

# АННАЛЫ НАУКИ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.  
2017. – Т. 26, № 3. – С. 18-26.

## ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ ПАРАМЕТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ ХАББЕЛЛА И ИНДЕКС РАЗНООБРАЗИЯ СИМПСОНА

© 2017 Фан Лян Хэ, Синь-Шэн Ху<sup>1</sup>

Отделение возобновляемых ресурсов Университета Альберты,  
Эдмонтон (Канада)

E-mail: fhe@ualberta.ca

Редактор: Jonathan Chase

Статья поступила 7 октября 2004 г.

После первой доработки 30 октября 2004 г.

После второй доработки 3 января 2005 г.

Рукопись принята 7 января 2005 г.

Центральное место в нейтральной теории биоразнообразия Хаббелла занимает универсальный, безразмерный фундаментальный параметр биоразнообразия, являющийся произведением размера сообщества на скорость появления новых видов [в сообществе]. Одно из самых важных открытий теории Хаббелла заключается в том, что распределение видового богатства и зависимость «виды–площадь» нейтрального метасообщества полностью определяются этим фундаментальным параметром биоразнообразия, хотя разнообразие структур локальных сообществ определяется совокупностью параметра биоразнообразия и миграции. Используя относительное обилие видов, и следуя концепции гетерозиготности популяционной генетики, получена аналитическая зависимость между этим параметром биоразнообразия и известным индексом разнообразия Симпсона. Эта связь помогает преодолеть эволюционные аспекты биоразнообразия в экологических и статистических выражениях разнообразия. Взаимосвязь этих двух параметров свидетельствует о том, что закономерности разнообразия метасообщества в равной мере могут быть описаны с помощью индекса Симпсона. Эта связь обеспечивает альтернативный подход к интерпретации и оценке основных параметров биоразнообразия для метасообществ.

*Ключевые слова:* метасообщество, нейтральная теория, генетика популяций, распределение видового обилия, кривая «виды–площадь», индекс Симпсона.

**He Fangliang, Hu Xin-Sheng.** Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index. – Central to neutral theory of biodiversity Hubbell is a universal, dimensionless fundamental biodiversity parameter that is the product of community size on the speed of emergence of new species [in the community]. One of the most important discoveries of the theory Hubbell is that the distribution of species richness and the dependence of the «species–area» neutral metaObject is completely determined by this fundamental biodiversity parameter, although the diversity of structures of local communities is determined by a set of parameter biodiversity and migration. Using the relative abundance of species and following the concept of heterozygosity of population genetics, the relationship between this parameter and the known biodiversity diversity index Simpson. This relationship helps to overcome the evolutionary aspects of biodiversity in ecological and statistical expressions of

---

<sup>1</sup> He Fangliang, Hu Xin-Sheng. Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 386-390. Перевод Г.С. Розенберга.

diversity. The relationship between these two parameters suggests that the patterns of diversity of metaObject equally can be described using the Simpson index. This relationship provides an alternative approach to the interpretation and evaluation of the main parameters of biodiversity for metaObject.

Key words: metaObject, neutral theory, population genetics, the distribution of the species abundance curve «species–area», the Simpson index.

## ВВЕДЕНИЕ

Мутации, отбор, миграции и дрейф генов являются основными эволюционными силами, которые влияют на динамику популяций вида (Wright, 1955). Когда эффект отбора несколько меньше, чем эффект дрейфа генов, распределение аллелей в популяции отображает чисто нейтральный процесс; в противном случае отбор может играть решающую роль в определении судьбы этого аллеля. Представления С. Хаббелла (Hubbell, 1997, 2001) расширяют эту теорию популяционной генетики на исследование роли групп видов в экологии сообществ. Аналогично нейтральной теории популяционной генетики, теория Хаббелла предполагает, что распределение видового богатства в сообществе чаще всего описывает нейтральную тенденцию видового обилия. В этом случае нет давления отбора, можно говорить лишь о вероятностях рождаемости, смертности, миграции и проникновении новых видов для всех организмов в сообществе (Bell, 2001; Hubbell, 2001). Как таковое, обилие видов в сообществе не несет никаких следов таких событий, как взаимодействие видов или гетерогенность условий среды обитания. Хотя, возможно, хороший шанс для обоснования нейтральной теории был упущен и на самом деле вполне заслужены значительные критические замечания по различным признакам теории (Clark, McLachlan, 2003; McGill, 2003; Nee, Stone, 2003); нейтральная теория предоставляется удобной и механистически проверяемой нулевой гипотезой для понимания роли сообществ видов.

