (1988), riprendendo altri studi precedenti (Taylor, 1978), classifica gli indici di diversità in relazione alla loro *capacità discriminante*. Questa consiste nell'abilità da parte di un indice di discriminare la diversità di due situazioni non eccessivamente differenti. Questa prerogativa è di una certa importanza nel campo applicativo dello studio sugli effetti dell'inquinamento o sulle aree soggette a conservazione ambientale. Gli indici di ricchezza, in generale, risultano essere più discriminanti rispetto agli indici che descrivono anche la componente di dominanza e di equitabilità della diversità; in particolare Taylor (1978) individua un ottimo discriminatore nel parametro  $\alpha$  della serie logaritmica. Un altro aspetto da considerare nel saggiare la bontà di un indice di diversità è la sua sensibilità alle dimensioni del campione. Kempton (1979) trova che in generale gli indici con maggiore capacità discriminante sono anche quelli maggiormente sensibili alle dimensioni del campionamento. Fa ancora una volta eccezione il parametro  $\alpha$  dato che, essendo dipendente dal numero di specie di media abbondanza, è praticamente non influenzato nè dalle specie rare, nè da quelle comuni.

In più occasioni sono state dimostrate le correlazioni tra gli indici di diversità (Goodman, 1975; Feoli e Scimone, 1984). A questo scopo Magurran (1988) utilizza il coefficiente di correlazione di Spearman dopo aver trasformato i valori di più indici di diversità in valori di rango. Da questo studio si evidenziano significative correlazioni nell'ambito dei gruppi di indici di ricchezza, diversità, dominanza ed equitabilità. Non risultano invece significative le correlazioni tra gli indici di ricchezza e diversità e quelli di dominanza ed equitabilità.

## 2.5 CONFRONTI TRA INDICI DI DIVERSITÀ

Sono stati studiati dei metodi per vedere se due valori esprimenti la diversità di due comunità potessero essere considerati significativamente differenti. I tests che riportiamo sono quello descritto da Hutcheson (1970) relativo all'entropia di Shannon e quello proposto da Lyons e Hutcheson (1978) relativo all'indice di Gini.

### 2.5.1 Test t tra indici di Shannon

Nel primo caso Hutcheson (1970), calcolata la varianza ( $\text{Var}_{H'}$ ) dell'entropia di Shannon (16) nella seguente maniera (Zar, 1974):

$$\text{Var}_{H'} = [N (\sum_i n_i \ln^2 n_i) - (\sum_i n_i \ln n_i)^2] / N^3 \quad i=1, S \quad (44)$$

propone il test t dato da:

$$t = (H'_1 - H'_2) / \sqrt{(\text{Var}_{H'_1} + \text{Var}_{H'_2})} \quad (45)$$

con i seguenti gradi di libertà (g.l.):

$$\text{g.l.} = (\text{Var}_{H'_1} + \text{Var}_{H'_2})^2 / (\text{Var}_{H'_1}^2 / N_1 + \text{Var}_{H'_2}^2 / N_2) \quad (46)$$

*Casi particolari.* Il valore t del test rimane indefinito quando il numeratore e il denominatore nell'equazione 45 sono uguali a zero, cioè quando gli indici a confronto sono uguali ed hanno entrambi varianza nulla; inoltre esso tende all'infinito quando solo il denominatore è uguale a zero, cioè quando, pur essendo i valori dei due indici confrontati differenti, hanno entrambi la varianza uguale a zero. Analoghe difficoltà si presentano per il calcolo del numero di gradi di libertà. Il primo caso si verifica quando si confrontano due situazioni di equiprobabilità o due di assoluta dominanza (presenza monospecifica), mentre il secondo caso quando si comparano queste situazioni estreme tra di loro. Infatti la varianza dell'indice di Shannon assume valore zero sia nel caso limite di equiprobabilità, in cui l'indice assume il valore massimo ( $\ln S$ ), sia nel caso di dominanza assoluta da parte di un'unica specie in cui l'indice assume il valore minimo, cioè zero. Nel programma *DIVTEST*, descritto nel capitolo 5, sono state inserite delle protezioni per ovviare a questi inconvenienti per cui nelle comparazioni tra due situazioni entrambe di equiprobabilità o di dominanza assoluta, al

test  $t$  e ai gradi di libertà vengono attribuiti valori uguali a 0, mentre invece nel confronto tra un indice di Shannon massimo ed uno minimo (nullo), il test  $t$  e il numero di gradi di libertà assumono un valore molto grande ( $1E7$ ) e la significatività risulta positiva qualunque sia il livello scelto.

## 2.5.2 Test $z$ tra indici di Gini

Il test riguarda l'indice di Gini nella sua forma appropriata per una comunità finita noto anche come indice PIE (eq. 11,12 e 13) ovvero indice di probabilità di incontro interspecifico secondo l'interpretazione di Hurlbert (1971) (vedi *paragrafo 2.2.1*).

Lyons e Hutcheson (1978) dopo aver calcolato la varianza dell'indice ( $Var_{D_{\lambda'}}$ ) nella seguente maniera proposta da Simpson (1949):

$$Var_{D_{\lambda'}} = 2/[N(N-1)] [2(N-2) \sum_i p_i^3 + \sum_i p_i^2 - (2N-3) (\sum_i p_i^2)^2] \quad (47)$$

con  $i = 1, S$

propongono il test  $Z_{D_{\lambda'}}$  secondo la seguente formula:

$$Z_{D_{\lambda'}} = (D_{\lambda'1} - D_{\lambda'2}) / \sqrt{(Var_{D_{\lambda'1}} + Var_{D_{\lambda'2}})} \quad (48)$$

supponendo che i campioni siano stati estratti a random in maniera indipendente da ciascuna delle due popolazioni. Il test  $Z_{D_{\lambda'}}$  ha validità per valori di  $N_1$  e  $N_2$  grandi, mentre per piccoli valori la sua distribuzione non è nota.

## 2.6 PUNTI RIASSUNTIVI

La diversità specifica di una comunità è espressione sia della numerosità delle specie che della maniera con cui i valori quantitativi si distribuiscono nelle diverse specie. La diversità è tanto più elevata quanto più grande è il numero di specie e quanto più uguali sono le loro abbondanze, cioè quanto più alta è la loro equitabilità.

Nel misurare la diversità è importante riferirsi ad una unità di campionamento di tipo numerico (numero di individui o altra

abbondanza) o areale. Se ciò non fosse possibile si devono utilizzare indici il più possibile indipendenti dalla dimensione del campione o usare la tecnica della rarefazione che rende comparabili i campioni.

Numerosi indici e funzioni sono state proposte per misurare la diversità. Dipendentemente dalle componenti che valutano, sono stati suddivisi in indici di ricchezza, di equitabilità e di diversità indifferenziata. Per una completa valutazione della diversità si dovrebbero stimare indici di tutti e tre i tipi, essendo ciascuno di essi inespressivo in qualche aspetto messo in luce dagli altri.

Essendo gli indici delle tre categorie più spesso non confrontabili tra di loro, sono state proposte delle funzioni unificanti la diversità. Tra queste, la serie di Hill risulta essere di facile interpretazione in quanto espressa in unità di specie.

Tests statistici sono stati studiati per valutare la significatività delle differenze di valori tra indici di Shannon e indici di Gini.



### 3. MODELLI SUL PATTERN DI ABBONDANZA DELLE SPECIE

#### 3.1 INTRODUZIONE

Osservando un qualunque gruppo di specie animali o vegetali nell'ambito di una comunità troviamo più spesso che la loro abbondanza relativa è maggiore per alcune specie (le più comuni), è ridotta per alcune altre (le più rare), e presenta valori intermedi gradualmente decrescenti per la maggior parte di esse. La differenza tra i rapporti quantitativi di specie con simili esigenze ecologiche si può alle volte spiegare in termini di differenze di habitat in quanto l'abbondanza delle specie può essere proporzionale allo spazio disponibile; ma questo non giustifica fino in fondo l'abbondanza relativa dei membri di una comunità (Pielou, 1975). Inoltre i rapporti quantitativi tra specie comuni, rare e intermedie possono cambiare se si considerano differenti comunità cosicchè il pattern dell'abbondanza delle specie diventa caratteristica della comunità esaminata e indicatore della sua struttura che, si può presupporre, abbia preso forma in seguito a determinati processi ecologici.

L'esigenza di individuare il pattern dell'abbondanza delle specie nasce quindi sia dal desiderio di avere una descrizione empirica delle relazioni tra le abbondanze delle specie, sia dalla volontà di scoprire, attraverso delle ipotesi da testare, la genesi dell'organizzazione delle comunità ecologiche. Ricordiamo che il concetto di organizzazione di comunità è strettamente legato a quello di nicchia ecologica definita da Whittaker (1972) come il ruolo complessivo che una specie ricopre nella comunità includendo quindi tutte le sue attività fisiche, fisiologiche nonchè di interrelazione con gli altri organismi nella competizione, predazione etc.

*L'abbondanza o importanza relativa* delle specie può essere valutata in diverse maniere: solitamente quella delle specie animali è stimata tramite il numero di individui o la loro biomassa, mentre per le specie vegetali sono maggiormente usati i valori di copertura percentuale, l'area basale o la produttività (Whittaker, 1965).



Più metodi sono stati usati per tabulare ed evidenziare graficamente le relazioni tra il numero di specie e la loro abbondanza. Pielou (1975) suddivide i tipi di modelli escogitati per spiegare l'abbondanza relativa delle specie in due categorie. La prima comprende quei modelli riguardanti la distribuzione secondo *partizioni regolari* della risorsa; in questo caso i modelli sono costruiti postulando la maniera in cui le specie coesistenti spartiscono tra di loro qualche risorsa necessaria che è assunta essere il fattore limitante, cioè quello che impone un limite alla dimensione della popolazione di ciascuna specie. In questi modelli si assume quindi che le abbondanze delle specie siano mutuamente dipendenti. I modelli appartenenti alla seconda categoria sono chiamati *modelli statistici*. In essi si fanno delle assunzioni sulle distribuzioni di probabilità di variabili come il numero di individui di ciascuna specie in un'area definita, e le loro predizioni sono espresse in distribuzioni di abbondanza delle specie. In questi modelli si assumono le abbondanze delle specie indipendenti tra di loro.

I modelli di abbondanza delle specie non solo utilizzano i due parametri essenziali nel descrivere biologicamente la comunità e cioè il numero totale di specie ( $S$ ) e il numero totale di individui o di qualsiasi altro valore di importanza delle specie ( $N$ ), ma considerano anche in termini quantitativi la ripartizione degli individui nelle specie. I due aspetti di ricchezza e di equitabilità già descritti nel capitolo precedente sono contemporaneamente valutati in questi modelli ed è per questo motivo che molti autori tra i quali May (1975, 1981) considerano la distribuzione dell'abbondanza delle specie come la descrizione matematica più completa dei dati e ritengono i modelli gli unici corretti mezzi di base per lo studio della diversità delle specie.

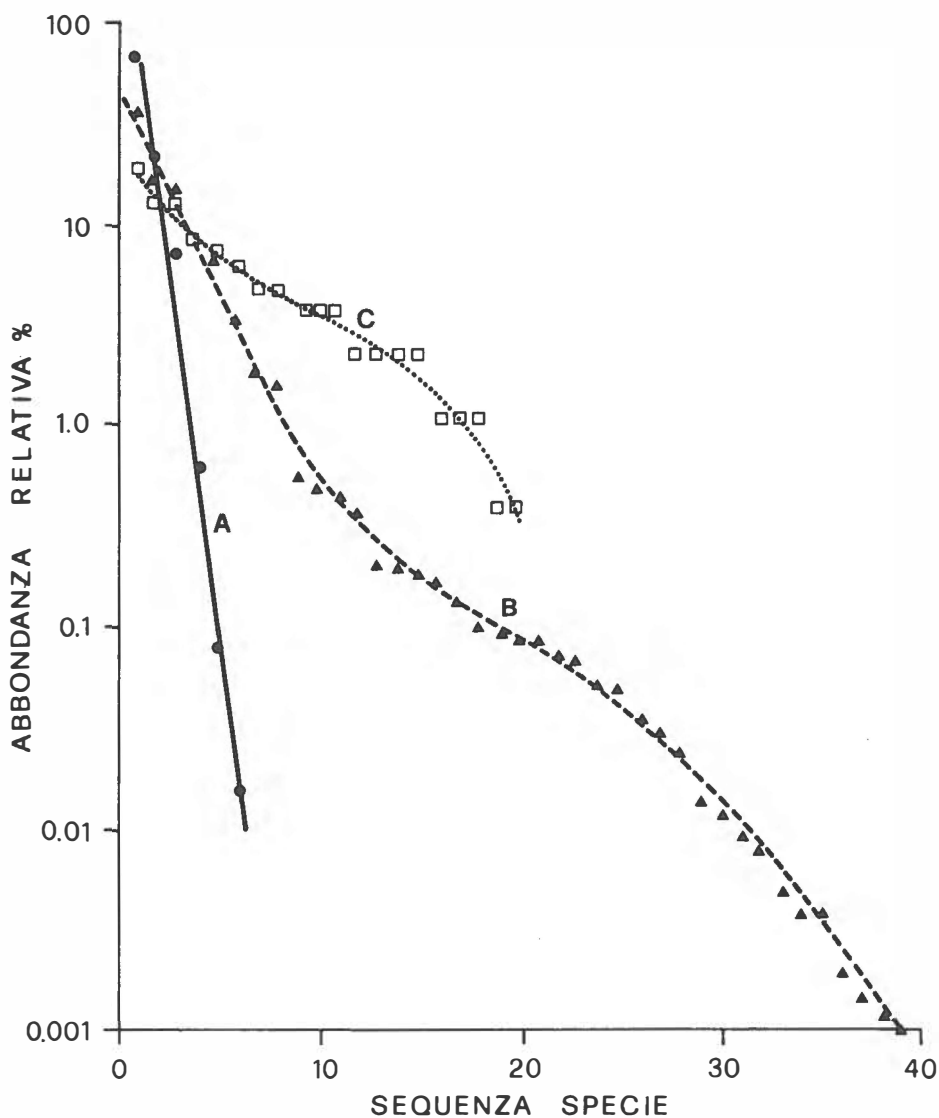
Più modelli di distribuzione sono stati usati per descrivere i dati relativi all'abbondanza delle specie nelle comunità (Scossiroli et al. 1974; Pielou, 1975) ma quelli più frequentemente utilizzati in quanto anche indicatori della diversità sono principalmente quattro: i modelli di distribuzione secondo la *serie geometrica* e di MacArthur (1957) detto, "*broken stick*", che appartengono alla prima categoria e i *modelli logaritmico e log-normale*, derivati dai modelli statistici, che appartengono alla seconda categoria.

## 3.2 RAPPRESENTAZIONI GRAFICHE E TRASFORMAZIONI DELLA SCALA DEI DATI

Gli ecologi tabulano l'abbondanza delle specie principalmente in due maniere: una consiste nello stendere la lista delle abbondanze per ciascuna specie secondo ordine decrescente costruendo poi *diagrammi rango/abbondanza* e l'altra nel valutare la distribuzione di frequenza delle abbondanze generando *diagrammi abbondanza/frequenza*. Il metodo scelto dipende dal numero di specie relativo al campione o alla collezione esaminata: si è soliti usare il primo metodo per dati che riguardano poche specie e il secondo quando le specie sono molto numerose.

### 3.2.1 Diagrammi rango/abbondanza

La prima maniera per rappresentare graficamente la distribuzione dell'abbondanza delle specie consiste nell'ordinare le specie secondo valori decrescenti di importanza attribuendo così a ciascuna specie un valore nominale  $i$ , detto *rango*, variabile da 1 a  $S$ ; successivamente si riportano sull'asse delle ascisse ( $x$ ) di un diagramma cartesiano i ranghi delle specie e sull'asse delle ordinate ( $y$ ) l'abbondanza relativa delle specie ( $n_i/N$ ) espressa in percentuale. Le varianti a questo diagramma consistono nell'usare la scala logaritmica per l'asse  $y$  e alle volte anche per l'asse  $x$ . Questi diagrammi vengono anche chiamati *profili di diversità di Whittaker* o *curve di diversità e dominanza* o *curve dei valori di importanza*. Whittaker (1965, 1972, 1975) ha descritto le caratteristiche di ciascuna delle curve relative alle distribuzioni geometrica, logaritmica, lognormale e broken-stick. La Fig. 3 illustra il risultato delle sue osservazioni compiute in tre comunità naturali, mentre la Fig. 4.1 dà indicazioni sulla forma che le quattro distribuzioni di dati ipotetici assumono in diagrammi di questo tipo. In quest'ultima si può osservare come i quattro modelli evidenzino, quasi secondo una progressione, situazioni con ricchezza specifica ridotta in cui pochissime sono le specie dominanti (serie geometrica), situazioni in cui, incrementando il numero delle specie, si fanno più comuni via via quelle di media abbondanza (serie logaritmica e modello lognormale) e situazioni infine in cui le specie assumono la maggiore equidistribuzione possibile in natura (modello broken-stick) giacchè non esiste in



**Fig. 3** - Tre esempi di curve dei valori di importanza delle specie di tre comunità naturali studiate da Whittaker (1970).

**A:** comunità di piante vascolari in una foresta subalpina di abeti delle Great Smoky Mountains nel Tennessee; essa segue l'andamento della serie geometrica. **B:** comunità di piante vascolari in una foresta decidua delle Great Smoky Mountains nel Tennessee; questa distribuzione, molto più ricca in specie, approssima il modello log-normale. **C:** distribuzione degli uccelli nidificanti in una foresta decidua dell' Ovest-Virginia; essa si adatta bene al modello broken-stick di Mac-Arthur.

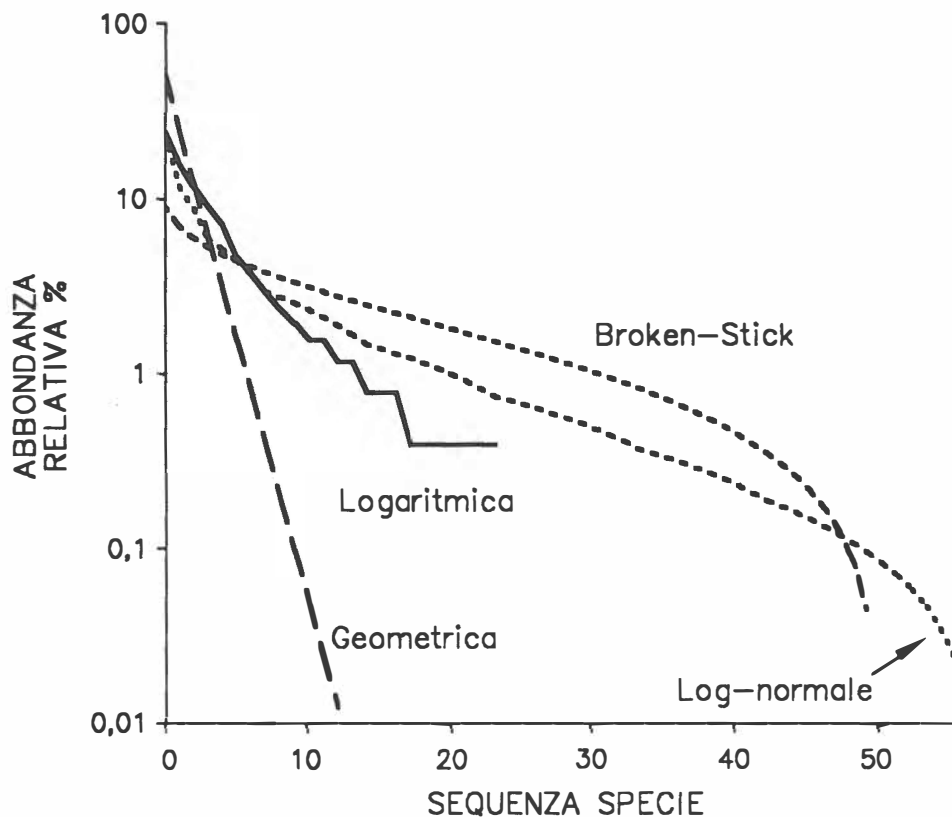
nessuna comunità al mondo una situazione in cui le specie presentano tutte la medesima abbondanza. Questi stessi patterns possono essere interpretati anche in termini di partizione delle risorse essendo l'abbondanza delle specie proporzionale alla capacità che la singola specie ha di conquistarsi la nicchia potenziale nella comunità: pertanto il modo in cui le specie si dividono l'ipervolume della nicchia influenza notevolmente la distribuzione di abbondanza delle specie stesse. Sulla base di questo presupposto si evidenziano due situazioni estreme opposte rappresentate da un lato dalla distribuzione geometrica in cui si ha la preconquista massima dello spazio da parte di una specie e nella quale si viene ad instaurare una organizzazione delle nicchie di tipo discreto, cioè con nicchie non sovrapposte e non adiacenti e, dall'altro lato, dalla broken-stick in cui la divisione delle risorse è pressochè uguale con una organizzazione di nicchie di tipo non sovrapposto ma contiguo. La lettura di un grafico di questo tipo permette quindi di trarre delle indicazioni immediate sulle due componenti della diversità, ricchezza ed equitabilità, relative alle comunità esaminate ed inoltre dà la possibilità di confrontare la distribuzione di più comunità tra di loro e con quelle dei modelli riferimento. Per testare questi confronti si sono resi necessari degli adattamenti (*fit*) matematici che verranno descritti in seguito.

La scelta della scala degli assi tra lineare e logaritmica è soggettiva. Nei profili di Whittaker solo l'abbondanza delle specie (asse  $y$ ) subisce la trasformazione logaritmica e secondo questa rappresentazione (*Fig. 3*) la serie geometrica assume una forma perfettamente lineare mentre le altre distribuzioni assumono una forma di tipo sigmoide a pendenza via via maggiore. Se la trasformazione logaritmica interessa invece solo il rango delle specie (asse  $x$ ) allora è la distribuzione secondo il modello broken-stick che assume una forma quasi rettilinea.

### 3.2.2 Diagrammi abbondanza/frequenza

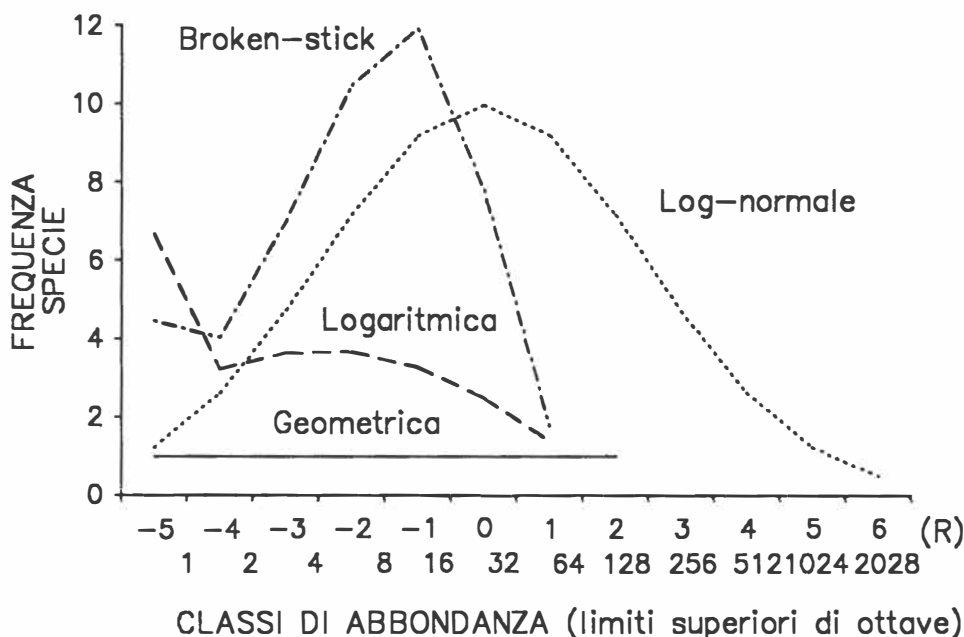
Un secondo tipo di rappresentazione grafica relativa alla distribuzione delle specie consiste nel porre sull'asse delle  $x$  del diagramma cartesiano il valore di abbondanza per ciascuna specie e sull'asse delle  $y$  il numero di specie (*frequenza*) che possiedono un certo valore di abbondanza. Più spesso la variabile quantitativa descritta dall'asse  $x$ , che può essere di tipo discreto se si tratta di

## CURVE DI ABBONDANZA IPOTETICHE



**Fig. 4.1** - Curve di abbondanza ipotetiche relative ai quattro modelli di distribuzione geometrica, logaritmica, log-normale e broken-stick. La sequenza delle specie è determinata per ordinamento delle stesse secondo valori decrescenti di abbondanza. L'abbondanza delle specie è espressa in valore percentuale per rendere più confrontabili le comunità che hanno diverso numero di specie. Questa rappresentazione del tipo rango/abbondanza, in cui l'abbondanza relativa percentuale è espressa su scala logaritmica, è particolarmente usata per avere una indicazione visiva immediata sulla forma assunta dalle distribuzioni osservate e per poter dedurre approssimativamente il tipo di modello a cui si adattano meglio. Solo le funzioni delle curve delle serie geometrica e broken-stick sono relative a diagrammi di questo tipo, mentre quelle della logaritmica e della log-normale sono calcolate su diagrammi abbondanza/frequenza (vedi Fig. 4.2). In questo esempio l'equazione della curva geometrica è  $y = 100 \cdot 0.5^{(x-1)}$  e quella relativa alla broken-stick è  $y = 2 \sum_{n=x,50} 1/n$ .

## DIAGRAMMA ABBONDANZA/FREQUENZA



**Fig. 4.2** - Curve di abbondanza delle stesse 4 ipotetiche distribuzioni di Fig. 4.1 in diagramma abbondanza/frequenza. In essa si può notare la caratteristica forma a campana assunta dalla curva log-normale; quella geometrica mantiene la sua linearità e diventa, in questo caso specifico, una retta parallela all'asse  $x$  essendo la ragione ( $=2$ ) della serie geometrica uguale a quella adottata per la creazione delle classi di abbondanza (ottave). Le funzioni studiate per le distribuzioni logaritmica e log-normale sono relative solo a diagrammi di questo tipo. L'equazione della curva logaritmica è  $y = 6.856 (.974^x/x)$  e quella della log-normale  $y = 10 e^{(-.288^2 x^2)}$ ; a queste si aggiunge quella relativa alla broken-stick studiata da May (1975) anche in questa forma:  $y = 4.9(1-x/500)^{48}$ . Ricordiamo che la variabile indipendente  $x$  è, per la sola log-normale, il valore  $R$  delle classi di abbondanza, mentre nelle altre equazioni rappresenta il valore di abbondanza di una singola specie, per cui per avere i valori di frequenza delle classi bisogna sommare tutti gli  $y$  relativi ai valori di abbondanza che cadono in ciascuna classe.

numero di individui o di tipo continuo per qualsiasi altro valore di importanza (copertura, biomassa, etc.), viene suddivisa in classi di abbondanza per cui si viene a costruire un istogramma del tipo presentato in *Fig. 5*. Anche in questo caso frequente è la trasformazione logaritmica dell'asse relativo all'abbondanza ( $x$ ); in particolare questa trasformazione effettuata su di una distribuzione di tipo lognormale fa sì che venga evidenziata la curva "a campana" tipica della distribuzione normale. La *Fig. 4.2* illustra le forme assunte dalle stesse quattro ipotetiche distribuzioni rappresentate in *Fig. 4.1* in diagrammi di questo tipo.

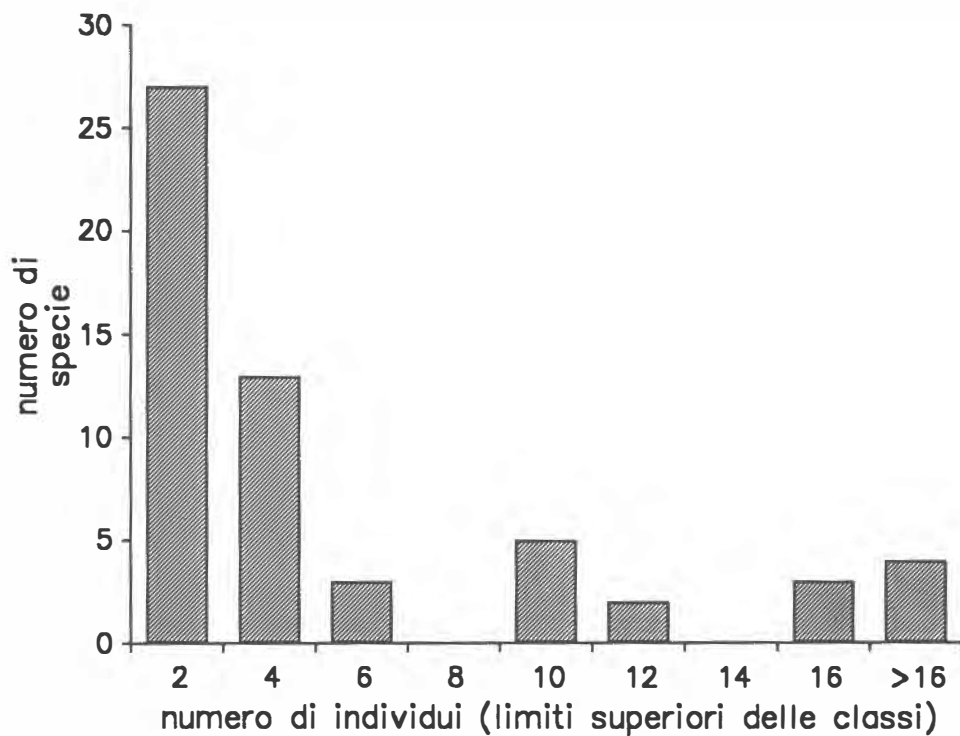
### 3.2.3 Altri diagrammi

Sebbene quelle già descritte siano, tra le rappresentazioni grafiche delle distribuzioni di abbondanza delle specie, quelle più comunemente usate, può essere utile ricordare anche altri metodi grafici che sono stati utilizzati in letteratura. Williams (1964) spesso analizza i dati di abbondanza delle specie costruendo un grafico delle abbondanze in classi su scala logaritmica (asse  $x$ ) con la frequenza cumulativa delle specie per ciascuna classe di abbondanza (asse  $y$ ); in questa maniera la distribuzione lognormale assume una forma rettilinea. Più recentemente Platt et al. (1984) costruiscono il diagramma con il rango delle specie su scala logaritmica (asse  $x$ ) contro la percentuale di abbondanza cumulativa (asse  $y$ ) e su grafici di questo tipo riescono a fare delle deduzioni immediate sulla diversità di comunità a confronto dipendentemente dalla posizione reciproca delle loro curve.

### 3.2.4 Considerazioni

Tutti questi modi di rappresentazione grafica sono equivalenti tra di loro in quanto tutti sono espressione dell'abbondanza delle specie: cambiando il significato degli assi, la scala o la costruzione delle classi di abbondanza si passa da una configurazione ad un'altra. Ciò non deve creare confusione all'utente che può essere abituato a vedere le distribuzioni principali summenzionate sotto un'unica forma, in quanto queste tramutano il loro aspetto se descritte in maniere alternative. Gli ecologi hanno proposto più modi di rappresentazione perchè ciascuno di esse poneva meglio in

## ISTOGRAMMA DI FREQUENZA



**Fig. 5** - Istogramma delle frequenze relative alle abbondanze (numero di individui) di Collemboli campionati in 80 carote di 5x9 cm. nella Pineta di San Vitale di Ravenna (dati tratti da Scossiroli et al., 1974).



risalto un tipo di distribuzione piuttosto di un'altra; cosicchè la rappresentazione rango/abbondanza è particolarmente adatta per evidenziare distribuzioni geometriche e broken-stick perchè, se ci sono, si configurano in maniera rettilinea, mentre la rappresentazione abbondanza/frequenza contribuisce ad evidenziare un'eventuale distribuzione lognormale che viene subito riconosciuta perchè assume la forma di una curva gaussiana normale.

### 3.2.5 Trasformazioni della scala dei dati e suddivisione in classi

Nei grafici appena descritti relativi alla distribuzione dell'abbondanza delle specie spesso la scala degli assi viene trasformata da aritmetica a logaritmica (geometrica). Questo fatto migliora la rappresentazione grafica nel senso che diventa più facile da analizzare: per esempio le distribuzioni di tipo asimmetrico in scala aritmetica possono diventare simmetriche se rappresentate su scala logaritmica. E' il caso della distribuzione lognormale che deve il suo nome proprio al fatto che diventa una distribuzione di tipo normale se ad ogni misura viene sostituito il corrispondente logaritmo. Come già osservano Williams (1964) e Scossiroli et al. (1974), "...la trasformazione logaritmica della scala dei dati non rappresenta soltanto un artificio statistico per ricondurre alla normalità un insieme di misure, ma è in grado di fornire informazioni sulla natura degli effetti delle interazioni tra le variabili ambientali e gli organismi viventi".