Центральное место в нейтральной теории Хаббелла занимает универсальный, безразмерный фундаментальный параметр биоразнообразия  $\theta$ , который является произведением размера сообщества ( $J_M$ ) на скорость появления новых видов в сообществе ( $\nu$ ), т. е.  $\theta = 2 J_M \nu$ . Этот фундаментальный параметр биоразнообразия полностью определяет структуру биоразнообразия (распределение обилия видов [species abundance distribution, SAD] и отношения виды–площадь [species–area relationship, SAR]) для метасообщества, в то время как для локального сообщества SAD и SAR определяются параметром биоразнообразия совместно с иммиграцией. Стоит отметить, что модель метасообщества Хаббелла пространственно неявная и  $\theta$  полностью зависит от SAD и SAR, требуя случайного распределения видов в ландшафтах. В данной работе мы установили функциональную связь между параметром биоразнообразия Хаббелла и индексом разнообразия Симпсона для метасообщества. Такое соотношение имеет важное значение для преодоления эволюционных аспектов биоразнообразия в экологических и статистических выражениях разнообразия, позволяя понимать и интерпретировать нейтральную теорию биоразнообразия. Это также может обеспечить новый подход к оценке фундаментального параметра биоразнообразия метасообщества.

## МОДЕЛИ РАЗНООБРАЗИЯ МЕТАСООБЩЕСТВ

Наш вывод о взаимосвязи между фундаментальным параметром биоразнообразия и индексом Симпсона основан на относительном обилии видов, эквивалентном частоте аллеля (непрерывная переменная), которое определяется как соотно-

шение численности отдельных видов в течение всего их присутствия в сообществе. Эта процедура оценки обилия видов (или частоты аллеля) как относительного показателя отличается от многомерного распределения Эванса (Ewens, 1972), в рамках которого рассматриваются комбинаторные вероятности различных типов аллелей выборки из популяции. Следующий шаг Хаббелла (Hubbell, 2001) в рамках нейтральной гипотезы динамики метасообщества регулирует экологический дрейф (эквивалент генетического дрейфа) и появление новых видов. Размер метасообщества,  $J_M$ , предполагается постоянным, так что экологический дрейф метасообщества равен  $1/J_M$  на каждом временном шаге. Мы предполагаем, что изменение относительного обилия каждого вида (т. е. соотношение численности каждого вида на  $J_M$ , обозначается  $x$ ) очень мало за один шаг времени, и поэтому рассматривается как непрерывный стохастический процесс. Определим  $\Phi(x)$  как количество видов (абсолютное), которые имеют такую относительную распространенность  $x$  в метасообществе, что  $\Phi(x) dx$  является ожидаемым числом видов, чье относительное содержание попадает в интервал  $[x, x + dx]$ . Согласно классической теории популяционной генетики, модель «неограниченного аллеля» (infinite allele model [Kimura, Crow 1964]),  $\Phi(x)$  имеет вид:

$$\Phi(x) = \frac{\theta(x-1)^{\theta-1}}{x}, \quad 0 < x \leq 1, \quad (1)$$

где  $\theta = 2 J_M \nu$  – фундаментальный параметр биоразнообразия,  $\nu$  – скорость появления новых видов (Hubbell, 2001). Очевидно, что  $\int_{1/J_M}^1 \Phi(x) dx$  – общее число видов в

метасообществе. Нижняя граница интегрирования определяется как  $1/J_M$ , так как нет видов (аллелей), которые могли бы иметь обилие (число особей) меньше 1. Это хорошо показано в популяционной генетике (Wright, 1969). Заметим, что недавно (Vallade, Houchmandzadeh, 2003) независимо получили уравнение (1) для рождения–гибели в рамках нейтрального мутационного процесса для бесконечномерного метасообщества.