Nei diagrammi abbondanza/frequenza, utilizzati principalmente per i modelli logaritmico e log-normale, si è soliti trasformare su scala logaritmica la variabile abbondanza e suddividerla in classi di frequenza. Quando la trasformazione interessa variabili suddivise in classi, i punti di divisione tra le classi dovrebbero essere ugualmente spaziatati sulla nuova variabile logaritmica (Williams, 1964). Preston (1948), volendo trasformare su scala geometrica il numero di individui per specie animale, crea delle classi che chiama *ottave* i cui punti di divisione sono gli elementi della serie geometrica di ragione 2 e cioè 1, 2, 4, 8, 16, 32 etc. che corrispondono su scala logaritmica in base 10 ai valori 0.0, 0.3, 0.6, 0.9, 1.2, 1.5 etc.; ciascuna classe contiene non solo il

doppio degli interi della classe precedente, ma anche i limiti trasformati su scala logaritmica crescono con passo costante (0.3 nel caso appena citato), si hanno cioè classi di uguale ampiezza. In questo caso se le variabili sono discrete e se i valori di abbondanza corrispondono agli interi che rappresentano le linee di separazione tra le classi, si rende necessario dividere le osservazioni aventi tali valori facendone rientrare metà nella classe superiore e metà nella classe inferiore. Ad esempio se 5 specie (=  $S$ , numero di osservazioni) hanno ciascuna 16 individui (=  $n_i$ , misura della loro abbondanza), allora 2.5 specie verranno poste nella classe (ottava) che comprende 8-16 individui e 2.5 specie nella classe di 16-32 individui. La suddivisione in classi secondo la serie geometrica di ragione 2 proposta da Preston (1948) è quella che maggiormente viene usata soprattutto per testare la distribuzione log-normale da lui stesso introdotta in ecologia. Williams utilizza quasi sempre la suddivisione delle classi i cui limiti seguono la successione geometrica di ragione 3, per cui, partendo dal valore inferiore della prima classe che convenzionalmente è 0.5, trova i seguenti limiti superiori per ciascuna classe: 1.5, 4.5, 13.5, 40.5 etc; questa suddivisione, come qualsiasi altra costruita secondo serie geometriche di ragione dispari, ha il pregio di creare valori non interi di limiti tra classi per cui non è più necessaria la ripartizione (*split*) nelle classi contigue delle osservazioni aventi valori interi. A mano a mano che si scelgono scale sempre maggiori si creano, viceversa, classi in numero sempre minore. In *Tab. 1* sono riportati per più tipi di classi che è possibile costruire i limiti superiori per ogni classe, gli stessi trasformati in scala logaritmica in base 10 e gli intervalli (*range*) dei valori interi che sono in esse compresi. Le classi costruite sulla serie geometrica di ragione 10 sono usate soltanto per grandi set di dati, dove il dato quantitativo riferito ad una specie può raggiungere ordini di grandezza molto elevati. Williams (1964) usa questa scala per uno studio sulla diversità di tutti gli uccelli della Gran Bretagna. Pielou (1975) usa invece spesso le classi calcolate utilizzando come valore di ragione delle serie geometrica il numero neperiano 'e' equivalente a 2.71828.

Il programma *DIVFIT*, come verrà spiegato nel *capitolo 5*, dà la possibilità di scegliere il tipo di suddivisione in classi; una volta scelto, questo rimane fissato, per ragioni di comparabilità, per tutti

**Tab. 1. Limiti delle classi secondo successioni geometriche.**

Ragione 2				Ragione 3		
Ord. cl.	limiti classi	limiti $\log_{10}$	range individui	limiti classi	limiti $\log_{10}$	range individui
1	0.5	-0.30103	0-1	0.5	-0.30103	0-1
2	1	0	1-2	1.5	0.17609	2-4
3	2	0.30103	2-4	4.5	0.65321	5-13
4	4	0.60206	4-8	13.5	1.13033	14-40
5	8	0.90309	8-16	40.5	1.60745	41-121
6	16	1.20412	16-32	121.5	2.08457	122-364
7	32	1.50515	32-64	364.5	2.56169	365-1093
8	64	1.80618	64-128	1093.5	3.03881	1094-3280
9	128	2.10721	128-256	3280.5	3.51593	3281-9841
10	256	2.40824	256-512	9841.5	3.99305	9842-29524
11	512	2.70927	512-1024	29524.5	4.47017	29524-88573
12	1024	3.01030	1024-2048	88573.5	4.94729	.
13	2048	3.31133	2048-4096	.	.	.
14	4096	3.61236	4096-8192	.	.	.
	8192	3.91339		.	.	.

Passo = 0.30103

Passo = 0.47712

(continua)

**Tab. 1.** Limiti delle classi secondo successioni geometriche.

Ragione 5				Ragione 7		
Ord. cl.	limiti classi	limiti $\log_{10}$	range individui	limiti classi	limiti $\log_{10}$	range individui
1	0.5	-0.301	0-2	0.5	-0.301	0-3
2	2.5	0.398	3-12	3.5	0.544	4-24
3	12.5	1.097	13-62	24.5	1.389	25-171
4	62.5	1.796	63-312	171.5	2.234	172-1200
5	312.5	2.495	313-1562	1200.5	3.079	1201-8403
6	1562.5	3.194	1563-7812	8403.5	3.924	8404-58824
7	7812.5	3.893	7813-39062	58824.5	4.769	58824-411772
8	39062.5	4.592	39063-195312	411771.5	5.614	411772-2882400
9	195312.5	5.291	195313-976562	2882400.5	6.459	.
	976562.5	5.980		.	.	

Passo = 0.699

Passo = 0.845

(continua)

**Tab. 1.** Limiti delle classi secondo successioni geometriche.

Ragione 10				Ragione e = 2.71828		
Ord. cl.	limiti classi	limiti log <sub>10</sub>	range individui	limiti classi	limiti log <sub>10</sub>	range individui
1	1	0	0-10	1	0	0-2
2	10	1	10-100	2.72	0.434	3-7
3	100	2	100-1000	7.39	0.868	8-20
4	1000	3	1000-10000	20.08	1.302	21-54
5	10000	4	10000-100000	54.60	1.736	55-148
6	100000	5	100000-1000000	148.41	2.171	149-403
7	1000000	6	1000000-10000000	403.43	2.605	404-1096
8	10000000	7		1096.63	3.039	1097-2980
9	.	.		2980.94	3.473	2981-8103
	.	.		8103.03	3.908	

Passo = 1

Passo = 0.434

i modelli di distribuzione proposti che richiedano lo stesso tipo di rappresentazione in classi.

Da quanto sinora esposto si può facilmente intuire che una qualsiasi distribuzione di dati osservati, può assumere forma diversa a seconda del tipo di suddivisione in classi che è stata operata. Di conseguenza anche il *fit* con la distribuzione modello potrà essere influenzato nel suo esito dalla suddivisione fatta in precedenza. Hughes (1986) a questo proposito fa notare che, per esempio, spesso la moda di una distribuzione evidenziata usando una suddivisione in classi secondo la serie geometrica di ragione 3, potrebbe scomparire se la stessa distribuzione fosse riconsiderata secondo classi su scala logaritmica in base 2. Lo stesso autore si chiede quale tra le scale logaritmiche per la formazione delle classi sia la più appropriata per la presentazione dei dati di abbondanza delle specie, dal momento che la presenza di una moda può essere dovuta più alla trasformazione logaritmica che "riassesta" i dati che all'ecologia della comunità. Egli pone dei dubbi perfino sulla scelta della scala logaritmica non ritenendo più giustificabile il suo uso in quanto soltanto raramente la crescita delle popolazioni avviene in maniera geometrica e così presuppone che la possibile normalità di una distribuzione delle abbondanze delle specie possa verificarsi su di una scala appropriata e sconosciuta. Magurran (1988) chiarisce che i problemi presentati da Hughes sono verosimili in piccoli set di dati, ma tendono a scomparire a mano a mano che la dimensione del campione cresce.

Tutte queste osservazioni servono per far capire all'utente che l'adattamento della rappresentazione dei propri dati con quella dei modelli può verificarsi o meno a seconda del trattamento che i dati hanno subito nella rappresentazione stessa. Riteniamo lecito pertanto tentare più volte il fit ai modelli di diversità proposti facendo, con le dovute cautele, delle manipolazioni opportune dei dati, come cambiare la scala o spostare l'origine degli assi, giacchè non esiste un unico adattamento in termini assoluti, ma soltanto un adattamento relativo a certe condizioni poste.

Le distribuzioni ottenute secondo la suddivisione in classi vengono confrontate con le distribuzioni dei modelli di tipo continuo. May (1975), a questo proposito, rassicura che per popolazioni relativamente grandi la distribuzione discreta non preclude la possibilità di confronto con le curve continue generate dalle distribuzioni teoriche.

### 3.3 SERIE GEOMETRICA

La serie geometrica dei valori decrescenti delle abbondanze delle specie (secondo distribuzioni rango/abbondanza) è quella che si instaura ipotizzando una situazione in cui alcune specie arrivano in un habitat insaturo in tempi successivi e regolari occupando via via frazioni di iperspazio di nicchia rimanenti. La comunità che si viene a formare e che è caratterizzata da un basso numero di specie è impedita nella crescita delle sue singole popolazioni da una qualche risorsa ambientale, ad esempio la luce o l'umidità, che ne costituisce il fattore limitante; tale risorsa viene utilizzata in maniera strettamente gerarchica dalle specie cosicchè dapprima una singola specie, quella che ha più successo e che sarà poi la dominante, conquista una frazione  $k$  della risorsa limitante, successivamente una seconda specie si guadagna ancora la stessa frazione  $k$  della risorsa rimasta inutilizzata dalla prima e così via fino ad arrivare all'ultima specie che utilizza tutta la risorsa rimanente. In questa maniera le nicchie si organizzano discretamente, cioè in maniera non adiacente e non sovrapposta. Questo modello è stato introdotto con il nome di *ipotesi di pre-conquista di nicchia* da Whittaker (1965, 1972, 1975); egli verifica l'instaurarsi di questo tipo di pattern principalmente in ambienti estremi, poveri di specie o negli stadi giovanili di una successione. In questo modello che rappresenta l'estremo opposto ad una divisione delle risorse equa (modello broken-stick), si assume che le abbondanze delle specie siano proporzionali all'ammontare di risorse che utilizzano.

Nella serie geometrica le abbondanze delle specie ordinate in maniera decrescente di abbondanza sono determinate secondo May (1975) da:

$$n_i = N C_k k (1 - k)^{i-1} \quad (49)$$

- con  $n_i$  = valore di abbondanza della  $i$ -esima specie  
 $N$  = somma dei valori di abbondanza di tutte le specie  
 $k$  = parametro indicante la proporzione di risorsa utilizzata dalle specie  
 $C_k$  =  $[1 - (1 - k)^S]^{-1}$  costante che assicura che la somma degli  $n_i$  sia uguale ad  $N$   
 $S$  = numero di specie

Data una comunità di grandezza  $N$ , il modello predice il valore di importanza  $n_i$  atteso per ciascuna specie. Pielou (1975) spiega che il valore  $n_i$  deve essere inteso come una misura di predizione della porzione di risorse che la specie  $i$ -esima utilizza.

Nella serie geometrica valori successivi stanno tra loro (ciascuno con il suo predecessore) secondo un rapporto costante (ragione della serie) che corrisponde alla frazione di risorsa non utilizzata cioè al complemento ad 1 del parametro  $k$  nella (49). Pertanto se la distribuzione geometrica viene descritta secondo un diagramma rango/abbondanza, i punti riferiti alle abbondanze delle specie si dispongono perfettamente lungo una retta la cui pendenza è determinata proprio dal parametro  $k$ . Essa risulta maggiore per valori grandi del parametro. May (1975) dà una completa trattazione matematica della serie geometrica sia dal punto di vista della distribuzione rango/abbondanza sia considerandola sotto forma di distribuzione abbondanza/frequenza.

La serie geometrica può essere spiegata in maniera equivalente anche sulla base delle assunzioni fatte da Odum e al. (1960) secondo le quali tutte le specie sarebbero troficamente correlate tra di loro secondo un rapporto reciproco di energia costante; di conseguenza l'incremento dell'abbondanza di una specie condizionerebbe l'aumento nella stessa proporzione di tutte le altre.

Nel capitolo 4 riguardante i metodi per il calcolo del fit statistico sono spiegati in dettaglio i passaggi di calcolo per l'ottenimento dei valori attesi d'abbondanza delle specie secondo rango.

### 3.4 SERIE LOGARITMICA

Il modello secondo la serie logaritmica proposto da Fisher et al. (1943) ed inizialmente usato come un appropriato fit statistico a dati empirici, si può considerare strettamente collegato a quello della serie geometrica (May, 1975); infatti se quest'ultima esprime bene una situazione in cui le specie arrivano in un habitat insaturo conquistandosi ciascuna via via una porzione di risorsa in intervalli regolari di tempo, la distribuzione secondo la serie logaritmica diventa l'espressione statistica di un processo di pre-conquista di nicchia che avviene in intervalli di tempo non più regolari ma randomizzati. Anche questa distribuzione, caratterizzata da un



basso numero di specie abbondanti e da una grande proporzione di specie rare, è più applicabile in situazioni in cui uno o pochi fattori dominano l'ecologia delle comunità. Magurran (1988) dimostra che l'abbondanza delle specie dello strato erbaceo del sottobosco di conifere in Irlanda, in cui la luce rappresenta un fattore limitante, segue una distribuzione logaritmica.

I termini della serie logaritmica sono dati da:

$$S_{(n)} = \alpha x^n / n \quad (50)$$

con  $n \geq 1$ ;  $\alpha > 0$ ;  $0 < x < 1$

dove  $S_{(n)}$  = è il numero di specie aventi  $n$  come valore di abbondanza.

$\alpha$  = parametro considerato anche indice di diversità in quanto caratteristico della popolazione non dipendente dal campione

$x$  = parametro dipendente dalla dimensione del campione che si avvicina all'unità a mano a mano che la dimensione del campione cresce.

### 3.5 MODELLO BROKEN STICK DI MACARTHUR

La distribuzione secondo il modello di MacArthur (1957) rappresenta l'espressione biologicamente realistica di una distribuzione uniforme (Magurran, 1988). Si può instaurare in una comunità costituita da poche specie tassonomicamente simili in competizione tra di loro in un habitat relativamente ristretto. Se la comunità è governata da qualche particolare fattore ecologico e le specie, arrivate contemporaneamente, competono per l'utilizzo di quella risorsa, è probabile che le loro abbondanze si distribuiscano secondo quelle predette dal modello "broken stick" rispecchiando così la proporzione di risorsa che sono riuscite ad accaparrarsi. Il modello paragona la risorsa ad un bastoncino (stick) che viene spezzato (broken) all'atto della conquista in maniera simultanea da un certo numero di specie; le parti del bastoncino spezzate risulteranno pressochè uguali tra di loro in quanto nessuna specie ha avuto il tempo nè la forza di conquistarsi una porzione più grande. Le lunghezze dei segmenti sono proporzionali alla ampiezza

delle nicchie e quindi alle abbondanze relative di ciascuna specie e possono essere date dalla serie di valori crescenti:

$$n_i = N / S \sum_{i=1}^S 1 / (S-i+1) \quad i=1, S \quad (51)$$

o, in maniera equivalente, dalla serie di valori decrescenti:

$$n_i = N / S \sum_{n=i}^S 1 / n \quad i=1, S \quad \text{e} \quad n=i, S \quad (52)$$

dove  $S$  = numero di specie nel campione  
 $N$  = numero totale delle abbondanze delle specie  
 $n_i$  = valore di importanza della specie  $i$ -esima

In questo modello l'organizzazione delle nicchie é di tipo contiguo con nicchie non sovrapposte ed adiacenti.

La maggior parte degli autori utilizzano le serie (51, 52) per descrivere il modello broken stick in termini di abbondanze ordinate secondo rango. Webb (1974) e May (1975) esprimono il modello anche in termini di distribuzione delle abbondanze delle specie. In questo caso il numero di specie predetto per determinati valori di abbondanza è dato da:

$$S_{(n)} = [S (S-1) / N] (1 - n / N)^{S-2} \quad (53)$$

dove  $S_{(n)}$  = numero di specie aventi  $n$  come numero di individui (o altro valore di abbondanza)

Il modello si è adattato bene in comunità con specie in equilibrio piuttosto stabile, caratterizzate nella loro morfologia da grandi dimensioni e nella loro fisiologia da grandi cicli vitali; hanno manifestato distribuzioni di questo tipo comunità di uccelli, di gasteropodi predatori e di pesci. Invece specie di piccole dimensioni con cicli di vita relativamente brevi o specie "opportunistiche", cioè non stabili presso popolazioni, generalmente non seguono questo modello (Giller, 1984). Il modello non è mai stato usato con successo nell'ambito delle comunità vegetali (Whittaker, 1972) in quanto tende a sottostimare le specie più abbondanti e a sovrastimare quelle meno rappresentate.

La distribuzione secondo il modello broken stick è caratterizzato da un unico parametro, il numero delle specie ( $S$ ) che rappresenta una premessa del modello piuttosto che una predizione (Giller,

1984). Per questo motivo è fortemente dipendente dalla dimensione del campione. Un'altra critica (Pielou, 1975) che viene fatta al modello nasce dal fatto che esso potrebbe derivare da più ipotesi, cioè la stessa abbondanza relativa delle specie potrebbe essere predetta anche da modelli (modello esponenziale di Cohen, 1968 e modello di comunità aperta di Ricklefs, 1980) che, tra le loro assunzioni, non includono la competizione o altre interazioni tra le specie. Rimane comunque il fatto che l'adattamento ad una distribuzione secondo il modello broken stick evidenzia che qualche risorsa fondamentale viene condivisa più o meno equamente dalle specie costituenti la comunità, le quali, di conseguenza, distribuiscono i loro valori di abbondanza in maniera decisamente più equa rispetto ai valori predetti da tutti gli altri modelli.

### 3.6 DISTRIBUZIONE LOG-NORMALE

La maggior parte delle comunità studiate dagli ecologi mostra un pattern dell'abbondanza delle specie di tipo log-normale. Queste comunità generalmente sono formate da un numero di specie molto grande con ruoli distinti, site in un ambiente governato da molti fattori più o meno indipendenti in equilibrio ecologico (Whittaker, 1972). A fronte di questo tipo di regime ecologico in "*equilibrio*" sta il regime "*opportunistico*" (May, 1975) in cui le fluttuazioni ambientali che avvengono in maniera casuale possono avere una certa importanza nel determinare i tipi di popolazioni e le loro abbondanze relative. La distribuzione log-normale si può instaurare anche in comunità soggette a questo regime per cui, in contrasto con la situazione precedente, indicherebbe un ambiente ancora giovane in cui prevarrebbe una ripartizione casuale delle risorse tra le specie (Patil et al., 1976). In questo caso la distribuzione log-normale non darebbe alcuna indicazione sulla struttura della comunità in quanto le specie dominanti sarebbero semplicemente quelle che recentemente hanno sviluppato un maggior rateo di crescita favorite, ad esempio, da un recente cambiamento dei fattori ambientali; ne consegue che specie differenti si alternerebbero nella dominanza in rapporto alle fluttuazioni delle variabili ecologiche.

Nel modello log-normale la distribuzione delle nicchie é del tipo sovrapposto in quanto le specie presentano un tipo di competizione diversa dalla semplice competizione per esclusione (Odum, 1973).

L'ubiquità della distribuzione log-normale anche in campi non strettamente ecologici o biologici - May, (1975) fa notare che anche la distribuzione della popolazione umana tra le nazioni e i prodotti nazionali lordi seguono una distribuzione log-normale e così pure la distribuzione delle ricchezze negli Stati Uniti - ha fatto pensare ad essa come un artefatto della matematica di grandi masse di dati piuttosto che come modello riflettente processi di tipo biologico. La distribuzione log-normale nasce come una risposta a proprietà statistiche di grandi quantità di dati e come conseguenza del Teorema del Limite Centrale (May, 1975) secondo il quale quando un grande numero di fattori controllano una variabile, le variazioni casuali di questi fattori fanno sì che detta variabile assuma una distribuzione normale. L'effetto della normalità diventa tanto più accentuato quanto più aumenta il numero dei fattori determinanti. Nel caso delle comunità ecologiche abitate da un grande numero di specie (maggiore di 100) molti sono i fattori che regolano l'ecologia della comunità che determinano la distribuzione della variabile abbondanza delle specie espressa in forma logaritmica.

Pertanto anche se non sono ancora del tutto chiarite le regole che determinano la struttura di una comunità, se il pattern delle abbondanze relative è determinato da più fattori indipendenti, una distribuzione log-normale è predetta dalla teoria e solitamente riscontrata in natura. Per contro in comunità relativamente piccole ed omogenee, dove un singolo fattore può predominare, si passa da una distribuzione geometrica e logaritmica, dove le abbondanze relative hanno una distribuzione meno equa della log-normale, alla distribuzione broken-stick di MacArthur, in cui le abbondanze delle specie si distribuiscono nella maniera più equa possibile. Se la distribuzione log-normale riflette il Teorema statistico del Limite Centrale, le altre distribuzioni riflettono maggiormente le caratteristiche della biologia della comunità (May, 1975).

La distribuzione log-normale è stata introdotta in ecologia da Preston (1948, 1962); secondo Preston i dati vengono rappresentati in diagrammi di classi di abbondanza/frequenza con classi di abbondanza costruite su scala logaritmica in base 2 (*ottave*). Queste vengono renumerate attribuendo il valore zero alla classe modale e incrementando via via di una unità le classi che stanno a destra della modale e diminuendo di una unità le

classi che stanno a sinistra. Nella maggior parte degli studi ecologici successivi si è seguito il formalismo di Preston nell'uso della distribuzione log-normale che è espressa nella seguente funzione:

$$S_{(R)} = S_0 \exp (- a^2 R^2) \quad (54)$$

dove  $S_{(R)}$  = numero di specie nella R-esima classe dalla moda

$S_0$  = numero di specie nella classe modale

$a = 1/(\sqrt{2} \sigma)$  = reciproco dell'ampiezza della distribuzione

$\sigma$  = deviazione standard in termini di classi della distribuzione

$R$  = nuovo valore della classe di abbondanza i-esima determinato da:

$$R = \log_{\text{base}} (N_i / N_0) \quad (55)$$

dove  $N_i$  = limite inferiore o superiore della classe di abbondanza i-esima

$N_0$  = limite inferiore o superiore della classe di abbondanza modale

base = la base del logaritmo; la più usata è 2, in questo caso  $R$  prende il nome di ottava (Preston, 1948). Possono essere scelti anche i valori 3,  $e=2.7818$ , 10 od altro.

*Nota.* Attribuendo a  $N_i$  e  $N_0$  il significato sopra descritto, la variabile  $R$  viene discretizzata in maniera tale da fornire il nuovo valore ordinale di classe. Nella formula (55) si possono usare indifferentemente i limiti superiori o inferiori di classe purchè siano dello stesso tipo per entrambi i valori di  $N_i$  e  $N_0$ .

L'esempio seguente aiuterà a capire il procedimento. Supponiamo di aver distribuito i valori di abbondanza di 30 specie in 7 classi costruite su scala geometrica di ragione 3, ottenendo così le frequenze per classe riportate nella tabellina sottostante in cui sono trascritti per ciascuna classe anche i limiti superiori ed inferiori di abbondanza (cfr. Tab. 1).

classi i	lim.inf. $N_i$	lim.sup. $N_i$	S	$N_i/N_0$	R
1	0.5	1.5	2	0.037	- 3
2	1.5	4.5	3	0.111	- 2
3	4.5	13.5	7	0.333	- 1
4	13.5	40.5	10	1	0

5	40.5	121.5	5	3	+ 1
6	121.5	364.5	2	9	+ 2
7	364.5	1093.5	1	27	+ 3

Individuata la classe più abbondante (nell'esempio la classe 4 con frequenza di specie uguale a 10), il nuovo valore della classe, per esempio settima, viene determinato da  $\log_3 (1093.5 / 40.5)$  o da  $\log_3 (364.5 / 13.5) = \log_3 27 = 3$ .

La curva log-normale rappresentata in *Fig. 6* si estende lungo l'asse  $x$  in entrambe le direzioni rispetto alla moda essendo la curva teorica perfettamente simmetrica. La curva è delimitata sull'asse  $x$  a sinistra dal valore minimo della classe  $R$  in cui si trovano le specie meno abbondanti e a destra dal valore massimo della classe  $R$  contenente le specie più abbondanti. I valori assoluti di  $R$  minimo ed  $R$  massimo coincidono nella curva teorica essendo simmetrica. L'area sotto la curva rappresenta il numero di specie teoricamente riscontrabile nell'osservazione fatta. Su piccoli campioni soltanto la parte destra della curva è visibile, quella sinistra lo diventa a mano a mano che la dimensione del campione aumenta in quanto si includono via via anche le specie più rare. La linea verticale che divide la curva in due parti, quella a destra campionata e quella a sinistra non vista, viene chiamata da Preston (1948) "*veil line*" che si potrebbe tradurre come "linea di nascondimento".

La distribuzione log-normale è caratterizzata dai due parametri  $S_0$  e  $a$ . Ludwig e Reynolds (1988) approssimano il parametro  $a$  di May (1975) nella seguente maniera:

$$a = \sqrt{\ln [S_0 / S_{(R_{\max})}]} / R_{\max} \quad (56)$$

dove  $S_0$  = numero di specie nella classe modale

$S_{(R_{\max})}$  = numero di specie osservate nella classe più distante dalla classe modale (indicata come  $R_{\max}$ ). Questa può essere a destra o a sinistra rispetto alla moda. Se la curva osservata è simmetrica e quindi le classi più distanti dalla classe modale sono due, la prima e l'ultima, allora si dovrebbero mediare i due valori di  $a$  trovati per ciascun valore  $S_{(R_{\max})}$  relativo alle due classi estreme (Ludwig e Reynolds, 1988).

In ecologia parecchi studi su numerosi campioni hanno evidenziato un valore del parametro  $a \approx 0.2$ , valore che secondo May (1975) è più frutto delle proprietà matematiche della distribuzione log-normale che un valore caratteristico della maggior parte delle comunità ecologiche.

Il parametro  $S_0$  osservato può essere sostituito nella (54) dallo stesso parametro stimato secondo la seguente formula:

$$S_0 = \exp (\overline{\ln S_{(R)}} + a^2 \overline{R^2}) \quad (57)$$

dove  $\overline{\ln S_{(R)}}$  = valore medio dei logaritmi naturali del numero di specie osservato per ciascuna classe

$a$  = parametro stimato secondo la (56)

$\overline{R^2}$  = valore medio dei valori di  $R^2$

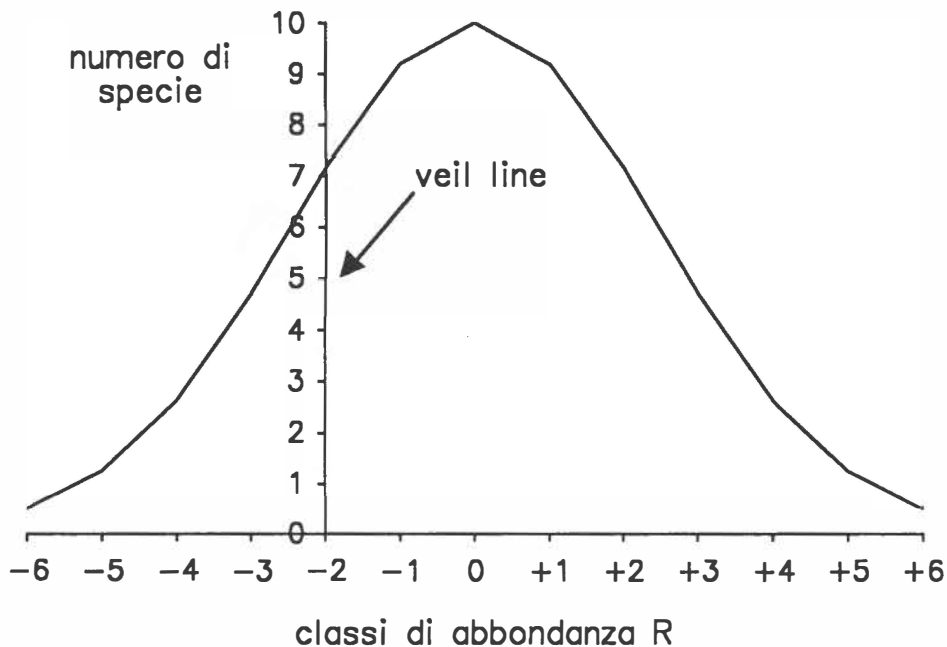
Il numero teorico di specie totali ( $S^*$ ) nel campione, comprendente quindi anche le specie che non sono state viste e che si trovano a sinistra della "linea di nascondimento", è rappresentato graficamente dall'area totale sotto la curva di distribuzione ed è dato dalla seguente formula:

$$S^* = \sqrt{\pi} S_0 / a \quad (58)$$

equivalente alla (5) per il significato di  $a$  riportato nella descrizione della (54).

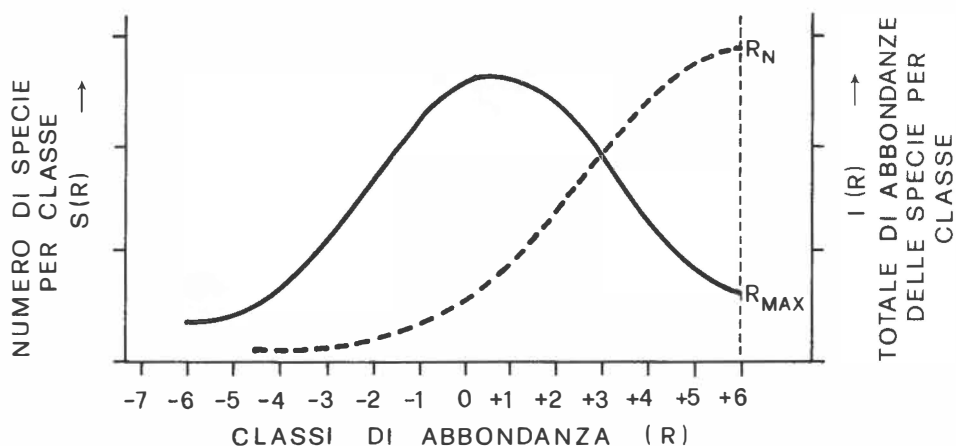
Preston (1962) introduce il concetto di *ipotesi canonica della distribuzione log-normale* in seguito allo studio operato analizzando numerosi set di dati relativi a comunità. Egli considera accanto alla distribuzione log-normale delle specie in classi (ottave) la distribuzione anch'essa log-normale, nelle stesse classi, del numero totale di abbondanze delle specie. Un esempio di questa valutazione contemporanea è illustrata nella Fig. 7 dove la curva delle specie si associa alla curva delle abbondanze delle specie. Preston trova che generalmente nella gran parte delle comunità si verifica un rapporto ( $\gamma$ ) costante vicino all'unità tra il parametro  $R_N$  rappresentante la classe modale della curva delle abbondanze e il

## CURVA LOG-NORMALE



**Fig. 6** - Ipotetica curva log-normale completa (simmetrica). Quando i dati campionati non sono molto numerosi si evidenzia solo la parte della curva a destra della "veil line".





**Fig. 7** - Grafico della curva log-normale delle specie (linea continua) associata alla curva log-normale degli individui (linea tratteggiata). La prima curva mostra la distribuzione delle frequenze delle specie  $S(R)$  tra le classi, la seconda individua il totale di numero di individui  $I(R)$  presenti in ciascuna classe. (tratto da Ludwig e Reynolds, 1988).

parametro  $R_{\max}$  che individua la classe delle specie più abbondanti nella curva delle specie.

$$\gamma = R_N / R_{\max} \quad (59)$$

In altre parole se il numero totale delle abbondanze assume il valore più alto proprio nell'ultima classe di frequenza delle specie, allora ci troviamo di fronte ad una distribuzione log-normale di tipo canonico; non è sempre ovvio che questo succeda, se infatti le frequenze delle specie nelle ultime classi sono molto basse, può capitare che la classe con il valore più elevato di somme di abbondanze sia anteriore alle ultime classi.

La relazione matematica tra i due parametri  $R_N$  ed  $R_{\max}$  è data da (May, 1975):

$$\gamma = \ln_{\text{base}} / 2a \sqrt{\ln S_0} \quad (60)$$

dove base = base logaritmica scelta per la costruzione delle classi di abbondanza

May trova che c'è una relazione generale tra i due valori di diversità  $S$  e  $N$  (numero totale di specie e di abbondanze) e i due parametri  $a$  e  $\gamma$ , e ritiene tale relazione determinata quasi sicuramente da proprietà statistiche di grandi set di dati. Pertanto per valori di  $S$  variabili tra 20 e 10.000 e per valori di  $N$  compresi tra  $10S$  e  $10^7S$  il parametro  $a$  varia nell'intervallo 0.1 - 0.4 e il parametro  $\gamma$  tra 0.5 e 1.8.

### 3.7 PUNTI RIASSUNTIVI

La rappresentazione grafica dell'abbondanza delle specie è un valido ed utile strumento per l'informazione immediata che fornisce sugli aspetti di ricchezza, dominanza ed equitabilità della diversità. La sua stesura potrebbe costituire sempre il primo approccio di studio quando si voglia analizzare la diversità delle comunità ecologiche. Infatti conformemente al tipo di diagramma scelto e alla scale usate sugli assi, la forma assunta dalla rappresentazione varia in ragione del numero totale di specie e della distribuzione dei loro valori di abbondanza.