Функция плотности вероятности (probability density function, PDF)  $\phi(x)$  для количества видов  $\Phi(x)$  из соотношения (1) может быть получена делением выра-

жения (1) на общее число видов  $\int_{1/J_M}^1 \Phi(x) dx$ :

$$\phi(x) = \frac{C \cdot \theta(x-1)^{\theta-1}}{x}, \quad \text{где} \quad C = \left[ \int_{1/J_M}^1 \Phi(x) dx \right]^{-1} \quad (2)$$

нормирующий коэффициент, приводящий выражение (2) в формат PDF. Такое выражение PDF также часто используется для моделирования частот аллелей в молекулярной эволюции (например, (Wright, 1969), p. 398); в дальнейшем оно будет использоваться для получения оценки максимального правдоподобия (maximum likelihood estimate, MLE) для  $\theta$ .

Тогда SAD может быть выражено либо в терминах уравнения (1), либо уравнения (2). Согласно уравнению (1), количество видов, которые попадают в интервал  $(x_i, x_{i+1})$ ,

$$S_{M(i)} = \int_{x_i}^{x_{i+1}} \frac{\theta(x-1)^{\theta-1}}{x} dx,$$

в то время как уравнение (2) задает относительное распределение обилия видов. Эти модели описывают чрезвычайно неравномерное SAD, с большим числом редких видов; распределение похоже на логарифмическое распределение Фишера (Alonso, McKane, 2004).

Еще одним важным показателем, разработанным Касуэллом (Caswell, 1976) и Хаббеллом (Hubbell, 1997, 2001) для метасообщества, является SAR. SAR Касуэлла и Хаббелла – первая производная от нейтральной модели «неограниченного аллеля» Эвенса (Ewens, 1972). Как и распределение обилия видов, SAR метасообщества Касуэлла и Хаббелла также однозначно определяется фундаментальным параметром разнообразия  $\theta$ . При этом SAR, определяемый как среднее число видов в выборке размера  $n$ , случайно полученной из данного метасообщества, также может быть получено из уравнения (1):

$$\bar{S}_n = \int_0^1 [1 - (1-x)^n] \Phi(x) dx = \sum_{i=0}^{n-1} \frac{\theta}{\theta+i}. \quad (3)$$

Открытие, что SAD и SAR для метасообщества полностью определяются фундаментальным параметром биоразнообразия  $\theta$ , является концептуально очень фундаментальным для описания эволюционного процесса в рамках одной модели разнообразия сообщества. В то время как в популяционной генетике параметр  $\theta$  может быть оценен из теории коалесценции (Hudson, 1992), в экологии такая оценка является сложной задачей, решаемой с использованием данных видового обилия (см. (Alonso, McKane, 2004; Etienne, Olf, 2004)). Далее мы покажем, что оценку  $\theta$  можно получить, если относительную численность видов приравнять частоте аллеля, как утверждают Касуэлл (Caswell, 1976) и Хаббелл (Hubbell, 2001). Эта оценка хорошо зарекомендовала себя в популяционной генетике в силу того, что фундаментальный параметр  $\theta$  является вероятностной функцией того, что две случайно выбранные особи принадлежат к одной и той же аллеле (или гомозиготны; (Kimura, 1983)). Дополнение этой вероятности называется гетерозиготностью, эквивалентом чему в экологии является хорошо известный индекс разнообразия Симпсона (т. е. вероятность того, что две случайным образом отобранные особи, принадлежат разным видам). Индекс Симпсона имеет вид:  $D = 1 - \sum_{i=1}^S x_i^2$ , где  $x_i$  – относительное обилие вида  $i$ . Очевидно, что связь между  $D$  и  $\theta$  имеет вид:

$$D = 1 - \int_0^1 x^2 \Phi(x) dx$$

– хорошо известная функция из популяционной генетики (Kimura, 1983; Hartl, Clark, 1997). Подставляя  $\Phi(x)$  из выражения (1), приходим к простой формуле:

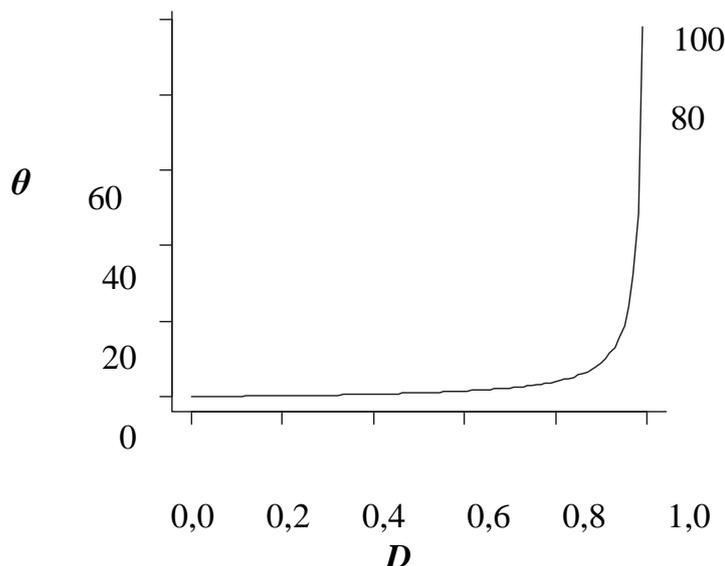
$$D = \frac{\theta}{1+\theta} \quad \text{или} \quad \theta = \frac{D}{1-D}. \quad (4)$$

Эта зависимость, как показано на рис. 1, дает возможность интерпретировать и оценивать фундаментальный параметр биоразнообразия с точки зрения индекса Симпсона.  $D$  является показателем сходства по видовому обилию; индекс Симпсона имеет дисперсию (Stewart, 1976):

$$V(D) = \frac{2\theta}{(1+\theta)^2(2+\theta)(3+\theta)}.$$

Используя  $V(D)$  и выражение (4), получим дисперсию для  $\theta$ :

$$V(\theta) = \frac{2\theta(1+\theta)^2}{(2+\theta)(3+\theta)}. \quad (5)$$

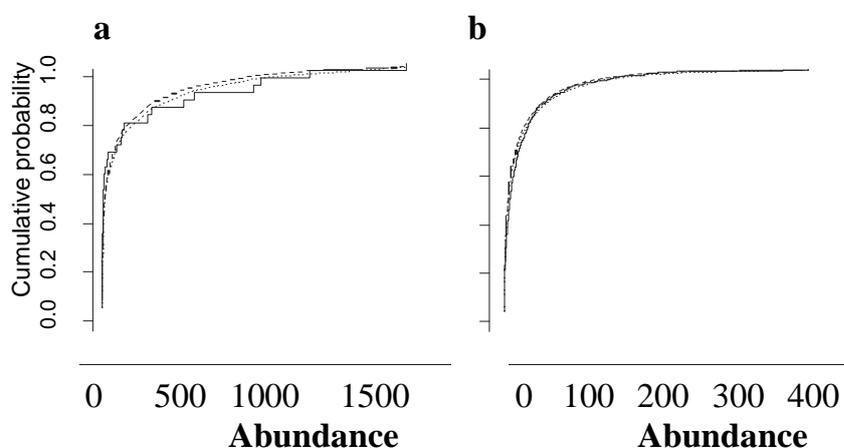


**Рис. 1.** Взаимосвязь фундаментального параметра биоразнообразия Хаббелла  $\theta$  и индекса разнообразия Симпсона  $D$ . Следует обратить внимание на то, что, когда  $D$  составляет около 1, то  $\theta$  является резкой функцией  $D$ .

Проверим эту зависимость для двух совокупностей эмпирических данных. Первая из них – это набор данных о численности мицелиальных грибов филлопланы (*зоны поверхности листьев. – Г.Р.*) вида *Lolium perenne* (*плевел многолетний*). Используются данные из работ (Thomas, Shattock, 1986; Magurran, 1988). Набор данных представляет собой 33 вида с общим количеством особей 7861. Известно, что этот набор данных соответствует логарифмическому распределению (тест  $\chi^2$ ,  $P = 0,70$ ; (Magurran, 1988, p. 135)). По этим данным верифицирована модель метасообщества по уравнению (2). Методом максимального правдоподобия (maximum likelihood estimation, MLE) получена оценка  $\theta$ , которая равна 4,89 со стандартной ошибкой 2,19 (или 2,50, если вычислять по формуле (5)) и данные видового обилия хорошо описываются моделью метасообщества (критерий Колмогорова – Смирнова (KS) с  $P = 0,413$ ; см. рис. 2а). Независимая оценка  $\theta$ , основанная на выражении (4) с использованием индекса Симпсона ( $D = 0,8578$ ), дает значение 6,03, что попадает в интервал стандартного отклонения (погрешности), полученный методом MLE (т. е.  $4,89 \pm 2,19$ ). Мы также проверили, хорошо ли оценка  $\theta = 6,03$  модели метасообщества, полученная с использованием индекса Симпсона, описывает наблюдаемые данные. Результат, представленный на рис. 2а, показывает, что это на самом деле так (тест KS:  $P = 0,435$ ).