Un certo numero di modelli sono stati proposti dagli ecologi per differenti pattern di distribuzione delle specie. Ci si è chiesti se questi modelli si basassero su fondamenti biologici o statistici e quindi se fosse possibile servirsi di essi per fare qualche specifica predizione sui processi ecologici che sono stati necessari per generare uno specifico pattern di abbondanza delle specie o se, piuttosto non fossero semplicemente dei fit matematici a dei dati empirici. Pochi sono i modelli di origine biologica, alcuni sono puramente statistici ed altri sono ibridi perchè inizialmente statistici hanno acquisito in seguito una o più spiegazione biologiche. Succede inoltre che ipotesi contraddittorie spieghino lo stesso modello, o che modelli differenti possano adattarsi bene agli stessi dati. Non esiste pertanto un modello generale che spieghi il comportamento dell'abbondanza delle specie nelle varie situazioni.

Quando il campionamento riguarda una grande numero di specie con esigenze diverse, l'abbondanza relativa segue generalmente una distribuzione di tipo *log-normale*, dovuta alle proprietà statistiche del campionamento stesso (Teorema del Limite Centrale). Per piccoli campionamenti di specie ecologicamente simili relativi ad habitat governati da uno o pochi fattori ambientali, il modo con cui viene ripartita la quantità disponibile della risorsa principale tra le specie determina il tipo di distribuzione. Essa è *geometrica* nel caso di massima conquista da parte di una specie che lascia alle altre la porzione di risorsa non utilizzata. In questo caso si determinano alti valori di dominanza e bassi valori di equitabilità. La distribuzione diventa *logaritmica* quando il processo di conquista della risorsa avviene in tempi randomizzati determinando una distribuzione dei valori di abbondanza intermedia tra quella geometrica e quella log-normale. Infine la distribuzione assume la forma della *broken -stick* di MacArthur quando la spartizione della risorsa avviene contemporaneamente cosicchè le abbondanze si ripartiscono nella maniera più equa possibile.

#### 4. METODI PER IL CALCOLO DEL FIT STATISTICO DI UNA DISTRIBUZIONE DI ABBONDANZA DELLE SPECIE PER I QUATTRO MODELLI PROPOSTI.

Per conoscere quanto il pattern delle abbondanze delle specie di una comunità sia simile ad uno dei pattern dei modelli proposti, si rende necessaria, dopo il controllo visivo grafico che rimane pur sempre il primo mezzo utile per scartare certe ipotesi, una procedura di adattamento statistico (*fit*) dei dati osservati. Essa consiste nel valutare in primo luogo la distribuzione teorica delle abbondanze stimando i valori di abbondanza che le specie osservate assumerebbero se il loro pattern fosse relativo a quello predetto da un specifico modello di distribuzione. Successivamente la bontà del fit al modello dei valori osservati viene testato mediante la statistica del chi-quadrato (61). Quanto più il chi-quadrato assume valori bassi tanto più il fit al modello scelto è buono. Al chi-quadrato è associato un valore che indica la significatività in termini probabilistici sulla somiglianza delle due distribuzioni; convenzionalmente si accettano valori compresi tra il 100 e 5 % cosicchè il valore 98 indicherà un ottimo fit tra la distribuzione osservata e quella teorica, il valore 10 pur essendo molto inferiore al primo, può essere ancora accettato in quanto ancora statisticamente significativo, mentre il valore 1% indica distribuzioni che non si possono più considerare simili tra di loro.

La statistica del chi-quadrato è espressa nella seguente formula:

$$\text{chi-quadrato} = \sum_i (V_{oi} - V_{ai})^2 / V_{ai} \quad (61)$$

dove  $i$  = indice della sommatoria che va da 1 al numero  $n$  di valori a confronto.

$V_{oi}$  =  $i$ -esimo valore osservato

$V_{ai}$  =  $i$ -esimo valore atteso

Il programma *DIVFIT* calcola per ciascun fit il chi-quadrato, il numero di gradi di libertà e la probabilità ad essa associati.

#### 4.1 SERIE GEOMETRICA

La serie geometrica è data dai valori di abbondanza ( $n_i$ ) delle specie ordinati in senso decrescente e calcolati tramite la (49). Per calcolare i valori attesi di abbondanza per ciascuna delle specie osservate è necessario stimare il parametro  $k$  caratteristico dell'equazione che rappresenta la proporzione di risorsa utilizzata da ciascuna specie. Questo viene determinato tramite un procedimento di iterazione della seguente equazione (May, 1975):

$$\min(n_i) / N = [k/(1-k)] [(1-k)^S] / [1-(1-k)^S] \quad (62)$$

dove  $\min(n_i)$  = abbondanza della specie meno abbondante

Una prima approssimazione del parametro  $k$  può essere data dalla media dei complementi ad 1 dei rapporti tra i valori osservati ordinati in maniera decrescente ed i loro predecessori per quanto spiegato nel paragrafo 3.3. Successivamente si fa variare questo valore iniziale incrementandolo o decrementandolo fino ad ottenere la migliore approssimazione all'uguaglianza dell'equazione (62), o in altre parole, fino a quando la differenza tra i due termini dell'equazione diventa minima.

Il parametro  $k$ , rappresentando una proporzione, assume valori maggiori di zero e minori o uguali ad 1. Assume valore uguale ad 1 nel caso limite di una unica specie che utilizza tutta la risorsa a disposizione (diversità nulla). Valori di  $k \geq 0.5$  sono ragionevolmente significativi per attribuire la serie osservata al modello geometrico (Pielou, 1975). Infatti se una serie di valori di abbondanze presenta un fit elevatissimo al modello geometrico, ma presenta il valore di  $k$  molto basso, questo significa che non esiste una dominanza particolarmente accentuata di una o poche specie sulle altre e pertanto anche se i valori rispettano certi rapporti costanti tra di loro, viene a cadere l'ipotesi cardine del modello di pre-conquista di nicchia. Molto probabilmente a situazioni del tipo appena descritto si adatteranno altrettanto bene sia la serie logaritmica o addirittura la serie broken-stick. E' buona regola quindi analizzare a fondo il fit al modello prescelto ragionando sui parametri trovati, perchè anche se esso dovesse risultare molto buono, non è detto che aderisca con coerenza alle assunzioni biologiche previste dal modello stesso. Questo tipo di analisi viene facilitata se per una distribuzione osservata si tentano i fit a più

modelli contemporaneamente: il programma *DIVFIT*, descritto nel capitolo successivo, opera proprio in questa maniera indicando, per ogni campione, la significatività del fit per ciascun dei quattro modelli descritti.

## 4.2 SERIE LOGARITMICA

La serie logaritmica é data dai valori di frequenza delle specie  $[S_{(n)}]$  per ciascun valore di abbondanza; essi vengono determinati dalla formula (50).

La rappresentazione grafica più usata per questa distribuzione è quella secondo diagrammi abbondanza/frequenza con l'asse dell'abbondanza suddiviso in classi costruite su scala logaritmica. Pertanto prima di tutto è necessario definire le classi di abbondanza e distribuire in esse le specie secondo i loro valori di importanza ottenendo per ciascuna classe le frequenze osservate delle specie. I due parametri che bisogna trovare per adattare la propria serie a quella prevista dal modello sono  $x$  e  $\alpha$  che si ottengono, con procedimento analogo a quello descritto per la serie geometrica, iterando l'equazione seguente (Birch, 1963):

$$N / S = [x / (1-x)] / \ln[1 / (1-x)] \quad (63)$$

Il valore di  $x$  assume valori maggiori di zero e minori di 1 approssimandosi sempre di più all'unità quando la media delle abbondanze è molto grande. Generalmente assume valori  $> 0.99$  se il rapporto  $N/S > 20$  (Magurran, 1988). La prima e le approssimazioni successive del parametro  $x$  sono ottenute nel programma *DIVFIT* risolvendo l'equazione (63) secondo il metodo iterativo di Newton descritto da Birch (1963) di cui diamo spiegazioni nell'Appendice B.

Il parametro  $\alpha$  si ricava dal parametro  $x$  tramite la seguente equazione (Magurran, 1988):

$$\alpha = N (1 - x) / x \quad (64)$$

Quando entrambi i parametri sono noti, si sostituiscono nei termini della serie (50) per ottenere il numero atteso di specie

aventi come valore di abbondanza  $n=1, 2, 3 \dots$  fino ad  $n =$  valore massimo riscontrato. Questi valori attesi vengono sommati in ciascuna classe di abbondanza in maniera tale da ottenere i valori delle frequenze teoriche per ciascuna classe. Queste vengono confrontate con le frequenze osservate nelle stesse classi tramite il test del chi-quadrato.

### 4.3 SERIE BROKEN-STICK

La serie broken-stick é data dai valori di abbondanza ( $n_i$ ) delle specie ottenuti tramite le (51 o 52) (diagrammi rango/abbondanza). Essendo caratterizzata unicamente dal parametro  $S$ , i valori attesi di importanza per ciascuna specie si ottengono semplicemente sostituendo nelle equazioni (51 o 52) i parametri noti.

In maniera alternativa, usata da parecchi autori (May, 1975), la serie broken-stick può essere espressa in termini di distribuzione delle abbondanze (diagrammi abbondanza/frequenza); in questo caso si trovano i numeri di specie attesi [ $S_{(n)}$ ] secondo l'equazione (53) aventi come valore di abbondanza  $n=1, 2, 3 \dots$  fino ad  $n =$  valore di abbondanza massimo e, analogamente a quanto descritto per la serie logaritmica, queste frequenze attese di specie vengono poi sommate per ciascuna classe di abbondanza.

Il programma *DIVFIT* prevede entrambe le procedure di fit cosicché la prima potrà essere confrontata meglio con la serie geometrica che prevede lo stesso tipo di rappresentazione e la seconda con le serie logaritmica e log-normale essendo impostata secondo le modalità adottate da queste ultime.

### 4.4 DISTRIBUZIONE LOG-NORMALE

La distribuzione log-normale è data dai valori di frequenza delle specie [ $S_{(R)}$ ] in ciascuna classe di abbondanza (diagrammi abbondanza/frequenza) determinati dall'equazione (54). Si differenzia dalle distribuzioni logaritmica e broken-stick (quest'ultima del tipo alternativo secondo la (53)) perché il valore atteso del numero di specie, calcolato tramite l'equazione del modello, é riferito ad una intera classe di abbondanza e non ad un singolo valore di abbondanza.

Per trovare i valori attesi di frequenza delle specie per ciascuna classe di abbondanza secondo il modello log-normale è stato adottato nel programma *DIVFIT* lo stesso metodo descritto da Ludwig e Reynolds (1988), che si rifà a May (1975).

Innanzitutto vengono costruite le classi di abbondanza delle specie secondo una scala logaritmica scelta a piacere. Queste classi vengono renumerate secondo il numero  $R$  che assume valore zero nella classe modale, valori negativi per classi a sinistra della modale e valori positivi per classi a destra: essi indicano sempre il numero di classi distanti dalla moda. Stimato il parametro  $a$  secondo la (56) questo viene sostituito nella (54) per trovare i valori attesi di frequenza di specie per ciascuna classe  $R$ . Il parametro  $S_0$  che corrisponde alla frequenza osservata delle specie nella classe modale, può essere anche stimato secondo la (57). Nel programma *DIVFIT* viene utilizzato nell'equazione (54) prima il valore di  $S_0$  osservato e successivamente quello di  $S_0$  stimato. Tra i due valori viene scelto come parametro caratteristico dell'equazione quello che dà valori di frequenza  $S_{(R)}$  più vicini a quelli osservati.





## 5. PROGRAMMI PER IL CALCOLO DELLA DIVERSITÀ

Vengono di seguito presentati tre programmi che possono aiutare lo studioso nell'analisi della diversità delle comunità ecologiche e nel confronto tra di esse facilitandogli notevolmente i tedious calcoli che alle volte gli indici adatti allo scopo prevedono.

Il programma *STADIV* calcola una gamma piuttosto vasta di indici di ricchezza, equitabilità e diversità. Il programma *DIVTEST* confronta a coppie gli indici di diversità di Shannon e di Gini calcolati su più comunità e calcola il test appropriato per entrambi i casi indicandone la significatività. Si potrà in questa maniera testare se due comunità sono significativamente differenziate dal punto di vista della diversità.

Infine il programma *DIVFIT* calcola gli adattamenti statistici (fit) delle distribuzioni osservate dei valori di abbondanza delle specie alle distribuzioni attese predette da alcuni modelli teorici per alcuni dei quali le due componenti della diversità, ricchezza ed equitabilità, sono spiegate da precise assunzioni di tipo biologico.

Per ciascun programma viene dato un esempio completo di elaborazione; in esso sono riportati i parametri in entrata e i dati richiesti relativi alla diversità in uscita. Gli esempi di applicazione dei tre programmi sono riportati in *Appendice C* e riguardano l'esecuzione sui dati descritti in *Tab. 2*. Questa tabella è stata estratta da Magurran (1988). Volutamente non sono stati riportati i nomi delle specie e degli ambienti in quanto essa costituisce solo un riferimento per i calcoli.

I programmi sono stati scritti in linguaggio FORTRAN e possono essere eseguiti con un qualsiasi personal computer MS-DOS. Con piccoli cambiamenti riguardanti solo l'apertura dei file, possono essere compilati ed eseguiti anche su un qualsiasi altro calcolatore in quanto ci si è attenuti il più possibile al Fortran standard ANSI. Nell'esecuzione dei programmi ricordiamo, per chi avesse meno dimistichezza con l'elaborazione al computer, alcuni punti:

- quando vengono richiesti in maniera interattiva i parametri di input, se questi sono più di uno, vanno introdotti da tastiera separati da una virgola o almeno uno spazio.

**Tab. 2** - Valori di abbondanza riferiti a tre comunità di specie in tre diversi ambienti (estratta da Magurran, 1988).

Specie	Ambienti		
	I	II	III
1	1	2	0
2	3	16	354
3	2	3	7
4	1	2	4
5	4	10	29
6	5	13	4
7	1	30	3
8	1	14	12
9	18	22	18
10	1	1	2
11	2	4	1
12	63	5	1
13	2	19	1
14	1	18	1
15	1	14	2
16	1	15	0
17	16	1	3
18	15	27	1
19	60	36	0
20	1	3	2
21	1	47	0
22	8	38	18
23	16	4	0
24	127	6	0
25	9	7	0
26	18	8	1
27	3	16	0
28	4	32	0
29	3	19	1
30	11	6	1
31	6	7	1
32	7	8	11
33	8	16	9
34	63	27	10
35	17	4	3
<b>Totali</b>	<b>500</b>	<b>500</b>	<b>500</b>

- poichè tutti i programmi prevedono la lettura di valori disposti in tabelle di un certo numero di righe e di colonne, viene richiesto in input il formato di lettura della tabella secondo le modalità previste dal linguaggio FORTRAN con la specifica R (real); chi non conoscesse questo tipo di formalismo risponde a questa domanda semplicemente con degli spazi bianchi o con il tasto di ritorno in maniera tale che la tabella venga letta in formato libero; affinché questa lettura possa essere effettuata correttamente, l'utente deve aver preparato la tabella scrivendo una riga alla volta, con i valori di riga separati da una virgola o da almeno uno spazio.
- ciascun programma prevede la riga di stampa di 132 caratteri; pertanto per avere una stampa leggibile è necessario usare una stampante con carta di queste dimensioni, oppure nel caso che la carta sia di larghezza inferiore, adattare i parametri della stampante alla riga di output in maniera tale che vengano utilizzati i caratteri di stampa a maggiore densità.

## 5.1 PROGRAMMA STADIV

Il programma *STADIV* calcola alcune semplici statistiche e più parametri di diversità relativi ad una o più comunità (o genericamente rilievi, campioni). I valori di abbondanza delle specie possono essere descritti indifferentemente sulle righe o sulle colonne di una tabella. Se richiesto, alcuni parametri sono calcolati per la tabella nella sua totalità. I parametri di diversità calcolati per le righe o per le colonne della tabella, oltre ad essere stampati, sono anche salvati esternamente su di un file.

Le statistiche che vengono calcolate per le righe o le colonne o l'intera tabella sono:

- frequenze dei valori
- frequenze relative dei valori, cioè le frequenze rapportate al numero di righe o di colonne o all'area della tabella (num.righe x num.colonne)
- somma dei valori
- media, varianza e deviazione standard dei valori calcolate considerando nella loro formula il numero di righe o di colonne o il prodotto righe per colonne della tabella

- media, varianza e deviazione standard dei valori calcolate utilizzando le frequenze
- valore minimo assoluto (= 0 se manca almeno un valore nella riga, colonna o tabella)
- valore minimo calcolato solo sulle frequenze
- valore massimo

I parametri di diversità relativi alla tabella nella sua totalità sono dedotti dalla teoria dell'informazione ed utilizzano la funzione di Shannon. In output vengono riportati i seguenti indici:

- entropia massima di riga, corrispondente a  $\ln(\text{num. righe})$
- entropia massima di colonna, corrispondente a  $\ln(\text{num. colonne})$
- entropia dei marginali di riga, data da:

$$H_{\text{rig}} = - \sum_i p_i \ln p_i \quad i = 1, \text{rig} \quad (65)$$

dove  $p_i$  rappresenta il rapporto tra il totale di riga  $i$ -esima e il totale generale della tabella ( $F_{..}$ )

- entropia dei marginali di colonna, data da:

$$H_{\text{col}} = - \sum_j p_{.j} \ln p_{.j} \quad j = 1, \text{col} \quad (66)$$

dove  $p_{.j}$  rappresenta il rapporto tra il totale di colonna  $j$ -esima e il totale generale della tabella

- entropia congiunta, data da:

$$H_{\text{tab}} = - \sum_i \sum_j p_{i,j} \ln p_{i,j} \quad i=1, \text{rig}; j=1, \text{col} \quad (67)$$

dove  $p_{i,j}$  è il rapporto tra il valore della tabella di riga  $i$ -esima e colonna  $j$ -esima e il totale generale

- mutua entropia espressa come:

$$\text{Mut. Entr.} = H_{\text{rig}} + H_{\text{col}} - H_{\text{tab}} \quad (68)$$

- chi-quadrato (2I) espresso come multiplo della mutua entropia, tramite:

$$2l = 2 \text{ (Mut. Entr.) } F.. \quad (69)$$

dove F.. rappresenta il totale generale della tabella

- numero di gradi di libertà (G.L.) associati al chi-quadrato, dato da:

$$G.L. = (\text{num.righe} - 1)(\text{num.colonne} - 1) \quad (70)$$

**I parametri di diversità relativi alle comunità** da esaminare, cioè alle righe o alle colonne della tabella, sono riportati in stampa suddivisi in quattro gruppi: gli indici di ricchezza, gli indici di diversità, quelli di dominanza e quelli di equitabilità. Alcuni di questi indici sono calcolati soltanto se le abbondanze relative delle specie descriventi la comunità sono discrete (come il numero di individui) in quanto non possono essere applicati a variabili continue. Pertanto il numero di parametri calcolati è 23 nel caso in cui le specie siano descritte da variabili continue e 31 nel caso in cui siano valutate secondo quantità discrete. Vengono elencati di seguito tutti gli indici calcolati per ciascun gruppo; il numero tra parentesi posto accanto a ciascuna descrizione fa riferimento alla relativa formula descritta nel capitolo 2. L'asterisco (\*) indica l'applicabilità della formula solo a dati discreti.

### **Indici di ricchezza**

- 1 - S: numero di specie
- 2 - N: somma dei valori di abbondanza
- 3 - entropia massima (17)
- 4 - entropia massima relativa =  
entropia massima /  $\ln$  (n.righe o n.colonne)
- 5 - indice di Margalef (1)
- 6 - indice di Menhinick (2)
- 7 - indice di Monk (3)
- 8 - valore massimo dell'indice PIE di Hurlbert (36) \*
- 9 -  $E_{(s)}$ : numero di specie atteso secondo la tecnica della rarefazione; (6) \*  
l'indice é accompagnato dal valore SIZE che esprime la dimensione massima dei campioni possibile per il confronto secondo la tecnica della rarefazione (7) \*

## Indici di diversità

10 -	entropia di Shannon	(16)
11 -	indice di Brillouin	(18) *
12 -	numero $N_1$ della serie di Hill	(25)
13 -	numero $N_2$ della serie di Hill	(26)
14 -	indice di Gini	(10)
15 -	indice PIE di Hurlbert	(12) *
16 -	reciproco dell'indice di Berger-Parker	1/(15)
17 -	indice di McIntosh	(19)

## Indici di dominanza

18 -	indice di Berger-Parker	(15)
19 -	indice $\lambda$ di Simpson	(8)
20 -	indice $\lambda'$ di Simpson	(9) *

## Indici di equitabilità

21 -	equitabilità di Pielou	(31)
22 -	equitab. di Brillouin	(32) *
23 -	equitab.(28) su ind. PIE di Hurlbert con	(35,36) *
24 -	equitab.(29) su ind. PIE di Hurlbert con	(35,36) *
25 -	equitab.(28) su ind. $N_2$ di Hill con	(37,38)
26 -	equitab.(29) su ind. $N_2$ di Hill con	(37,38)
27 -	equitab. sull'indice di McIntosh	(34)
28 -	equitab. $E_{10}$ di Hill (o Sheldon)	(40)
29 -	equitab. $F_{10}$ di Hill	(41)
30 -	equitab. $E_{21}$ di Hill	(42)
31 -	equitab. $F_{21}$ di Hill	(43)

### 5.1.2 Descrizione input/output.

Il programma *STADIV* legge in input i seguenti parametri:

a) nome della matrice in cui sono descritti le comunità o i rilievi

b) numero di righe e numero di colonne della matrice letta

c) formato di lettura della matrice; se non viene dato in input, la matrice è letta in formato libero

d) opzione riguardante il tipo di variabile usata per descrivere l'abbondanza delle specie:

1 - variabili discrete (numero di individui)

2 - variabili continue (biomassa, copertura etc.)

e) indicazione riguardante l'oggetto di elaborazione, e cioè a seconda di dove sono descritte le comunità:

1 - le righe della matrice

2 - le colonne della matrice

oppure:

3 - la tabella, se si vogliono calcolare dei parametri informativi sulla tabella in toto.

f) nome del file su cui vengono trascritti tutti i parametri di diversità calcolati. In questo file viene riportata una tabella in cui le righe rappresentano le comunità e le colonne gli indici di diversità. Questi vengono trascritti con il formato (6G12.5).

## 5.2 PROGRAMMA DIVTEST

Il programma *DIVTEST* confronta a coppie i valori relativi ai due indici di diversità di Shannon e di Gini e, calcolato il test appropriato per entrambi i casi, ne indica la significatività al livello di probabilità scelto.

I tests presi in considerazione sono descritti e commentati in dettaglio nel *paragrafo 2.5*.

Il programma stampa le matrici simmetriche dei tests  $t$  o  $z$  ottenuti da tutti i confronti possibili tra, rispettivamente, gli indici di Shannon o di Gini relativi alle righe o colonne della matrice letta. Nel caso dei tests  $t$  tra indici di Shannon viene stampata anche la matrice relativa ai gradi di libertà ad essi associati. Da ultimo viene



stampata la matrice delle significatività al livello scelto in input. In questa matrice il valore 1 rappresenta valori significativi dei t o z corrispondenti e cioè indici a confronto significativamente differenti, mentre il valore 0 indica valori dei t o z non significativi.

La significatività relativa ai tests tra indici di Shannon e indici di Gini può non corrispondere per gli stessi dati essendo infatti l'entropia di Shannon maggiormente sensibile ai cambiamenti delle specie rare e l'indice di diversità di Gini a quelli delle specie più comuni.

### **5.2.1 Descrizione input/output**

Il programma prevede in lettura i seguenti parametri:

a) nome della tabella relativa alle comunità delle quali si vuole confrontare gli indici di diversità

b) numero di righe e di colonne della tabella

c) formato di lettura della tabella; se spazio, la tabella viene letta in formato libero

d) uno dei seguenti valori:

1 - se il test viene eseguito tra le righe della tabella

2 - se il test viene eseguito tra le colonne della tabella

e) uno dei seguenti valori:

1 - se si vuole calcolare il test t tra gli indici di Shannon

2 - se si vuole calcolare il test z tra gli indici di Gini

f) livello di significatività espresso in percentuale, solitamente compreso tra il 5% e 1% .

### 5.3 PROGRAMMA DIVFIT

Il programma *DIVFIT* calcola per ciascuna serie di valori di abbondanza di specie osservate in un rilievo, comunità o collezione, l'adattamento statistico a ciascuna delle distribuzioni dettate dalle serie geometrica, logaritmica, broken-stick e dal modello log-normale.

Il programma legge in input i valori relativi alle specie disposti nelle righe o nelle colonne di una matrice cosicchè più campionamenti possono essere valutati durante una unica esecuzione di programma. Per ciascun rilievo il programma produce in output i valori dei parametri caratteristici delle equazioni relative a ciascuna delle 5 distribuzioni descritte nei capitoli 3 e 4 (la distribuzione broken-stick viene stimata secondo due modalità, vedi paragrafi 3.5 e 4.3) che si adattano meglio alla distribuzione osservata e il corrispondente valore di chi-quadrato con associato il valore di probabilità per la valutazione della sua significatività. All'interno del programma ci sono delle protezioni per evitare che i parametri delle funzioni rimangano indefiniti interrompendo così l'esecuzione stessa del programma; cosicchè se nella funzione log-normale viene calcolato un valore del parametro  $a$  uguale o molto prossimo allo zero (ciò si verifica quando tutte le classi hanno lo stesso valore di frequenza), tutti i parametri ad esso associati e cioè i parametri  $\gamma$ ,  $\alpha$  e  $S^*$  che, calcolati tramite il parametro  $a$  rimarrebbero indefiniti, assumono rispettivamente i valori 99,99, e 99999. Anche in questo caso, come già abbiamo avuto modo di spiegare per la serie geometrica, se dovesse risultare positivo il fit, non se ne dovrebbe tenere conto, indicando il parametro  $a \approx 0$  non una distribuzione log-normale tipica con curva a campana, bensì una con curva appiattita a tal punto da trasformarsi in una retta.

Da ultimo viene stampata una tabella riassuntiva nella quale per ciascun rilievo è indicata la significatività del fit al livello scelto per ciascuna delle 5 distribuzioni. I numeri della tabella indicano l'ordine di significatività, potendo la stessa distribuzione osservata adattarsi significativamente a più (anche tutte) distribuzioni teoriche.

### 5.3.1 Descrizione input/output

L'input al programma *DIVFIT* prevede nell'ordine:

a) nome della matrice in cui sono stati tabellati i valori di abbondanza delle specie per uno o più rilievi.

b) numero di righe e di colonne della matrice letta

c) specificazione riguardo alla posizione dei rilievi nella tabella, se cioè sono rappresentati sulle righe o sulle colonne

d) valore della base del logaritmo per la costruzione delle classi di abbondanza su scala logaritmica; solitamente viene scelto il valore 2, ma possono andare altrettanto bene i valori  $e=2.71828$ , 3, 4 .... o anche 10 per valori molto grandi di abbondanza.

e) limite del livello di accettazione dell'ipotesi nulla; è un valore percentuale compreso solitamente tra 100 e 5. Questo valore serve per evidenziare nella tabella riassuntiva unicamente i fit significativi al livello scelto.

f) formato di lettura della matrice; se si lascia spazio, la matrice viene letta in formato libero.

g) nome del file su cui salvare le frequenze e abbondanze osservate ed attese; se si dà spazio, non vengono salvate.

Il programma, su richiesta, salva su di un file esterno i valori osservati e quelli attesi per ciascuna delle 5 distribuzioni e per ciascun rilievo. Nell'ordine trascrive i seguenti valori con il formato (I3,I5,A15,nG10.3) dove n è uguale ad S (numero di specie per rilievo) o a NCL (numero di classi di abbondanza formati) dipendentemente dalle distribuzioni:

1. - numero di rilievo, numero di specie, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza S) delle *abbondanze* delle specie *osservate* ordinate in senso decrescente

2. - numero di rilievo, numero di specie, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza S) delle *abbondanze attese* secondo la serie geometrica ordinate in senso decrescente

3 - numero di rilievo, numero di specie, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza S) delle *abbondanze attese* secondo la serie **broken-stick** ordinate in senso decrescente

4 - numero di rilievo, numero di classi di abbondanza, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza NCL) dei *numeri di specie (frequenze) osservate* in ciascuna delle classi di abbondanza

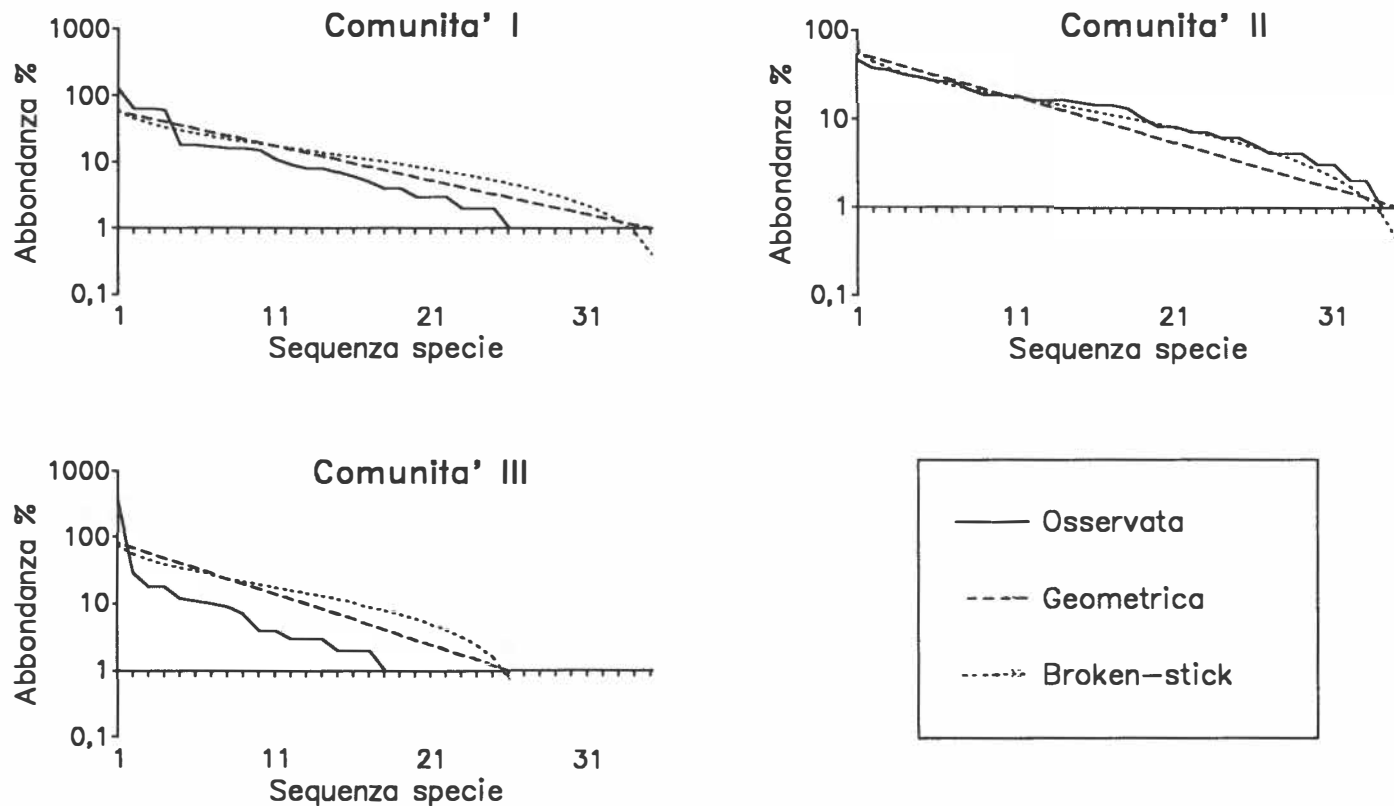
5 - numero di rilievo, numero di classi di abbondanza, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza NCL) delle *frequenze attese* in ciascuna classe secondo la serie **broken-stick**

6 - numero di rilievo, numero di classi di abbondanza, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza NCL) delle *frequenze attese* in ciascuna classe di abbondanza secondo la serie **logaritmica**

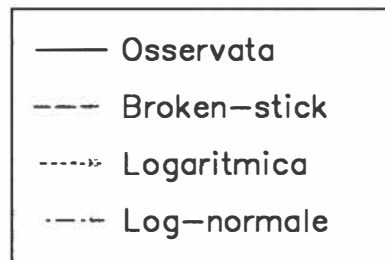
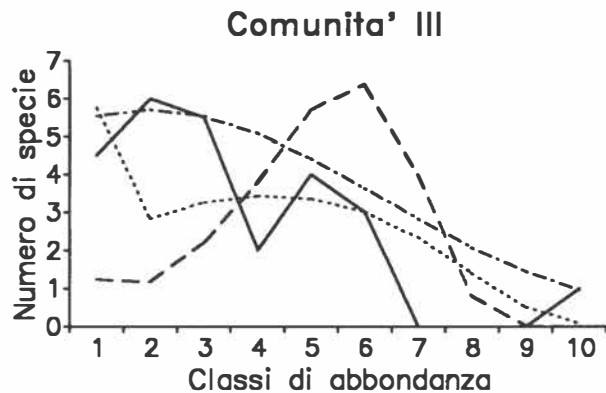
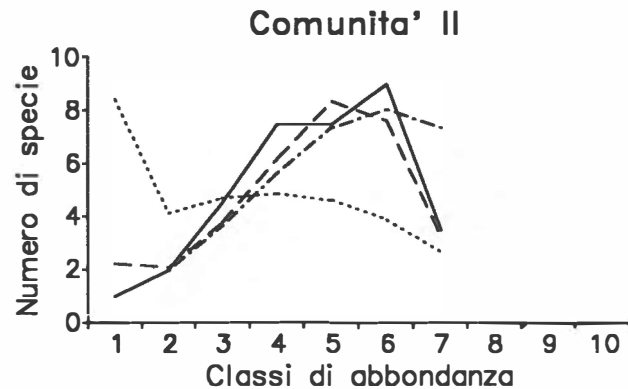
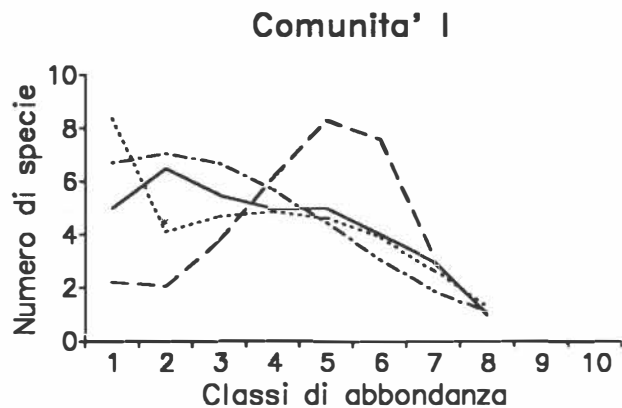
7 - numero di rilievo, numero di classi di abbondanza, descrizione della distribuzione, vettore (di lunghezza NCL) delle *frequenze attese* in ciascuna classe secondo il **modello log-normale**.