Вторая совокупность эмпирических данных представляет собой 678 видов древесных растений (общее число особей – 26554), представляющих сообщества лесного заповедника Пасох в Малайзии (Pasoh Forest Reserve, Malaysia (He et al.,

1997)). Мы знаем, что Пасох является локальным сообществом, которое достаточно адекватно описывается логарифмическим распределением модели метасообщества с нулевой суммой полиномиального распределения (the metacommunity Zero-sum multinomial distribution; MZSM; (Hubbell, 2001))<sup>2</sup>. Как и ожидалось, наша модель метасообщества (выражение (2)) не соответствует данным заповедника Пасох (тест KS:  $P < 0,0001$ ; рис. 2b). По MLE получаем  $\theta = 145,41$  с асимптотической стандартной ошибкой 13,52 (или 16,88, если рассчитывать ее по выражению (5)). Аналогично, оценка, рассчитанная с использованием индекса Симпсона ( $D = 0,99407$ ), дает значение  $\theta = 167,56$ , что выходит за пределы одного стандартного интервала погрешности для оценки, полученной методом MLE (т. е.  $145,41 \pm 13,52$ ), но «попадает» в двойной интервал стандартной ошибки ( $145,41 \pm 27,04$ ). Этот вывод подтверждается и использованием теста KS:  $P < 0,0001$ .



**Рис. 2.** Кумулятивная функция вероятности обилия грибов филопланы *Lolium perenne* (a) и древесных растений заповедника Пасох (b).

Ломанная сплошная кривая на каждом рисунке – это кумулятивная кривая вероятностей, пунктирная – прогнозные значения для модели метасообщества по выражению (2), параметризованных непосредственно с использованием метода максимального правдоподобия для соответствующих данных ( $\theta = 4,89$  для набора данных о численности мицелиальных грибов филопланы и  $\theta = 145,41$  для древесных растений сообществ лесного заповедника Пасох в Малайзии). Пунктирные кривые – прогноз по уравнениям (2) и (4):  $\theta = 6,03$  для грибов и  $\theta = 167,56$  для деревьев заповедника Пасох. Для грибов обе пунктирные линии хорошо описывают кривую обилия видов (тест Колмогорова – Смирнова (KS):  $P = 0,413$  для пунктирной кривой и  $P < 0,0001$  для штрихпунктирной кривой). Для данных заповедника Пасох кривые не описывают обилие видов (тест KS:  $P < 0,0001$ ). Следует обратить внимание на то, что размер выборки (количество видов) гораздо больше для грибов (a), чем для деревьев (b).

## ОБСУЖДЕНИЕ

<sup>2</sup> Это распределение описывает вероятность обилия (численность популяции) в случайной выборке из популяций метасообщества при фиксированном числе особей в метасообществе (упрощено, с нулевой суммой; *примечание переводчика*).

После первого применения модели нейтрального аллеля популяционной генетики к исследованию относительного обилия видов (Caswell, 1976; Hubbell, 1979) и последующей детализации (Hubbell, 2001), нейтральная теория биологического разнообразия стала одной из самых изучаемых дисциплин в экологии (Bell, 2001; Chave, Leigh, 2002; Vallade, Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003; Alonso, McKane, 2004; Etienne, Olf, 2004; Chave, 2004; McKane et al., 2004; He, 2005). Этот прогресс расширил наше понимание того, как нейтральные экологические и эволюционные процессы будут способствовать структурированию и сохранению видовых сообществ в различных пространственных масштабах от местного до регионального.

Значение выражения (4) заключается в том, что оно не только создает концептуальную связь между эволюционным и эколого-статистическим аспектами разнообразия, но также предлагает потенциально полезный метод для оценки  $\theta$  через легко получаемый индекс разнообразия Симпсона  $D$  для метасообщества. На двух примерах, результаты которых показаны на рис. 2, продемонстрирована полезность  $\theta$ - $D$  отношений. В обоих случаях оценка  $\theta$  по индексу Симпсона схожа с оценкой по методу максимального правдоподобия (MLE). Даже в случае для древесных растений заповедника Пасох, где модель метасообщества (2) оказалась неадекватной результатам наблюдений и  $D$  было близко к 1 (= 0,99407),  $\theta$ - $D$  отношение все-таки дает величину  $\theta$ , близкую к полученной с помощью MLE. Эти результаты свидетельствуют о том, что оценки  $\theta$ , полученные сравниваемыми методами (MLE и  $\theta$ - $D$ ), существенно не различаются;  $P$ -значения KS-теста для пунктирной и штрихпунктирной кривых на рис. 2 для грибов и деревьев, соответственно, равны 0,896 и 0,988.

Важно подчеркнуть, что, поскольку выражение (4) выведено для нейтральных метасообществ, определенных моделью (1), его следует применять только для таких сообществ. Хотя мы почти уверены, что сообщество нельзя считать нейтральным метасообществом, если оно не подтверждается моделью метасообщества (как, например, лес заповедника Пасох), но и высокая степень соответствия не означает, что сообщество является нейтральным метасообществом (например, для мицелиальных грибов филлопланы). Не существует практического метода определить, является ли сообщество истинно нейтральным метасообществом<sup>3</sup>. В случае сообществ заповедника Пасох, где  $\theta$  не удалось адекватно предсказать (рис. 2b), требуются дальнейшие исследования для интерпретации  $\theta$ .

Как и любые другие индексы видового разнообразия, показатель Симпсона также сильно зависит от размера выборки (возрастает с размером выборки), хотя его суммарная работоспособность несколько превосходит многие другие показатели, включая такой, как информационная энтропия Шеннона (Peet, 1974; May, 1975; Routledge, 1979; см. Magurran, 1988 в этой статье). Достаточно большая выборка необходима для надежной оценки  $D$ . Отношение  $\theta$ - $D$  дает возможность по  $D$ , применяя выражение (4), оценить индекс  $\theta$ , чтобы в дальнейшем воспользоваться более объективным методом MLE.

Недавно было дано развитие (Vallade, Houchmandzadeh, 2003; Volkov et al., 2003; Etienne, Olf, 2004) модели Хаббелла метасообщества с нулевой суммой полиномиального распределения (MZSM). Хотя все эти модели описывают похожие

---

<sup>3</sup> Эти рассуждения авторов являются классическим примером того, что статистика ничего не доказывает: она может только отвергать сформулированные гипотезы (*примечание переводчика*).

лог-серии распределения SAD и включают фундаментальный параметр Хаббелла, они различаются математическим описанием и по-разному оценивают  $\theta$ . Естественно, они должны иметь  $\theta$ - $D$ -отношение, отличающееся друг от друга по уравнению (4). Например, для логарифмической модели (Volkov et al., 2003),

$$f(n) = \frac{\theta x^n}{n} \quad \text{для } n = 1, 2, \dots, \quad \theta\text{-}D\text{-отношение имеет вид: } D = 1 - \frac{J_M + \theta}{J_M \theta}.$$

Этот результат акцентирует наше внимание на том факте, что  $\theta$ - $D$ -отношение индивидуально для конкретной модели метасообщества. Заметим, что исследуемое здесь метасообщество имеет идентичные  $\theta$  для модели Хаббелла, о чем свидетельствует его определение ( $\theta = 2 J_M v$ ) и выражение (3).

Хотя  $\theta$  и  $D$  имеют уникальные соотношения для данного метасообщества ( $J_M$  известно для данного сообщества), один этот показатель не является достаточным для определения фундаментального параметра разнообразия локального сообщества; необходимы дополнительные данные о миграции. Взаимосвязь между параметром Хаббелла, индексом Симпсона и миграцией Симпсона для локального сообщества еще предстоит разработать. Был предложен еще один интересный показатель – аналитическое  $\beta$ -разнообразие (Chave, Leigh, 2002), оценивающий вероятность того, что две особи, разделенные определенным расстоянием принадлежат одному виду. Это, фактически, пространственная версия индекса Симпсона, предполагает, что пространственно явные метасообщества, претерпевающие нейтральное видообразование, также можно охарактеризовать по индексу Симпсона. Очевидно, в данном случае, этот показатель не связан с  $\theta$  такой простой формулой, как это демонстрирует выражение (4).