L'output é organizzato in questa maniera per poter essere facilmente letto dal programma di grafica CHART (in ambiente MS-DOS) che permette la visualizzazione delle curve osservate e di quelle attese secondo i quattro modelli.

Le visualizzazioni grafiche delle distribuzioni di abbondanza secondo i quattro modelli proposti relativi ai dati di *Tab. 2* sono riportate nei grafici delle *Figure 8 e 9*.



**Fig. 8** - Distribuzioni delle abbondanze secondo diagrammi rango/abbondanza relative alle tre comunità di *Tab. 2*. Sono riportati i valori osservati e i valori attesi secondo le distribuzioni geometrica e broken-stick.



**Fig. 9** - Distribuzioni delle abbondanze secondo diagrammi abbondanza/frequenza relative alle tre comunità di *Tab. 2*. Sono riportati i valori osservati ed attesi secondo le distribuzioni broken-stick, logaritmica e log-normale.



## APPENDICE A

### Significato dei principali simboli utilizzati nelle formule del testo (\*)

$a$	1) parametro della funzione unificante la diversità di Hill (22) 2) parametro della funzione log-normale di Preston (54)
$\alpha$	1) parametro della serie logaritmica (50) utilizzato anche come indice di diversità (4) 2) parametro della funzione di Reyni (20)
$\beta$	parametro della funzione di Patil e Taillie (21)
$D$	generico indice di diversità
$D_{\max}$	indice di diversità massimo
$D_{\min}$	indice di diversità minimo
$Dom$	generico indice di dominanza
$\gamma$	parametro che mette in relazione la distribuzione log-normale delle specie con quella delle abbondanze (59)
$H$	entropia di Brillouin (18)
$H'$	entropia di Shannon (16)
$H_{\max}$	entropia massima (17)
$k$	parametro della serie geometrica (49)
$\lambda$	indice lambda di Simpson per campioni infiniti (8)
$\lambda'$	indice lambda di Simpson per campioni finiti (9)
$\max (n_i)$	abbondanza della specie più abbondante
$\min (n_i)$	abbondanza della specie meno abbondante
$n_i$	valore di abbondanza di tipo discreto (es. numero di individui) o continuo (es. biomassa) della specie i-esima
$N$	somma dei valori di abbondanza di tutte le specie (es. numero totale di individui nella comunità o totale di biomassa)
$N_0$	numero di ordine 0 della serie di Hill (24) equivalente a $S$
$N_1$	numero di ordine 1 della serie di Hill (25)
$N_2$	numero di ordine 2 della serie di Hill (14 e 26)
$p_i$	proporzione di abbondanza della specie i-esima = $n_i/N$
$R$	valore che individua le classi di abbondanza nella distribuzione log-normale secondo Preston (55)



$S_0$	numero di specie nella classe modale della distribuzione log-normale (54)
$S^*$	numero di specie attese nel campione secondo la distribuzione log-normale (5 e 58)
$\sigma$	deviazione standard in termini di classi di abbondanza (logaritmica); è utilizzata nella funzione log-normale (54)
$\Sigma_i$	simbolo di sommatoria il cui indice $i$ varia generalmente da 1 a $S$ (se diversamente, viene indicato nella formula).
$x$	parametro della serie logaritmica (50)

(\*) tra parentesi la numerazione delle formule presenti nel testo

## APPENDICE B

### Stima del parametro $x$ nella serie logaritmica secondo l'algoritmo proposto da Birch (1963).

La stima più verosimile del parametro  $x$  nella serie logaritmica di valori si ottiene uguagliando la media dei valori del campione con la media dei valori della distribuzione teorica. Si tratta quindi di risolvere l'equazione riportata di seguito:

$$N/S = [x/(1-x)] / \ln[1/(1-x)] \quad (A.1)$$

Ponendo il valore di

$$x = (a_p - 1)/a_p \text{ da cui } a_p = 1/(1-x) \quad (A.2)$$

l'equazione (A.1) si semplifica in:

$$a_p - 1 - N/S \ln(a_p) = 0 \quad (A.3)$$

La prima approssimazione ( $a_{p1}$ ) al valore di  $x$  è data da:

$$a_{p1} = 1 + [k (N/S - 1) + 2] \ln(N/S) \quad (A.4)$$

Il parametro  $k$  varia tra 1 e 1.6667 dipendentemente dalla media  $N/S$ ; quanto più questa assume valori alti, tanto più il valore di  $k$  si avvicina ad 1. Birch (1963) presenta una tabellina in cui sono riportati i valori di  $k$  in corrispondenza di valori crescenti di logaritmi naturali di medie. Nel programma *DIVFIT* questa tabellina è stata ampliata in maniera tale da poter calcolare il parametro  $k$  per valori di media  $N/S \leq 71.430$ . Se il valore medio supera questa cifra il parametro  $k$  viene approssimato all'unità.

Trovata la prima approssimazione ( $a_{p1}$ ), quella immediatamente successiva è data da:

$$a_{p(i+1)} = \{1 + N/S [\ln(a_{pi}) - 1] / [1 - (N/S)/a_{pi}] \} \quad i=1,2,.. \quad (A.5)$$

Il metodo iterativo di Newton trova mediante la (A.5) approssimazioni successive del valore di  $x$  fino a quando si minimizza la differenza tra i due termini dell'equazione (A.1).



## APPENDICE C

### Esempio di input e di output del programma STADIV

B:\)stadiv

\*\* ----- \*\*

Il programma STADIV calcola alcune semplici statistiche e dei  
parametri di diversita' relativi a :

ricchezza  
dominanza  
diversita' informazionale  
equitabilita'

per una o piu' comunita'.

I dati vengono letti da matrice sulle cui righe o colonne  
sono descritte indifferentemente le comunita' o le specie.

\*\* ----- \*\*

MATRICE DI INPUT

tab.2

N.RIGHE, N.COLONNE

35,3

FORMATO DI LETTURA (SE SPAZIO, FORMATO LIBERO)

HAI DATI :

1 - DISCRETI (ES. NUMERO DI INDIVIDUI)

2 - CONTINUI (ES. BIOMASSA, PRODUTTIVITA')

1

STATISTICHE E PARAMETRI DI DIVERSITA' SU:

1 - RIGHE

2 - COLONNE

3 - TABELLA

2

FILE DI OUTPUT DEI PARAMETRI DI DIVERSITA' (6612.5)

(SE SPAZIO, NON VENGONO SALVATI)

par.div

#### STATISTICHE DI COLONNA

	N.	NTOT	FREQ	FREQREL	TOTALE	MEDIA	VARIANZA	SIGMA	MEDIA1	VARIANZA1	SIGMA1	VMIN	VMIN1	VMAX
1	35	35	1.000	500.0	14.29	649.1	25.48	14.29	649.1	25.48	1.000	1.000	127.0	
2	35	35	1.000	500.0	14.29	136.3	11.68	14.29	136.3	11.68	1.000	1.000	47.00	
3	35	26	.7429	500.0	14.29	3435.	58.61	19.23	4711.	68.63	.0000	1.000	354.0	

N. = numero di colonna  
 NTOT = numero di righe della tabella  
 FREQ = frequenza dei valori  
 FREOREL = frequenza relativa (FREQ/NTOT)  
 TOTALE = somma dei valori  
 MEDIA = media di NTOT valori (TOTALE/NTOT)  
 VARIANZA = varianza calcolata su NTOT valori  
 SIGMA = deviazione standard calcolata su NTOT valori  
 MEDIA1 = media di FREQ valori (TOTALE/FREQ)  
 VARIANZA1 = varianza calcolata su FREQ valori  
 SIGMA1 = deviazione standard calcolata su FREQ valori  
 VMIN = valore minimo su NTOT valori (e' uguale a zero se FREQ ( NTOT)  
 VMIN1 = valore minimo su FREQ valori (non considera le assenze)  
 VMAX = valore massimo

# INDICI DI DIVERSITA' DI COLONNA

RICCHEZZA									
N.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	S	N	HMAX	HMAXR	MARGALEF	MENHINICK	MONK	PIEMAX	E(S)
1	35	500.0	3.555	1.000	5.471	1.565	.7000E-01	.9734	35.00
2	35	500.0	3.555	1.000	5.471	1.565	.7000E-01	.9734	35.00
3	26	500.0	3.258	.9164	4.023	1.163	.5200E-01	.9635	26.00

- 1 S = molteplicita' (= frequenza dei valori, cfr. FREQ)
- 2 N = somma delle abbondanze (cfr. TOTALE)
- 3 HMAX = entropia massima :  $\ln S$
- 4 HMAXR = entropia massima relativa :  $\ln S / \ln NTOT$
- 5 MARGALEF = indice di Margalef :  $(S-1) / \ln N$
- 6 MENHINICK = indice di Menhinick :  $S / \sqrt{N}$
- 7 MONK = indice di Monk :  $S / N$
- 8 PIEMAX = massimo valore dell'indice PIE :  $(N / (N - 1)) * ((S - 1) / S)$
- 9 E(S) = numero di specie atteso secondo la tecnica della rarefazione  
 SIZE = 500. = dimensione massima dei campioni possibile per il confronto nella tecnica della rarefazione

DIVERSITA'										I	DOMINANZA
N. SHANNON	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
	BRILLOUIN		N1	N2	GINI	PIE	DIV-D	MCINTOSH	D-BERGER	SIMPSON-L	SIMPSON-L'
1	2.612	2.499	13.62	8.372	.8806	.8823	3.937	.6850	.2540	.1194	.1177
2	3.232	3.098	25.34	20.98	.9523	.9543	10.64	.8183	.9400E-01	.4766E-01	.4575E-01
3	1.380	1.306	3.976	1.963	.4905	.4915	1.412	.2996	.7080	.5095	.5085

DIVERSITA':

```

10 SHANNON = entropia di Shannon : -I p(i)*ln p(i)
11 BRILLOUIN = indice di Brillouin : (ln N! - I ln n(i)!) / N)
12 N1 = numero N1 della serie dei numeri di diversita' di Hill: exp(SHANNON)
13 N2 = numero N2 della serie dei numeri di diversita' di Hill: 1/SIMPSON*L
14 GINI = indice di Gini : 1 - SIMPSON*L
15 PIE = indice probabilita' di incontro interspecifico di Hurlbert : 1 - SIMPSON*L' = (N / (N - 1)) * GINI
16 DIV-D = 1/D-BERGER
17 MCINTOSH = indice di McIntosh: (N - IIn^2) / (N - I/N)

```

DOMINANZA :

```

18 D-BERGER = indice D di Berger-Parker : (max)n / N
19 SIMPSON*L = indice lambda di Simpson : I p(i)^2
20 SIMPSON*L' = indice lambda di Simpson : (I n(i)*(n(i) - 1)) / N * (N - 1)

```

EQUITABILITA'										
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
N. J-PIELOU	E-BRILLOUIN	E1-PIE	E2-PIE	E1-N2	E2-N2	E-MCINTOSH	E10	F10	E21	F21
1	.7346	.7338	.9065	.8918	.2392	.2133	.7875	.3892	.3712	.6146
2	.9092	.9096	.9804	.9773	.5995	.5859	.9407	.7241	.7160	.8280
3	.4236	.4158	.5101	.4549	.7549E-01	.3434E-01	.3560	.1529	.1190	.4936

```

21 J-PIELOU = indice di equitabilita' di Pielou: SHANNON / HMAX
22 E-BRILLOUIN = BRILLOUIN/BRILLOUIN.max
23 E1-PIE = equitab. calcolata sull'indice PIE secondo: PIE/PIE.max
24 E2-PIE = equitab. calcolata sull'indice PIE secondo: (PIE - PIE.min) / (PIE.max - PIE.min)
25 E1-N2 = equitab. calcolata sull' indice N2 di Hill secondo: N2/N2.max = N2/S
26 E2-N2 = equitab. calcolata sull'indice N2 di Hill secondo: (N2 - N2.min) / (N2.max - N2.min)
27 E-MCINTOSH = equitab. di Pielou associata all'indice di dominanza di McIntosh
28 E10 = equitab. di sheldon data da: N1/N0 = N1/S
29 F10 = equitab. data dal seguente rapporto tra i numeri di Hill: (N1 - 1)/(N0 - 1) = (N1 - 1)/(S - 1)
30 E21 = equitab. di Hill: N2/N1
31 F21 = equitab. di Hill nella forma: (N2 - 1) / (N1 - 1)

```



## Esempio di input e di output del programma DIVTEST

C:\>b:divtest

\*\* ----- \*\*

Il programma DIVTEST confronta a coppie i valori degli indici di diversita' di Shannon e/o di Gini di piu' rilievi, calcola il test appropriato e indica la significativita' al livello di probabilita' scelto.

I dati vengono letti da matrice sulle cui righe o colonne sono descritti indifferentemente i rilievi o le specie.

\*\* ----- \*\*

NOME DELLA TABELLA DI INPUT

b:tab.2

N. RIGHE, N.COLONNE

35,3

FORMATO DI LETTURA (DARE SPAZIO SE FORMATO LIBERO)

1 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI COLONNA

2 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI RIGA

3 - USCITA

1

1 - TEST T TRA INDICI DI SHANNON (ENTROPIE)

2 - TEST Z TRA INDICI DI GINI-SIMPSON (= PIE)

1

DARE IL LIVELLO DI SIGNIFICATIVITA' IN % (ES. 5)

5

INDICI DI SHANNON

1	2	3
2.6117	3.2325	1.3802

VARIANZA DEGLI INDICI

1	2	3
.28615E-02	.96715E-03	.57129E-02

-- TEST T --

Il valore .1000E+08 indica il confronto tra un valore di H massimo (Hmax) ed uno di H minimo (0)

1	2
2	10.03
3	13.30 22.66



-- GRADI DI LIBERTA' --

Il valore 10000000 indica il confronto tra un valore di H massimo (Hmax) ed uno di H minimo (0)  
 Il valore 0 indica il confronto tra due valori di H massimi (Hmax) o due valori di H minimi (0)

	1	2
2	803	
3	900	665

-- LIVELLO DI SIGNIFICATIVITA' 5.00% --

Il valore 1 evidenzia indici a confronto significativamente differenti

	1	2
2	1	
3	1	1

1 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI COLONNA

2 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI RIGA

3 - USCITA

1

1 - TEST T TRA INDICI DI SHANNON (ENTROPIE)

2 - TEST Z TRA INDICI DI GINI-SIMPSON (= PIE)

2

DARE IL LIVELLO DI SIGNIFICATIVITA' IN % (ES. 5)

5

INDICI DI GINI-SIMPSON (=PIE)

1	2	3
.88232	.95425	.49146

VARIANZA DEGLI INDICI

1	2	3
.65555E-04	.53251E-05	.76540E-03

-- TEST Z --

	1	2
2	8.544	
3	13.56	16.67

-- LIVELLO DI SIGNIFICATIVITA' 5.00% --

Il valore 1 evidenzia indici a confronto significativamente differenti

	1	2
2	1	
3	1	1

1 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI COLONNA

2 - TEST TRA LE DIVERSITA' DI RIGA

3 - USCITA

3

## Esempio di input e di output del programma DIVFIT

B:\divfit

\*\* ----- \*\*

Il programma DIVFIT calcola gli adattamenti statistici delle distribuzioni dei valori di abbondanza delle specie (od altre entita') alle distribuzioni dei seguenti modelli teorici:

serie geometrica  
serie logaritmica  
modello broken-stick (2 modalita')  
modello log-normale

I dati vengono letti da matrice sulle cui righe o colonne sono descritti indifferentemente i rilievi o le specie

\*\* ----- \*\*

NOME DELLA TABELLA CON I RILIEVI

tab.2

N. DI RIGHE, N. DI COLONNE

35,3

I RILIEVI SONO RAPPRESENTATI DALLE:

1 - COLONNE

2 - RIGHE

1

BASE DEL LOGARITMO PER LA SCALA DELLE CLASSI DI ABBONDANZA  
(es. 2, 3, 10, e = 2.71828, etc.)