Завершая статью, подчеркнем, что оценка биоразнообразия с помощью индексов (таких, например, как индекс Симпсона) получила широкое распространение у экологов, а очень простая (и потому практически важная) зависимость между параметром Хаббелла и индексом Симпсона, как мы ожидаем, должна стимулировать исследования и углубить наше понимание нейтральной теории в целом, и фундаментального параметра биоразнообразия, в частности.

**Благодарности.** При выполнении этой работы мы вдохновлялись многочисленными беседами со Стивеном Хаббеллом (Stephen Hubbell). Комментарии Хаббелла и Луиса Борда-де-Агуа (Luis Borda De Agua) способствовали значительному улучшению этой статьи. Мы благодарны Джонатану Чейзу (Jonathan Chase) и четырём рецензентам за их конструктивные комментарии. Эта работа осуществлялась при финансовой поддержке Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Alberta Ingenuity Fund и Faculty of Agriculture, Forestry and Home Economics the University of Alberta.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alonso, D. & McKane, A.J.** (2004). Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7, 901–910.
- Bell, G.** (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413–2418.
- Caswell, H.** (1976). Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.*, 46, 327–354. – **Chave, J.** (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 241–253. – **Chave, J. & Leigh, E.G.** (2002). A spatially explicit neutral models of  $\beta$ -diversity in tropical forests. *Theor. Popul. Biol.*, 62, 153–168. – **Clark, J.S. & McLachlan, J.S.** (2003). Stability for forest biodiversity. *Nature*, 423, 635–638.

- Etienne, R.S. & Olf, H.** (2004). A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecol. Lett.*, 7, 170–175. – **Ewens, W.** (1972). The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theor. Popul. Biol.*, 3, 87–112.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G.** (1997). *Principles of Population Genetics*, 3<sup>rd</sup> edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA. – **He, F.** (2005). Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Funct. Ecol.*, 19, in press. – **He, F., Legendre, P. & LaFrankie, J.V.** (1997). Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *J. Veget. Sci.*, 8, 105–114. – **Hubbell, S.P.** (1979). Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299–1309. – **Hubbell, S.P.** (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16, S9–S21. – **Hubbell, S.P.** (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. – **Hudson, R.R.** (1992). Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 7, 1–44.
- Kimura, M.** (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, London. – **Kimura, M. & Crow, J.F.** (1964). The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*, 49, 725–738.
- Magurran, A.E.** (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ. – **May, R.M.** (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody, M.L. & Diamond, M.J.). Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 81–120. – **McGill, B.J.** (2003). A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, 422, 881–885. – **Mckane, A.J., Alonso, D. & Sole, R.** (2004). Analytic solution of Hubbell’s model of local community dynamics. *Theor. Popul. Biol.*, 65, 67–73.
- Nee, S. & Stone, G.** (2003). The end of the beginning for neutral theory. *Trends Ecol. Evol.*, 18, 433–434.
- Peet, R.K.** (1974). The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 5, 285–307.
- Routledge, R.D.** (1979). Diversity indices: which ones are admissible. *J. Theor. Biol.*, 76, 503–515.
- Stewart, F.M.** (1976). Variability in the amount of heterozygosity maintained by neutral mutations. *Theor. Popul. Biol.*, 9, 188–201.
- Thomas, M.R. & Shattock, R.C.** (1986). Filamentous fungal associations in the phylloplane of *Lolium perenne*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 87, 255–268.
- Vallade, M. & Houchmandzadeh, B.** (2003). Analytical solution of a neutral model of biodiversity. *Phys. Rev. E.*, 68, 061902–061905. – **Volkov, I., Banavar, J.R., Hubbell, S.P. & Maritan, A.** (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424, 1035–1037.
- Wright, S.** (1955). Classification of the factors of evolution. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 20, 16–24. – **Wright, S.** (1969). *Evolution and the Genetics of Populations. The Theory of Gene Frequencies*, Vol. 2. The University of Chicago Press, Chicago, IL.