2

LIVELLO DI ACCETTAZIONE DELL'IPOTESI  $H_0$  (da 100% a 5%)

5

FORMATO DI LETTURA (SE SPAZIO, FORMATO LIBERO)

NOME del FILE su cui salvare le FREQUENZE o ABBONDANZE

OSSERVATE ed ATTESE per ciascuna distribuzione.

Dare spazio, se non si vogliono salvare

-----  
EQUAZIONI DELLE FUNZIONI UTILIZZATE:

GEOMETRICA :  $n(i) = N C k (1 - k)^{i-1}$

BROKEN-STICK 1 :  $n(i) = N/S \sum_{j=1}^i 1/j$

BROKEN-STICK 2 :  $S(n) = [S(S-1)/N] (1 - n/N)^{S-2}$

LOGARITMICA :  $S(n) = \alpha x^{\alpha n} / n$

LOG-NORMALE :  $S(R) = S_0 \exp(-\alpha^2 R^2)$

CLASSI DI FREQUENZA COSTRUITE SU SCALA LOGARITMICA IN BASE 2.000000

\*\_\*\_\*\_\*\_\*\_\*\_\*\_\*\_\*\_\*

RILIEVO n.	1	N. SPECIE (S) = 35				SOMMA ABBONDANZE (N) = 500.00		
CLASSI	1	2	3	4	5	6	7	8
LIMITI SUP.	1.00	2.00	4.00	8.00	16.0	32.0	64.0	128.
FREQUENZE = S(n)	5.0	6.5	5.5	5.0	5.0	4.0	3.0	1.0

## PARAMETRI

DISTRIBUZIONE	CHI-QUADRATO	G.L.	PROB. $t$	I	C	k	alfa	x	a	So	gamma	$\eta$	S <sup>2</sup>
GEOMETRICA	157.	34	.00	I	1.016	.112							
1 BROKEN-STICK	191.	34	.00	I									
2 BROKEN-STICK	18.4	7	1.06	I									
LOGARITMICA	2.99	6	81.13	I			8.5719	.98315					
LOG-NORMALE	1.76	6	93.97	I					.228	7.1	1.086	3.10	55.

食 食 食 食 食 食 食 食 食

RILIEVO n.	2	N. SPECIE (S) = 35				SOMMA ABBONDANZE (N) = 500.00	
CLASSI	1	2	3	4	5	6	7
LIMITI SUP.	1.00	2.00	4.00	8.00	16.0	32.0	64.0
FREQUENZE = S(n)	1.0	2.0	4.5	7.5	7.5	9.0	3.5

## PARAMETRI

DISTRIBUZIONE	CHI-QUADRATO	G.L.	PROB. $t$	$I$	$C$	$k$	$\alpha$	$x$	$n$	$S_0$	$\gamma$	$\sigma$	$S^2$
GEOMETRICA	40.6	34	20.32	I	1.016	.112							
1 BROKEN-STICK	9.33	34	100.00	I									
2 BROKEN-STICK	1.95	6	92.39	I									
LOGARITMICA	19.5	5	.17	I			8.5719	.98315					
LOG-NORMALE	2.96	5	70.95	I					.296	8.0	.810	2.39	48.

食 食 食 食 食 食 食 食 食 食

RILIEVO n.	3	N. SPECIE (S) = 26					SOMMA ABBONDANZE (N) = 500.00				
CLASSI	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
LIMITI SUP.	1.00	2.00	4.00	8.00	16.0	32.0	64.0	128.	256.	512.	
FREQUENZE = S(n)	4.5	6.0	5.5	2.0	4.0	3.0	.0	.0	.0	1.0	

## PARAMETRI

DISTRIBUZIONE	CHI-QUADRATO	G.L.	PROB. $\chi$	I	C	K	alfa	x	a	So	gamma	$\sigma$	S <sup>2</sup>
GEOMETRICA	.109E+04	25	.00	I	1.010	.162							
1 BROKEN-STICK	.125E+04	25	.00	I									
2 BROKEN-STICK	.249E+07	9	.00	I									
LOGARITMICA	25.1	8	.16				5.8242	.98849					
LOG-NORMALE	8.63	8	37.41	I					.167	5.7	1.569	4.23	60.

TABELLA RIASSUNTIVA DELLE SIGNIFICATIVITA'  
AL LIVELLO DI ACCETTAZIONE DI  $H_0 = 5.00\%$

RILI EVO	GEOME TRICA	BROKEN- STICK 1	BROKEN- STICK 2	LOGARI TMICA	LOG - NORMALE
1				2	1
2	4	1	2		3
3					1

I NUMERI NELLA TABELLA INDICANO L'ORDINE DI SIGNIFICATIVITA'

## BIBLIOGRAFIA

Alatalo, R.V. e Alatalo R.H. 1977. Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology*, 58:900-906.

Auclair, A.N. e Goff F.G. 1971. Diversity relations of upland forests in the Western Great Lakes area. *Amer. Natur.*, 105:499-528.

Berger, W.H. e Parker, F.L. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*, 168:1345-1347.

Birch, M.W. 1963. An algorithm for the logarithmic series distribution. *Biometrics*, 19:651-652.

Brillouin, L. 1962. *Science and information theory*. 2a ed. Academic Press, New York.

Cohen, J.E. 1968. Alternative derivations of a species abundance relation. *Amer. Natur.*, 102:165-172.

De Benedectis, P.A. 1973. On the correlation between certain diversity indices. *Amer. Natur.*, 107:295-302.

Fager, E.W. 1972. Diversity: a sampling study. *Amer. Natur.*, 106:293-310.

Feoli, E. e Scimone M. 1984. Hierarchical diversity: an application to broad-leaved woods of the Apennines. *Giornale Botanico Italiano*, Vol. 118(1-2):1-15.

Fisher, R.A., Corbet A.S. e Williams C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journ. Anim. Ecol.*, 12:42-58.

Giller, P.S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall. London, New York.

Gini, C. 1912. Variabilità e mutabilità. *Studi economico-giuridici Fac. Giurisprudenza Univ. Cagliari*, A. III, parte II.

Gini, C. 1939. Variabilità e concentrazione. Memorie di metodologia statistica, Vol. 1. Milano.

Goodman, D. 1975. The theory of diversity-stability relations in ecology. Q. Rev. Biol., 50:237-66.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 54:427-432.

Hughes, R.G. 1986. Theories and models of species abundance. The Amer. Nat., 128:879-899.

Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 52:577-586.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. Jour. Theor. Biol., 29:151-154.

Kempton, R.A. 1979. Structure of species abundance and measurement of diversity. Biometrics, 35:307-22.

Lagonegro, M. e Hull V. 1987. Models for simple aquatic systems equations and programs. GEAD-EQ n.6. Univ. Trieste.

Lagonegro, M. e Hull V. 1989. Simulazione dei processi trofici di ambienti acquatici. Manuale d'uso di un modello numerico con programmi in Fortran. GEAD-EQ n.8. Univ. Trieste.

Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton Univ. Press, Princeton.

Lloyd, M. e Ghelardi R.J. 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity. Jour. Anim. Ecol., 33:217-225.

Ludwig, J.A., Reynolds J.F. 1988. Statistical Ecology. A primer on methods and computing. J. Wiley & Sons. New York.

Lyons, N.I. e Hutcheson K. 1978. Comparing diversities: Gini's index. Jour. Statist. Comput. Simul., 8:75-80.

MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 43:293-295.

MacArthur, R.H. e MacArthur J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42:594-598.

MacArthur, R.H. e Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton.

Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm. London, Sydney.

Margalef, R. 1957. La teoria de la informacion en ecologia. *Mem. Real Acad. Cienc. Artes Barcelona*, 32:373-449.

Margalef, R. 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, 44:211-235.

Margalef, R. 1986. *Ecologia*. Omega, Barcellona.

May, R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystem. Princeton University Press. Princeton.

May, R.M. 1975. Pattern of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities*. (eds. Cody M.L. and Diamond J.M.) Belknap, Harvard University Press, Cambridge, Mass., pp. 81-120.

May, R.M. 1981. Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (ed. R.M. May). Blackwell, Oxford, pp.197-227.

McIntosh, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48:392-404.

Menhinick, E.F. 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecolgy*, 45:859-61.

Nosek, J.N. 1976. Comparative analysis of some diversity functions under different conditions of sampling in sandy meadow. *Acta Bot. Acad. Scient. Hung.*, 22(3-4):415-436.

Odum, E.P. 1973. *Principi di ecologia*. Piccin, Padova.

Odum, H.T., Cantlon E. e Kornicher L.S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of specie-individuals distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index. *Ecology*, 41:395-399.

Patil G.P. e Taillie C. 1976. Ecological diversity: concepts, indices and applications. In *Proceedings of the 9th Int. Biometric conference*. The Biometric Society, 2:383-411.

Peet, R.K. 1974. The measurement of specie diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:285-307.

Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary ecology*. Harper e Row. New York.

Pielou, E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse. *Amer. Natur.*, 100:463-65.

Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New york.

Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. Wiley, New York.

Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307:321-326.

Platt, H.M., Shaw, K.M. e Lamshead, P.J.D. 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia*, 118:59-66.

Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29:254-283.

Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43:185-215 e 410-432.

Reyni, A. 1961. On measure of entropy and information. In: J. Neyman (ed.), Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical statistics and Probability, pp. 547-561. Univ. Calif. Press, Berkeley.

Ricklefs, R.E. 1980. Ecology. 2nd edn. Nelson, Walton on Thames.

Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. Amer. Natur., 102:243-82.

Scimone M., Ganis P. e Feoli E. 1987. Programmi BASIC per il calcolo di misure di diversità in comunità ecologiche. GEAD-EQ n.5. Univ. Trieste.

Scossiroli, R.E., Clementel S. e Scossiroli S. 1974. Metodi statistici per l'ecologia. Zanichelli. Bologna.

Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature, 163:688.

Shannon, C.E. e Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana, IL. Univ. Illinois Press. 117 pp.

Sheldon, A.L. 1969. Equitability indices: dependence on the species count. Ecology, 50:466-467.

Taylor, L.R. 1978. Bates, Williams, Hutchisons - a variety of diversities. In Diversity of Insect fauna: 9th symposium of the Royal Entomological society (eds. L.A. Mound and N. Warloff), Blackwell, Oxford, pp. 1-18.

Webb, D.J. 1974. The statistics of relative abundance and diversity. Jour. Theor. Biol., 43:277-291.

Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science, 147:250-260.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21:213-251.

Whittaker, R.H. 1975. Communities and ecosystems. Macmillan, New York. 2a ed.



Whittaker, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In *Evolutionary Biology*, (eds. M.K. Hecht, W.C. Steere e B. Wallacw), Plenum, New York, 10:1-67.

Williams, C.B. 1964. Patterns in the balance of nature. Academic Press, London.

Zar, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

### **Acquisizione programmi**

I programmi relativi alla diversità descritti nel presente testo possono essere richiesti al prezzo di costo più le spese postali e secondo le specifiche dell'utente al C.E.T.A. presso il seguente indirizzo:

**C.E.T.A.**

**Centro Internazionale di Ecologia Teorica ed Applicata**  
**via Vittorio Veneto 19**  
**34170 GORIZIA**

**Tel. 0481/536466**  
**Fax 0481/536470**

## **Ringraziamenti**

Il lavoro è stato svolto nell'ambito di ricerche finanziate dal CNR Progetto Strategico "Oceanografia e tecnologie marine: Modelli dinamici per le comunità in ecosistemi marini" (responsabile prof. E. Feoli).

Desidero ringraziare il prof. E. Feoli per avermi stimolato nell'affrontare questa ricerca e per avermi seguita nel suo svolgimento leggendo, commentando e discutendo il manoscritto e il prof. E. Pitacco e il dr. Cheng Yong Sun per le preziose consulenze a carattere matematico-statistico offertemi.

## **Indirizzo dell'autrice**

Paola Ganis  
Dipartimento di Biologia  
Sezione Elaborazione Dati ed Ecologia Quantitativa  
v. Valerio 30  
34127 TRIESTE

# I N D I C E

<b>Introduzione.....</b>		<b>Pag. 3</b>
<b>1. La diversità specifica.....</b>		<b>5</b>
<b>2. Indici .....</b>		<b>9</b>
2.1 Indici di ricchezza.....		"
2.1.1 Indici basati sul numero di specie e di individui.....		"
2.1.2 Indici basati sulle curve di abbondanza delle specie.....		10
2.1.3 Rarefazione.....		11
2.2 Indici di diversità.....		12
2.2.1 Indici di dominanza.....		"
2.2.2 Indici informazionali.....		15
2.2.3 Altri indici.....		17
2.2.4 Funzioni unificanti la diversità.....		"
2.2.4.1 Serie di Hill.....		20
2.3 Indici di equitabilità.....		23
2.4 Comportamento degli indici e loro relazioni.....		26
2.5 Confronti tra indici di diversità.....		27
2.5.1 Test t tra indici di Shannon.....		"
2.5.2 Test z tra indici di Gini.....		28
2.6 Punti riassuntivi.....		"
<b>3. Modelli sul pattern di abbondanza delle specie.....</b>		<b>31</b>
3.1 Introduzione.....		"
3.2 Rappresentazioni grafiche e trasformazioni della scala dei dati.....		33
3.2.1 Diagrammi rango/abbondanza.....		"
3.2.2 Diagrammi abbondanza/frequenza.....		35
3.2.3 Altri diagrammi.....		38
3.2.4 Considerazioni.....		"
3.2.5 Trasformazioni della scala dei dati e suddivisione in classi.....		40
3.3 Serie geometrica.....		46
3.4 Serie logaritmica.....		47
3.5 Modello "broken-stick" di MacArthur.....		48
3.6 Distribuzione log-normale.....		50
3.7 Punti riassuntivi.....		57
<b>4. Metodi per il calcolo del fit statistico di una distribuzione di abbondanza delle specie per i quattro modelli proposti.....</b>		<b>59</b>
4.1 Serie geometrica.....		60
4.2 Serie logaritmica.....		61
4.3 Serie broken-stick.....		62
4.4 Distribuzione log-normale.....		"

<b>5.</b>	<b>Programmi per il calcolo della diversità.....</b>	<b>Pag. 65</b>
5.1	Programma STADIV.....	" 67
5.1.1	Descrizione input/output.....	" 69
5.2	Programma DIVTEST.....	" 71
5.2.1	Descrizione input/output.....	" 72
5.3	Programma DIVFIT.....	" 73
5.3.1	Descrizione input/output.....	" 74
	<b>Appendice A .....</b>	<b>" 79</b>
	<b>Appendice B .....</b>	<b>" 81</b>
	<b>Appendice C.....</b>	<b>" 83</b>
	<b>Bibliografia .....</b>	<b>" 91</b>

## **Lista dei Quaderni GEAD-EQ già pubblicati**

- 1) M. Lagonegro, 1985 - SBAFT : software per banche dati di flore territoriali (con listings in Fortran 77 per OLIVETTI M20 e M24 operanti sotto MS-DOS). pp. 101.
- 2) P. Ganis, 1985 - FUSAF : manuale per l'uso di programmi ad integrazione della banca dati SBAFT. pp. 93.
- 3) M. Lagonegro, 1986 - Alcuni programmi in BASIC associati a semplici modelli per l'ecologia. pp. 65.
- 4) M. Lagonegro, 1986 - Performances of a proximity index defined on a dendrogram table or minimum spanning tree graph. pp. 63.
- 5) M. Scimone, P. Ganis e E. Feoli, 1987 - Programmi BASIC per il calcolo di misure di diversita' in comunita' ecologiche. pp. 34.
- 6) M. Lagonegro e V. Hull, 1987 - Models for simple aquatic system equations and programs. pp. 93.
- 7) D.W. Goodall, P. Ganis e E. Feoli, 1987 - Probabilistic methods in classification: a manual for seven computer programs. pp. 52.
- 8) M. Lagonegro e V. Hull, 1989 - Simulazione dei processi trofici degli ambienti acquatici. Manuale d'uso di un modello numerico con programmi in FORTRAN. pp. 86.
- 9) P. Ganis, 1989 - Programs for niche breadth, overlap and hypervolumes. pp. 43.